

ВТОРИЧНЫЙ КОНТАКТ И ПЕРЕКРЫВАНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ БОЛЬШОЙ – *PARUS MAJOR* И ВОСТОЧНОАЗИАТСКОЙ – *P. MINOR* СИНЦ НА СРЕДНЕМ АМУРЕ

© 1999 г. А. А. Назаренко¹, О. П. Вальчук¹, Й. Мартенс²

¹ Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022

² Гутенбергский университет, Майнц 55099, Германия

Поступила в редакцию 29.05.98 г.

По исследованиям в 1991–1996 гг. и с привлечением всей доступной литературы проведена ревизия ситуации в зоне перекрытия (ЗП.) популяций *P. major* и *P. minor* на Среднем Амуре. Впервые выяснены размер и конфигурация ЗП. Ее общая протяженность около 250 км. Типичным местообитанием в ЗП для *P. major* являются населенные пункты, а для *P. minor* – вторичные широколиственные леса в их окрестностях. Но в восточной части ЗП она равным образом обитает и в населенных пунктах. Показано, что наиболее устойчивым состоянием взаимодействия популяций *major* и *minor* является их сообитание в окружении населенных пунктов с крайне локальной и ограниченной гибридизацией в узкой полосе контакта поселений. Это типично для центральной части ЗП. На востоке ЗП, где обе формы сообитают в населенных пунктах, существуют смешанные поселения, интенсивная гибридизация с тенденцией вытеснения формы *minor* из населенных пунктов (г. Биробиджан). Показано, что популяции пришли в контакт около 100 лет назад в результате встречного расселения, спровоцированного трансформацией природной среды этого региона хозяйственной деятельностью русского населения.

Взаимоотношения двух форм (*major* и *minor*) “больших” синиц на Среднем Амуре – это предмет постоянного интереса эволюционистов и систематиков со времени возникновения проблемы так называемых “кольцевых ареалов” (Rensch, 1933; Mayr, 1942). Именно Б. Ренш, используя данные Штегмана (Stegmann, 1931), впервые обнаружившего сообитание этих форм у с. Радде на Амуре, показал кольцевую структуру этого комплекса, где конечные “звенья” в области контакта ведут себя как разные виды. Благодаря Майру (1942 и др.) данный случай стал одним из классических примеров “кольцевых ареалов”. Вместе с тем, его недостаточная изученность и, как следствие, разные оценки, в особенности со стороны русских авторов (Воинственский, 1954; Портенко, 1955) приводили к тому, что трактовка этой ситуации неоднократно менялась как в таксономической (Vaurie, 1959; Snow, 1967), так и в эволюционной (Mayr, 1963) литературе.

Первый критический обзор этого случая в свете новых данных и всей существовавшей на тот период литературы был дан Назаренко (1971). Было показано, что промежуточная популяция в зоне контакта отсутствует и сама эта зона значительно более узкая, чем это указывалось в работах Ренша (1933) и Майра (1942). А в целом была подтверждена точка зрения Б.К. Штегмана и Б. Ренша.

В последующем Смиренский (1977) – в западной части зоны перекрытия, Керимов и Формозов (1986) – у пос. Пашково на Амуре обнаружили различия в предпочитаемых местообитаниях этих форм, в том числе явную склонность большой синицы к обитанию в населенных пунктах. Были установлены факты существования смешанных пар и гибридизации. Однако многие экологические и поведенческие аспекты взаимоотношений этих форм в зоне перекрытия оставались неизвестными, как, впрочем, и истинный размер и конфигурация самой зоны. В итоге некоторая неясность в том, что же имеет место в зоне перекрытия, сохраняется (см.: Панов, 1989; Степанян, 1990), и в подавляющем большинстве современных зарубежных сводок форма *minor* продолжает рассматриваться в составе широко трактуемого вида *Parus major* (Harrap, Quinn, 1996).

В рамках неформального проекта “*Parus*” между Гутенбергским университетом, Майнц, Германия, и Лабораторией орнитологии БПИ ДВО РАН была поставлена задача всестороннего изучения этой ситуации на Среднем Амуре. При проведении полевых работ в 1991–1996 гг. были решены следующие задачи:

– Выяснены размер и конфигурация зоны перекрытия – на данный временной интервал.

Сбор коллекционный материал, позволивший оценить изменчивость каждой формы в зоне перекрывания и за ее пределами.

– Были выяснены взаимоотношения популяций, характер которых оказался разным в разных частях зоны перекрывания.

К сожалению, такой крайне важный показатель как плодовитость – чистых форм, смешанных пар и пар, где самки, судя по окраске, являлись гибридными (в соответствии с так называемым правилом Холдейна о снижении плодовитости, до полной стерильности, гибридных особей гетерогаметного пола, у птиц – это самки), не был получен. Мы вынуждены были работать преимущественно в населенных пунктах (где гнезда синиц находились в частных строениях, в скворечниках во дворах, в инженерных сооружениях, на дне стальных труб, служащих в качестве столбов для заборов, в прикомлевых дуплах старых деревьев и т.п.), и по этой причине более 95% найденных гнездовых мест были физически недоступными для осмотра.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Специфика данного исследования – необходимость работы в населенных пунктах и у их окраин, ограниченная численность локальных поселений синиц (в особенности формы *minor*) и недопустимость нарушения баланса взаимодействующих поселений – предопределила способ получения и объем фактического материала. Сбор коллекционного материала был сведен к минимуму. В 1991–1993 гг. была собрана коллекция из 21 экз. формы *major*, 17 экз. формы *minor* и 4 экз. с признаками их гибридности. Места сборов указаны в таблице. От всех добытых экземпляров взяты образцы крови и/или тканей для молекулярно-генетического анализа¹. Материал хранится в фондовой коллекции БПИ ДВО РАН. 7 экз., включая гибридные, в настоящее время находятся в Институте Зоологии при Гутенбергском университете.

Основная задача – определение видовой принадлежности птиц на расстоянии. Для привлечения птиц и стимулирования их вокальной активности использовали магнитофонные записи песен обеих форм. Идентификацию птиц осуществляли на слух и визуально, в бинокль, с предельно близкого (от нескольких до 10–15 м) расстояния и, как правило, на темном фоне – поверхность земли, строений, листва. С каждой особью работали в течение 10–20 мин, многократно “прокручивая” записи песен и заставляя птиц приближаться и демонстрировать себя в разном положении. В качестве дифференциальных признаков, помимо окраски нижней стороны тела, использо-

вали окраску больших кроющих крыла (у *major* они серые, у *minor* – черные) и размер белых пятен на крайних рулевых. Задача упрощалась и тем, что песенный репертуар у чистых форм – разный, совершенно не перекрывается и без труда различается на слух². Как оказалось, имеются тонкие различия в повадках. Так, большая синица более флегматична, менее стремительна при передвижении по субстрату и в полете и всегда менее бурно реагирует на наблюдателя – у гнезда или птенцов–слетков. Звуковой сигнал тревоги у этих форм также несколько различается.

Особь с нетипичным сочетанием признаков квалифицировались как гибридные. Крайним вариантом фенотипического гибрида у большой синицы является “белый *major*”: низ чисто-белый либо с ничтожным желтоватым оттенком, различимым только на темном фоне (но не на фоне листвы) с близкого расстояния. Вокализация преимущественно видоспецифична, с включением нетипичных – “странных” строк. Необходимо отметить, что существует полный континуум в окраске низа от нормального желтого до чисто-белого. Светло-желтые особи *major* далее в статье именуются “светлыми”.

У восточноазиатской синицы видимая гибридность проявляется только в легком пожелтении груди и боков – “желтоватый *minor*”. Вокализация практически всегда видоспецифична, лишь изредка добавляются “странные” строкфы. Следует отметить, что подобные особи наблюдались только в черте населенных пунктов и/или у их окраин – в зоне перекрывания.

Методически исследования включали детальные работы на стационаре – в пос. Биракан (где, как оказалось, существует устойчивое сообитание популяций обеих форм), – и рекогносцировочные, в ряде случаев повторные, обследования значительного числа населенных пунктов и их окрестностей, в зоне перекрывания и за ее пределами от г. Шимановск – на западе до пос. Малышево под Хабаровском – на востоке.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Размер и конфигурация зоны перекрывания. Распространение популяций большой и восточноазиатской синиц в пределах Среднего Приамурья, по состоянию на июнь 1996 г., показано на рис. 1. Зона перекрывания ареалов простирается на 250 км.

² Изучение вокализации обеих форм и их гибридов в зоне перекрывания представляло собой самостоятельную задачу. Эта работа выполнялась при участии студентов Гутенбергского университета Б. Петри (B. Petri) в 1993 г. и М. Пэкерта (M. Päckert) – в 1996 г. Предварительные итоги опубликованы (Martens et al., 1994).

¹ Этот материал еще находится в работе.

стандартные размерные характеристики (мм) популяций *Parus major* и *P. minor* вне зоны перекрытия и в зоне

Признак	<i>Parus major</i>		<i>Parus minor</i>	
	вне зоны	в зоне	в зоне	вне зоны
Длина крыла	<u>74.86</u> + (73.0–77.5) n = 11	<u>73.68</u> (72.0–75.0) n = 11	<u>68.83</u> + (67.0–71.0) n = 9	<u>70.50</u> (68.0–73.0) n = 16
Длина хвоста	68.50 + (66.0–72.0) n = 10	67.91 (66.0–71.0) n = 11	<u>64.11</u> + (61.0–67.0) n = 9	<u>66.94</u> (63.0–72.0) n = 16
Отношение хвост/крыло (%)	91.20 (87.7–97.0) n = 10	92.11 (89.0–95.9) n = 11	93.12 (89.7–97.8) n = 9	94.80 (91.0–98.0) n = 16
Длина белого поля на кр. руле	<u>23.82</u> (4.0–32.0) n = 11	<u>26.00</u> (12.0–37.0) n = 11	37.33 (28.0–43.0) n = 9	38.12 (33.0–45.0) n = 16
Длина клюва от лба	<u>10.00</u> (8.5–11.0) n = 10	<u>10.20</u> (10.0–11.0) n = 10	<u>9.44</u> (9.0–10.0) n = 9	<u>8.87</u> (8.0–10.0) n = 16

Примечание. 1. Вне зоны: Шимановск для *P. major* и Малышево для *P. minor*. В зоне: пос. Биракан.

2. Знак + после средней означает, что в выборку попали экземпляры с сильно изношенным оперением, и значения занижены.

3. Подчеркнуты достоверно различающиеся значения.

Среда обитания. Принципиально однотипна. Физиономически конкретные участки гнездования идентичны, включая места локализации гнезд, и, по наблюдениям на стационаре (пос. Биракан, рис. 1, 12), одни и те же участки могут быть заняты особями разных форм в последующие годы.

Большая синица (БС). В пределах своего ареала на Среднем Амуре с высокой плотностью заселяет населенные пункты от небольших таежных деревень до рабочих поселков и городов. Расположен ли населенный пункт в лесной, холмистой местности, в низменной долине Амура среди обширных лугов или же находится в чистой степи (как, например, обследованные нами г. Белогорск и пос. Серышево) – не имеет значения. Важны достаточная озелененность, наличие садов и парков. Лишь на крайнем востоке зоны перекрытия, к востоку от пос. Биракан, плотность поселковых поселений БС снижается, но, забегая несколько вперед, отметим, что это район наиболее динамичных отношений между популяциями *major* и *minor*, а наша оценка отражает лишь текущее состояние.

Кроме того, птицы обитают, но с гораздо меньшей плотностью, в прилежащих к поселкам долинных “ленточных” лесах.

Восточноазиатская синица (ВС). Повсеместно населяет широколиственные леса и редколесья. В долине Среднего Амура эти леса преимущественно вторичные (в том числе пирогенные) по

происхождению. ВС отдает явное предпочтение насаждениям на холмах и склонах невысоких сопкок. Обитает и в приречных лесах, но только в центральной и восточной частях зоны перекрытия. Во всех случаях характерна приуроченность к окраинам или окрестностям населенных пунктов, а в сплошные массивы леса, даже при наличии полей и дорог, далее 500 м от окраины леса не проникает. В целом птицы обитают в светлых, фрагментированных насаждениях, а на участках сомкнутых древостоев поселяются вдоль опушек, у дорог, на просеках ЛЭП и т.п. Так, это довольно характерная птица вдоль авто-трассы Хабаровск–Чита, с учетом специфики, отмеченной выше.

От пос. Биракан (рис. 1, 12) и далее к востоку обитает и в черте населенных пунктов, но только в тех, что расположены в холмистой местности. Так, птицы не были найдены в железнодорожном пос. Смидович и находящихся на низменности у берега Амура поселках Нижнеленинское и Ленинское, юг Еврейской АО. Более того, птицы не были обнаружены, по наблюдениям в 1994 и 1996 гг., в прекрасно озелененном пос. Бабстово, расположенном у подножья “горного” лесного останца среди обширной низменности р. Амур. Еще далее на восток и юг, от Хабаровска до Владивостока (и на необъятных просторах Китая) ВС – характерный компонент орнитофауны культурного ландшафта. Но численность подобных поселений никогда не бывает такой высокой как у БС.

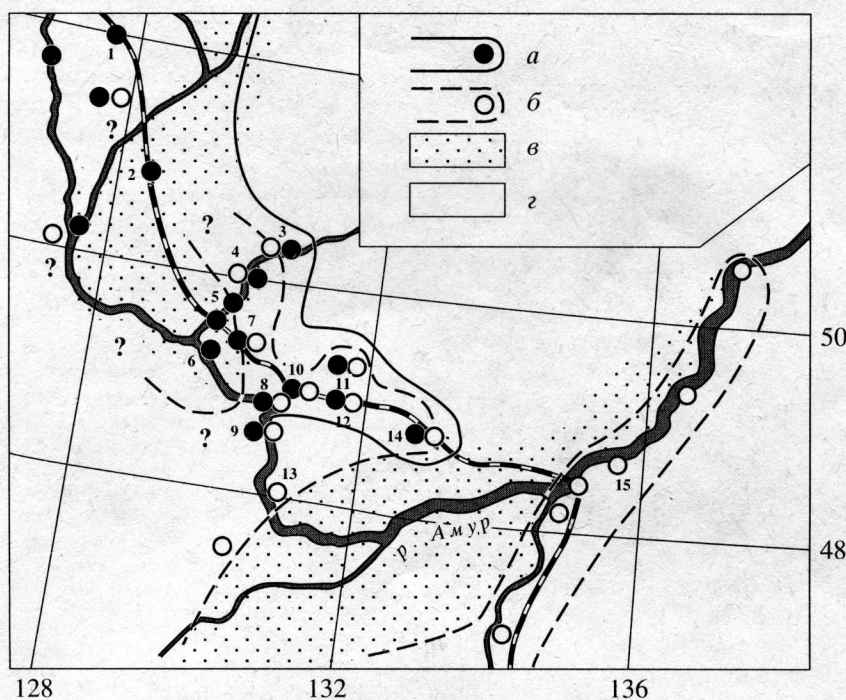


Рис. 1. Распространение популяций большой и восточноазиатской синиц на левобережье Среднего Приамурья: а – *Parus major*, б – *P. minor*, в – низинные равнины; з – холмистые и горно-лесные территории. Некоторые из обследованных мест: 1 – Шимановск, 2 – Серышево, 3 – Чеугда, 4 – Бахирево, 5 – Ново-Бурейский, 6 – Иннокентьевка, 7 – Архара, 8 – Пашково (Керимов, Формозов, 1986), 9 – Радде, 10 – Облучье, 11 – Кульдур, 12 – Биракан, 13 – Амурзет, 14 – Биробиджан, 15 – Малышево.

Территориальные взаимоотношения популяций и их следствия. Одинаковые требования к среде обитания неизбежно приводят к территориальному контакту и взаимодействию популяций *major* и *minor* в зоне перекрытия. Напряженность этих отношений задается спецификой местообитаний, условиями конкретной местности и численностью популяций. Непосредственный контакт двух видов происходит в холмистых районах и в населенных пунктах или их окрестностях. По “силе” взаимодействий популяций территории зоны перекрытия несколько условно можно разделить на три категории.

Территория к западу от долины р. Бурея и низинная долина р. Амур на восток до с. Пашково (рис. 1, 8). Популяции практически не взаимодействуют. Справедливости ради нужно констатировать, что о состоянии популяции ВС на этой территории практически ничего не известно со времени весьма общей публикации Смиренского (1977).

В низинной долине Амура, Хинганский заповедник, обе формы в ничтожном числе обитают в старых осиновых “колках” среди травяных болот, при наличии мест для гнезд. Так, в одном из таких “колков” в двух скворечниках, расположенных в 250 м друг от друга, в 1992 г. гнездились в одном – пара БС, в другом – пара ВС (В.А. Анд-

ронов, устное сообщение). При нашем посещении этого места 3.06.1993 г. лишь один из скворечников был занят парой ВС.

В этой части зоны перекрытия в населенных пунктах повсеместно обитает фенотипически и вокально чистая популяция *major*. И лишь изредка, с частотой не более 4% (3 из 73 самцов), попадаются “светлые птицы”.

“Центральная” часть зоны перекрытия. От долины р. Бурея и, на восток, по крайней мере до пос. Биракан (рис. 1, 12). На этой территории популяции достоверно сообитают, а степень их взаимодействий определяется конкретными условиями. Так, поскольку поселки Ново-Бурейский, Архара, Облучье (рис. 1, 5, 7, 10) лишены настоящего лесного окружения, контакты между популяциями *major* и *minor* отсутствуют, и в них обитают фенотипически и вокально чистые БС. У с. Бахирево на Бурее (рис. 1, 4) популяции разделены безлесной долиной реки, шириной около 2 км. Еще выше по реке, у с. Чеугда, имеет место “точечное” взаимодействие популяций, и обнаружен один “белый *major*”. Та же картина у с. Пашково (Керимов, Формозов, 1986; Формозов и др., 1993) и, по нашим наблюдениям 9.06.1996 г., у с. Радде (рис. 1, 9), лесной Малый Хинган.

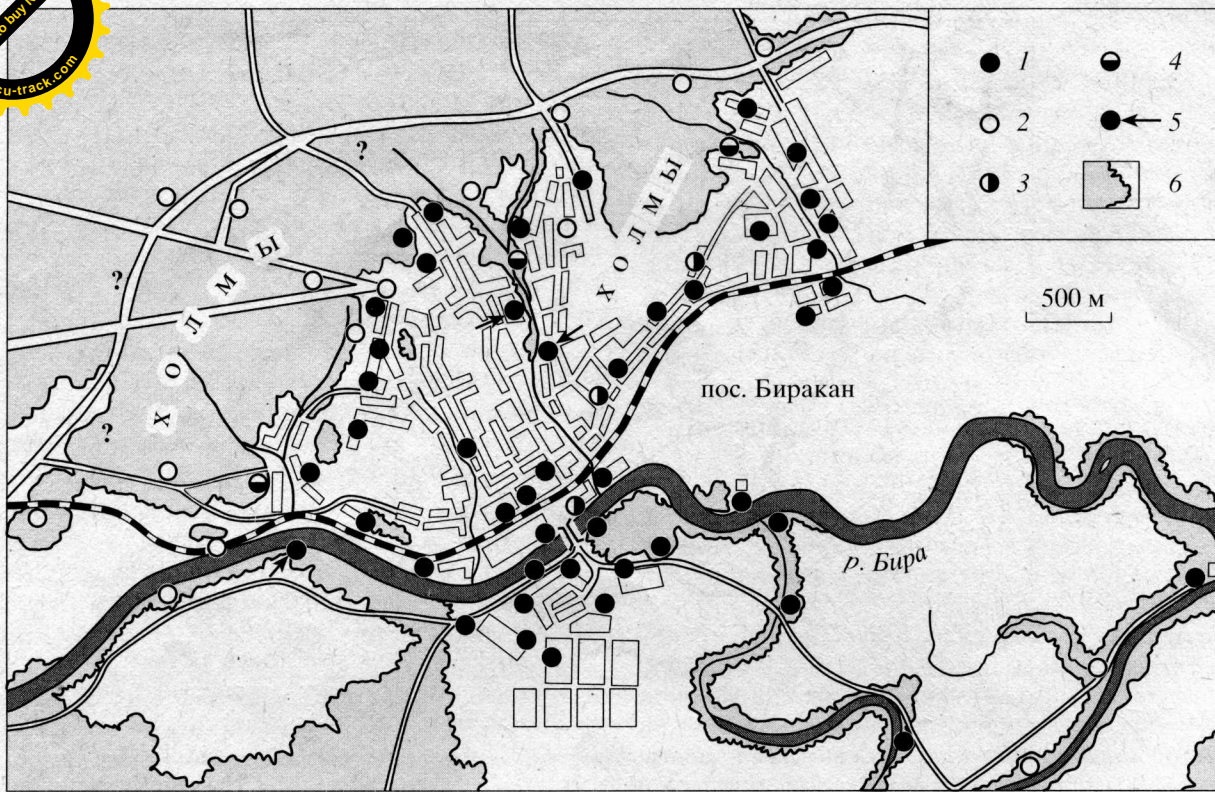


Рис. 2. Размещение поселений большой и восточноазиатской синиц в пос. Биракан, июнь 1994 г.: 1 – *Parus major*, 2 – *P. minor*, 3 – “белый *major*”, 4 – “желтоватый *minor*”, 5 – *major* – вокальный абберант, 6 – лесные территории (пояснения в тексте).

Модельной “точкой” этой части зоны перекрытия может служить пос. Биракан, избранный в качестве стационара. Здесь территориальное размещение популяций изучалось на протяжении 1991–1995 гг., а в 1994 г. было проведено детальное картирование населения синиц двух форм (рис. 2). По нашей оценке, было выявлено 75–80% особей БС и около 90% особей ВС. Видно, что популяции взаимодействуют только на периферии поселка (лесная, холмистая местность).

Гибридные особи типа “желтоватый *minor*” – 3 из 19 (16%) обнаруженных и детально рассмотренных самцов формы *minor* – приурочены к узкой полосе контакта популяций. Особи типа “белый *major*” встречаются с частотой 7% (4 из 57 самцов), а с учетом и просто “светлых” птиц их доля возрастает до 12%. Обнаружена еще одна категория абберантных птиц: это фенотипически чистые *major* (с нормальными самками *major* и гнездами), но с вокалом только *minor* плюс “странные” строфы. Их частота 5.3% (3 из 57 самцов *major*).

Замечательно, что за 5 лет детального обследования этого поселения нам не удалось обнаружить ни одной смешанной пары. Ниже мы выскажем предположение о природе гибридных и аббер-

рантных птиц обеих форм в данном поселении. Важно подчеркнуть также, что на протяжении 5 лет структура данного двойного поселения оставалась принципиально однотипной.

Восточная часть зоны перекрытия: от пос. Лондоко (17 км к востоку от Биракана, 132° в.д.) до г. Биробиджан (рис. 1, 14). Обе формы синиц живут в населенных пунктах, здесь существует смешанная популяция и происходит интенсивная гибридизация. За пределами населенных пунктов в прилежащих светлых лесах существует фенотипически и вокально чистая популяция *minor*.

Пос. Лондоко, 23.06–3.07.1994 г. (случайная выборка): самец *major*, светлый, вокализация *major*, с птенцами–слетками; самка, самец *minor*, нормальные, у гнезда; самец *major*, светлый, вокализация *major+minor*; самец, самка *minor*, нормальные, гнездо, 9 яиц; самец, самка *major*, нормальные, 9 птенцов на вылете; самец *major*, нормальный, вокализация *major*; самец, самка *major*, вокализация *major*, самец светлый, со слетками; самец “желтоватый *minor*”, вокализация *minor*; самец, самка *minor*, нормальные; смешанная пара – самец бледный *major*, вокализация *minor+major* (или “желтоватый *minor*?”), самка *minor*, с выводком; смешанная пара – самец чистый *minor*, самка *major* (крупнее самца), гнездо с птенцами в скворечнике; самец *major*, нормальный, вокализация *major*.

Город Биробиджан. Случайные выборки (3-летний период исследований) позволили вы-

ОБСУЖДЕНИЕ

...цию роста доли населения БС и уве-
...нения смешанности популяции. Поэтому
...ский материал представлен в хронологи-
ческой последовательности. Обследования про-
водили на постоянном маршруте длиной 5 км: от
северной окраины города (пос. Дальсельмаша)
вдоль долины р. Биры через участок приречного
лесопарка длиной около 1 км и далее к центру го-
рода до городского парка.

22 и 29.05.1993 г.:

Пара – самец *minor*, вокализация *minor*, самка “желтоватый *minor*”; пара – то же; самец *minor*, вокализация *minor* (агрессивный контакт с самцом последующей пары); пара – самец, самка “желтоватые *minor*”, вокализация *minor*; смешанная пара – самец чистый *major*, вокализация *major*, самка чистый *minor*, гнездо с птенцами; пара – самец *major*, вокализация *minor*, самка насиживает, гнездо; пара – самец *major*, самка *minor*? (очень светлая); пара – самец *major*, самка очень светлая; самец светлый *major*, вокал *major+minor*; пара – самец “желтоватый *minor*”, вокализация *minor*, самка *minor*; пара – самка, самец “желтоватые *minor*”, вокализация *minor*; самец *minor*, вокализация *minor* (агрессивный контакт с самцом предыдущей пары).

Кроме того, трижды было услышано пение ВС издалека. Первое впечатление: в городе явно доминирует пение ВС.

18 и 28.06.1994 г.

Самец *minor*, вокализация *minor*; самец *minor*, вокализация *minor*; самец *minor*, вокализация *minor*; самка *major*, собирала корм; самец “желтоватый *minor*”, вокализация *minor*, с выводком; самец “белый *major*”, вокализация *major*, один; самец *major*, вокализация *major* с кормом; самец *minor*, вокализация *minor*; самец *minor*, вокализация *minor*; самец “белый *major*”, вокализация *major*, один; самец *minor*, с выводком; самец *major*, вокализация *minor* (!); самец *major*, вокализация *major*.

4 и 5.06.1996 г.

Самец “желтоватый *minor*”, вокализация *minor*+странная трель; пара – самец светлый *major*, вокализация *major+minor*, самка чуть желтовата, гнездо, 9 птенцов на вылете; пара – самец *minor*, вокализация *minor*, самка *minor* со строительным материалом; самец *major*, вокализация *major*; смешанная пара – самец *minor*, вокализация *minor*+странные строфы, самка светлый *major* (почти без белых пятен на рулях), гнездо с птенцами; пара – самец *major*, вокализация *major*, самка светлый *major*; самец светлый *major*, вокализация *major+minor*; пара – самец светлый *major*, вокализация *major*, самка *major*; самец *minor*, вокализация *minor*; самец “желтоватый *minor*”, вокал *minor*+странная строфа; самец “белый *major*”, песня 3 типа *major*, один – *minor*, одиночный; смешанная пара – самец *major*, вокализация одна – *minor*, самка (?) – белая; пара – самец *minor*, вокализация *minor*, самка *minor*, чуть желтовата; самец *minor*, вокализация *minor*; пара – самец “желтоватый *minor*”, вокализация *minor*, самка *minor*; самка *major*, вокализация *major*; самец, вокализация *major*, издалека; смешанная пара – самец *major*, вокализация *major*, самка *minor*, строят гнездо.

Непосредственные впечатления. По сравнению с 1993–1994 гг. в населении синиц города явно нарастает удельный вес БС и ее гибридных особей. Птицы стали наблюдаться (и гнездиться) в приречном и городском парках, где они ранее отсутствовали. Общий вокальный фон в городе уже равно создается песнями обеих форм.

Проведенные исследования показали, что популяции *major* и *minor* сообитуют в центральной части зоны перекрытия и образуют смешанную, гибридизирующую популяцию в населенных пунктах восточной части. Какое из этих состояний более стабильно? Попытаемся дать ответ на этот вопрос.

Уже было отмечено, что характер отношений между популяциями на стационаре, показанный на рис. 2, оставался неизменным в течение 5 лет. В 1993–1994 гг. мы обследовали долину р. Буря и обнаружили, что отношения между популяциями там в принципе такое же как было в 1962 г. – в год работы экспедиции Киевского государственного университета (Кистяковский, Смогоржевский, 1964). Более того, 9.06.1996 г. мы посетили с. Радде и его окрестности. Это, как известно, классическое место в рамках обсуждаемой проблемы. Вот результат. Село: 2 чистых самца *major*, один светлый *major* и 2 чистых *minor* на окраине. Крутой южный склон, возвышающийся непосредственно над селом и поросший березово-дубовым лесом. На 1.5 км 9 чистейших самцов *minor* (рассмотрены и две самки) с разнообразным, но строго видоспецифичным вокальным репертуаром. Как можно видеть, картина остается неизменной в течение 67 лет! В смежном районе, у с. Пашково, именно подобная картина сообитания популяций была выявлена (и получила объяснение) по результатам работ в 1976–1981 гг. (Керимов, Формозов, 1986; Формозов и др., 1993). Итак, сообитание птиц двух форм у населенных пунктов – типичное и стабильное состояние отношений популяций *major* и *minor* в зоне перекрытия. Обозначим это как структура (pattern) сообитания.

По оценке Керимова и Формозова (1986), эта структура задается поселениями БС, для которых населенные пункты являются нормальной средой обитания и “стафией переживания” в зимний период. Будучи оседлыми, они успевают поделить эту территорию между собой ко времени появления преимущественно улетающих на зиму ВС. Поскольку БС, странным образом, совершенно игнорирует леса и редколесья на склонах сопок, а в долинных лесах имеет очень невысокую плотность, эту субнишу занимают поселения ВС. Между особями обеих форм существуют ярко выраженные территориальные отношения, и, забегая вперед, отметим, что наблюдается немедленная и 100% взаимная вокальная реакция на песню другого вида.

Тяготение ВС к окраинам и окрестностям населенных пунктов объясняется, видимо, тем, что вокруг них возникли вторичные светлые леса – единственная “природная” среда обитания этой формы в данном районе. Кроме того, в Среднем

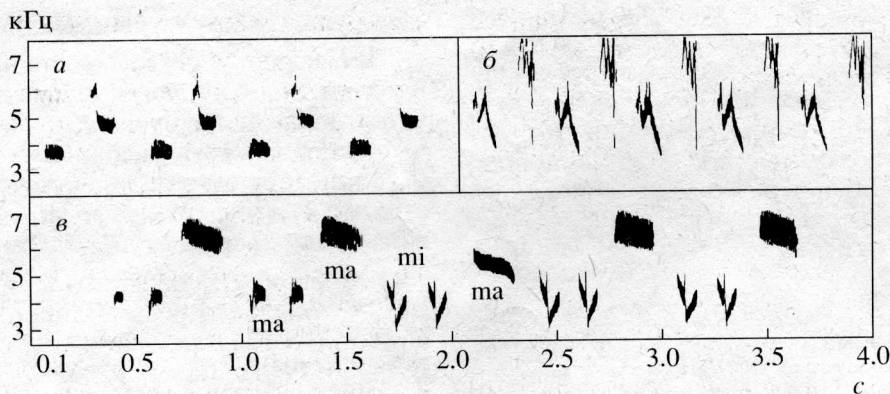


Рис. 3. Типичные версии песен синиц: а – *Parus major*, б – *P. minor*, в – смешанная песня, фенотипический *major*, Биракан. По: Martens et al., 1994.

Приамурье – по нашим наблюдениям в г. Белогорске и пос. Биракан – часть самцов ВС проводит зиму в населенных пунктах, где они включаются в зимние группы БС. Эти птицы, очевидно, могут выступать в качестве “экологических маркеров” гнездопригодной территории для основной части популяции, возвращающейся с зимовок.

Размножение. Гнездование обеих форм – практически синхронное (на примере стационара в пос. Биракан³).

Поведение в сравнительном аспекте не исследовано. Вокальный репертуар территориальных сигналов (песни) весьма разнообразен, особенно у *major*, и в норме представлен не менее 6–10 вариантами (версиями). Но звучат они у каждой из форм по-разному, совершенно не перекрываются, легко различаются на слух (и прекрасно различаются – на сонограммах, рис. 3), тем не менее, как уже было отмечено, наблюдается мгновенная ответная вокальная реакция с приближением (с расстояния до 200 м) на проигрывание “чужого” вокального репертуара. Незамедлительно реагируют птицы даже в территориально изолированных поселениях – наши наблюдения у с. Бахирево на Бурее (рис. 1, 4). В целом самцы ведут себя как конспецифичные партнеры.

Механизм образования брачных пар не изучен. Можно лишь отметить, что брачный позыв и позыв типа “*P. palustris*” звучат у них идентично. Абсолютное преобладание ассортативности в составе брачных пар указывает на то, что птицы прекрасно различают друг друга.

При этом явно гибридные особи и особи с аберрантной вокализацией в поселениях присутствуют, и на примере стационара (пос. Биракан), где, повторимся, за 5 лет тщательных наблюде-

ний нам не удалось обнаружить ни одной смешанной пары, нам хотелось бы дать этому объяснение.

Вокальный аберрант – это фенотипически чистый самец БС (с такой же чистой самкой) с ограниченным, но все-таки нормальным вокальным репертуаром ВС. В 1994 г. их частота в поселении составляла 5.3% (3 из 57 самцов). Мы полагаем, что это – “подкидыши”, птицы из яиц, подброшенных нормальными самками БС в гнезда ВС. Воспитанные приемными родителями, они, естественно, обучились “чужим” песням. Это явление, именуемое по-английски *suckoldry*, ныне изучено у БС (Norris, Blakey, 1989) и некоторых других видов. Любопытно, что эти самцы избрали свои гнездовые участки на стыке поселений двух форм (рис. 2, 5). От одной из подобных птиц был взят образец для генетического анализа, и есть надежда выяснить, являются ли эти птицы действительно “ложными гибридами”.

Истинные гибриды, мы думаем, могут происходить не только от “смешанных браков” (которых нам обнаружить не удалось), но и от межвидовых “супружеских измен”. Феномен “супружеских измен” ныне хорошо изучен на примере БС и некоторых других моногамных воробьиных (Gullberg et al., 1992; Blackey, 1994; Gelter et al., 1992). Вклад этого феномена по цитированным данным может достигать 14–16% птенцов.

Скорее всего, подобные “измены” должны были происходить не в период первой кладки, когда оба супруга постоянно находятся вместе, а в период второго цикла размножения. В это время самец всецело занят выкармливанием птенцов в гнезде или слетков, а самка, находясь в половой готовности, подолгу отсутствует, поскольку занята постройкой нового гнезда. Наблюдения за подобной птицей показали, что в поисках строительного материала (собачьей шерсти) она удалялась от своего гнезда с птенцами до 150 м. С поведенческой точки зрения, очевидно, кратко-

³ Данные по гнездованию будут изложены в другой статье.

Предельно "любовный контакт" представляет собой существенно меньшую проблему, чем формирование постоянной пары.

Генетика не исследована. Теория (Cooper, 1994 и др.) предсказывает, что самки птиц – продуктов межвидовой гибридизации – должны обладать пониженной плодовитостью либо быть стерильными. Последнее строго доказано для гибридных самок мухоловок пеструшки–белошейки (Tegelström, Gelter, 1990). Мы были лишены возможности исследовать этот аспект – см. вводную часть статьи. Примеры двух случаев, где родители являлись "желтоватыми *minor*'ами" и одного, где самка была "белый *major*" (а ее самец – нормальный *major*), показали, что гибридные самки не стерильны. В последнем случае было не менее 5 птенцов. К сожалению, пары, где оба партнера были бы "белыми *major*'ами", представляют очень редкое сочетание. Нам удалось наблюдать лишь два подобных случая: 13.06.1994 г. и 7.07.1995 г. В обоих случаях, судя по брачным демонстрациям, птицы только приступили к размножению.

Гибридные самцы типа "белый *major*" требуют особого комментария. Мы насчитали таких птиц не менее 15. Во всех случаях, за одним исключением, это были одиночные птицы, их никогда не случалось видеть собирающимися корм либо при слетках. И лишь один подобный самец отмечен с нормальной самкой *major* в период ухаживания (29.05.1995 г.) и далее вместе с ней выкармливал птенцов до их успешного вылета в начале июля. А в целом сложилось впечатление, что эти птицы с каким-то изъяном.

Как можно заключить, "генное просачивание" между сообитающими популяциями в центральной части зоны перекрытия носит очень ограниченный характер. Здесь принципиально сохраняются и абсолютно преобладают видоспецифичные фенотипы (таблица), и даже видоспецифичный вокальный репертуар принципиально не разрушен⁴. Более того, сложилось впечатление, что "генное просачивание" между популяциями не носит изотропного характера. В зоне перекрытия популяция БС более вариативна по окраске, вокализации, многие особи, при "разыгрывании" их посредством магнитофона, начинают издавать не только "странные" строфы, но и строфы из репертуара ВС, и птицы в целом несколько мельче. О генах БС в популяции *minor* свидетельствует лишь легкое пожелте-

ние груди и боков – у части особей лишь в черте населенных пунктов.

Ситуация на крайнем востоке зоны перекрытия радикально иная. Данные, полученные в г. Биробиджан, дают основание заключить, что мы застали процесс внедрения популяции *major* в городскую популяцию *minor*. При отсутствии субниш в черте города и вызванной этим высокой частотой территориальных и поведенческих контактов, начался процесс частичного разрушения видоспецифичных стереотипов. Этой дезинтеграции, очевидно, способствуют и феномены "подкидышей" и "супружеских измен". Мы полагаем, что это процесс преходящий, и *major*, получив господство в городе, приобретет ту же структуру сообитания с популяцией *minor*, как это имеет место в центральной части зоны перекрытия. Для проверки этого предположения необходимы повторные ревизии ситуации в городе с интервалом в 2–3 года⁵.

В настоящее время популяция БС в Среднем Приамурье явно благоденствует, ее численность растет и она быстро расселяется на восток. Любопытно, что в начале июля 1968 г. один из авторов провел полных 4 дня в черте пос. Облучье. И лишь один раз удалось увидеть и услышать БС (но не было и ВС). Сейчас, даже без провоцирования, пение БС можно услышать уже в первые 10–15 мин пребывания в поселке.

Пространство расселения представляет собой узкую полосу обжитой территории вдоль Транссибирской железнодорожной магистрали (рис. 1). Удивительно, но за 67 лет (с 1929 г.) БС так и не смогла преодолеть 80-километровую полосу сплошных лесов вдоль Амура, и на восточной стороне Малого Хингана здесь в небольшом числе обитает ВС, в том числе и в населенных пунктах, расположенных в полосе предгорий.

Экологические особенности среды обитания БС и ВС свидетельствуют о том, что эти формы появились в Среднем Приамурье только после того, как его природная среда была преобразована хозяйственной деятельностью человека. Эта мысль была сформулирована Смиренским (1986). Есть основания полагать, что это время совпало с началом освоения региона оседлым русским населением, т.е. со второй половины XIX в.

Первым, кто обнаружил БС на Среднем Амуре, был Радде (Radde, 1863). Весной 1858 г. он встретил ее в качестве немногочисленного вида на Нижней Буре. Замечательно, что по р. Амур

⁴ Мы думаем (и это наверняка покажет собранный материал для генетического анализа), что сообитающие популяции "засорены" чужими генами. Но здесь мы вступаем в непростую область формирования содержательных понятий. Что понимать под "гибридогенной популяцией": популяцию, состоящую из "смеси" фенотипов исходных форм или лишь содержащую "сор" из так называемых нейтральных генов с неизвестной либо нереализованной функцией?

⁵ Уже после отправки статьи в "Зоологический журнал", 7 июня 1998 г. мы провели 7-часовой учет синиц в Биробиджане. Из 16 детально рассмотренных и прослушанных самцов, 13 оказались фенотипическими *major* (5 из них – "светлые"), а из трех *minor* один – "желтоватый *minor*" со смешанной песней. Таким образом, птицы с фенотипом *major* ныне уже практически господствуют в городе!

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы признательны Б. Петри (B. Petri) и М. Пэкерту (M. Päckert) за помощь при проведении полевых работ в 1993 и 1996 гг. Мы также признательны В.Н. Чернобаевой, взявшей на себя труд по техническому оформлению рукописи. В особенности мы признательны анонимному рецензенту, замечания и пожелания которого позволили существенно улучшить первоначальную версию статьи.

Исследования были поддержаны грантами от РФФИ, проект 94-04-13122, и от ГНТП "Биоразнообразие".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воинственский М.А., 1954. Семейство Синицевые, *Paridae*. Птицы Советского Союза. М.: Советская наука. Т. 5. С. 725–784.

Керимов А.Б., Формозов Н.А., 1986. Зоны вторичных контактов в кольцевом ареале большой синицы (юго-западная Туркмения, Приамурье) // Докл. Моск. о-ва испыт. природы. Зоол. и бот. М. С. 27–31.

Кистяковский А.Б., Смогоржевский Л.А., 1964. О границе Китайского орнитофаунистического комплекса на реке Бурея // Научн. докл. Высш. школы, Биол. науки. № 3. С. 26–29.

Маак Р.К., 1859. Путешествие на Амур, совершенное по распоряжению Сибирского отдела Русского географического общества в 1855 году. СПб. Птицы. С. 113–151. – 1861. Путешествие по долине реки Уссури. СПб. Т. 1. С. 1–344.

Назаренко А.А., 1971. Краткий обзор птиц заповедника "Кедровая Падь" // Орнитол. исслед. на юге Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 12–51.

Панов Е.Н., 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. С. 1–510. – 1993. Граница вида и гибридизация у птиц // Сб. трудов Зоол. Музея МГУ. Т. 30. С. 53–96.

Пантелеев А.В., Алексеева Э.В., 1993. Ископаемые птицы из пещеры Блинец (Южный Сихотэ-Алинь) и ландшафтно-климатические условия их обитания в голоцене // Русск. орнитол. журн. Т. 2. Вып. 2. С. 133–148.

Портенко Л.А., 1955. Новые подвиды воробьиных птиц (*Aves, Passeriformes*) // Тр. Зоол. инст. АН СССР. Т. 18. С. 493–507.

Смиренский С.М., 1977. О систематическом положении больших синиц Дальнего Востока // 7 Всес. орнитол. конф. Тез. докл. Киев: Наукова Думка. Ч. 1. С. 25–26. – 1986. Эколого-географический анализ авифауны Среднего Приамурья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. С. 1–23.

Степанян Л.С., 1990. Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука. С. 1–728.

Формозов Н.А., Керимов А.Б., Лопатин В.В., 1993. Новая зона гибридизации большой и бухарской синиц (*Parus bokharensis*) в Казахстане и взаимоотно-

...ингане, где он долгое время коллекти-
...зимовал (1858–1859 гг.), ни та, ни другая
...им не были отмечены. Интересно также,
что Маак (1859), опытный натуралист, во время
своего путешествия по Амуру в 1855 г. также не
обнаружил этих синиц. Более того, он не нашел
ВС и по р. Уссури во время своего путешествия в
1859 г. Ныне, по нашим данным, это обыкновенный
вид осинодубовых лесов на высоких берегах
р. Уссури, и мы точно знаем, что именно подоб-
ные леса обследовал Маак (1861). Очевидно, в
тот период популяция ВС была ограничена еще
Южным Приморьем (откуда она известна по мно-
гочисленным костным остаткам из пещеры Бли-
нец–Пантелеев, Алексеева, 1993) и южными рай-
онами Северо-Восточного Китая.

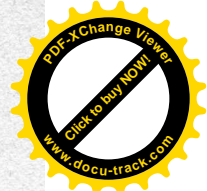
Впервые ВС была собрана на Среднем Амуре
близ устья р. Уссури в 1874 г. (Taczanowski, 1891–
1893), а в 1929 г. оба вида уже в качестве обычных
были найдены Штегманом (Stegmann, 1931) у
с. Радде в Малом Хингане (где семьдесятю го-
дами ранее работал и зимовал исследователь, в
честь которого и было названо это село).

Таким образом, первая встреча популяций *ma-
jor* и *minor* произошла едва ли ранее 100 лет назад.
За это время численность популяций выросла
многokратно, и к настоящему времени они, сосу-
ществуя, конкурируя и, локально, гибридизируя,
заселили освоенные и измененные человеком
районы Среднего Приамурья (рис. 1).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные о структуре сообитания
популяций *major* и *minor* и о процессах их взаимо-
действия в разных временных шкалах – годы–де-
сятилетия–столетие – свидетельствуют о незави-
симом таксономическом ранге этих форм. Не-
смотря на локально интенсивную гибридизацию,
что-то явно препятствует возникновению в зоне
перекрывания смешанной, промежуточной попу-
ляции. Мы полагаем, что проведенные исследо-
вания позволяют поставить точку в дискуссиях о
таксономической принадлежности большой и
восточноазиатской синиц – это очень близкие, но
явно разные виды.

Вместе с тем мы затрудняемся назвать истин-
ные механизмы поддержания видовой целостнос-
ти и ее локального, временного разрушения.
Вопреки мнению Панова, 1993, идея усиления
презиготических – поведенческих изолирующих
механизмов у начавших контактировать популя-
ций близкородственных форм продолжает при-
влекать интерес теоретиков (см.: Saetre et al.,
1997). Мы полагаем, что ситуацию на Среднем
Амуре следует детально и непредвзято изучить в
контексте этой идеи.



- форм в надвиде *Parus major* // Сб. трудов Зоол. музея МГУ. Т. 30. С. 118–146.
- Blanchard, J.C., 1994. Genetic evidence for extra-pair fertilization in a monogamous passerine, the Great Tit *Parus major* // *Ibis*. V. 136. № 4. P. 457–462.
- Coyne J.A., 1994. Rules for Haldane's rule // *Nature*. V. 369. № 6477. P. 189–190.
- Gelter H.P., Tegelström H., Gustafsson L., 1992. Evidence from hatching success and DNA fingerprinting for the fertility of hybrid Pied × Collared Flycatchers *Ficedula hypoleuca* × *albicollis* // *Ibis*. V. 134. № 1. P. 62–68.
- Gullberg A., Tegelström H., Gelter H., 1992. DNA fingerprinting reveals multiple paternity in families of Great and Blue Tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) // *Hereditas*. V. 117. P. 103–108.
- Harrap S., Quinn D., 1996. Tits, Nuthatches and Treecreepers. L.: Christopher Helm Ltd. P. 1–464.
- Martens J., Petri B., Nazarenko A.A., Valchuk O.P., 1994. Great Tit vocalizations in the Amur hybrid zone // Selected contrib. from the 21st Intern. Ornithol. Congress. J. für Ornithol. Bd. 135. Sonderheft. S. 166.
- Mayr E., 1942. Systematics and the Origin of Species. N.Y.: Columbia Univ. Press. P. 1–334. – 1963. Animal Species and Evolution. Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press. P. 1–797.
- Norris K.J., Blakey J.K., 1989. Evidence for cuckoldry in the Great Tit *Parus major* // *Ibis*. V. 131. № 4. P. 436–442.
- Radde G., 1863. Reisen im Süden von Ost-Sibirien in den Jahren 1855–1859. Bd. 2. Die Festlandsornis des südöstlichen Sibiriens. St.-Pb. S. 1–392.
- Rensch B., 1933. Zoologische Systematik und Artbildungsproblem // *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* Bd. 19. S. 19–83.
- Saetre G.-P., Moum T., Bures S. et al., 1997. A sexually selected character displacement in flycatchers reinforces premating isolation // *Nature*. V. 387. № 6633. P. 589–592.
- Snow D.W., 1967. Genus *Parus* L. // Check-List of birds of the World. Cambridge, Mass: Mus. Comp. Zool. V. 12. P. 70–122.
- Stegmann B., 1931. Die Vögel des dauro-mandschurischen Übergangsgebietes // *Journ. für Ornithol.* Bd. 79. H. 2. S. 137–236.
- Taczanowski L., 1891–1893. Faune ornithologique de la Sibirie Orientale. Mem. Acad. Sci. de St. Petersb. 7 ser. P. 1–1278.
- Tegelström H., Gelter H.P., 1990. Haldane's rule and sex biased gene flow between two hybridizing flycatcher species (*Ficedula albicollis* and *F. hypoleuca*, Aves: Muscicapidae) // *Evolution*. V. 44. № 8. P. 2012–2021.
- Vaurie Ch., 1959. The birds of Palearctic fauna. Ordes Passeriformes. L.: Witherby Ltd. P. 1–762.

SECONDARY CONTACT AND OVERLAP OF *PARUS MAJOR* AND *PARUS MINOR* POPULATIONS IN THE MIDDLE AMUR RIVER BASIN

A. A. Nazarenko, O. P. Valchuk, J. Martens

Institute of Biology and Soil Science, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia
Gutenberg University, Mainz 55099, Germany

A revision of situation in the zone of overlapping (OZ) of *Parus major* and *P. minor* populations in the middle Amur River basin was performed based on the field studies (1991–1996) and available literature. Dimensions and shape of OZ were determined for the first time. Its total range is about 250 km. Human settlements are typical habitats of *P. major*, secondary broad-leaved forests in the vicinity of these localities are populated by *P. minor*. The most sustainable state of interaction between the populations *major* and *minor* is their co-existence at human settlements, where local and limited hybridization takes place in a narrow belt of populations' contact. This is true for the central part of OZ. In eastern OZ, where both populations inhabit settlements, mixed populations exist; there is a tendency of displacing *minor* forms out of human settlements (Birobidzan city). The populations are shown to come in contact 100 years ago as a result of their dispersal due to transformation of the environment because of human activities.

natural