

УДК 575.858

УСПЕШНОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ: ПОНИЖЕННАЯ ПЛОДОВИТОСТЬ В ГИБРИДОГЕННОЙ ПОПУЛЯЦИИ СОРОК (*PICA PICA* × *PICA SERICA*, AVES)

© 2024 г. А. П. Крюков^{1, *}, О. А. Горошко^{2, 3, **}

¹ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
пр. 100 лет Владивостоку, 159, Владивосток, 690022 Россия

²Государственный природный биосферный заповедник “Даурский”
ул. Комсомольская, 76, с. Нижний Цасучей, Забайкальский край, 674480 Россия

³Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН
ул. Недорезова, 16А, Чита, Забайкальский край, 672014 Россия

*E-mail: alex.p.kryukov@gmail.com

**E-mail: oleggoroshko@mail.ru

Поступила в редакцию 26.12.2023 г.

После доработки 11.04.2024 г.

Принята в печать 08.08.2024 г.

Данные об успешности размножения гибридов, получаемые путем прямых наблюдений в природе, принципиально важны для понимания причин нарушения видовых репродуктивных барьеров и прогнозирования судьбы гибридогенных популяций. В формирующейся на наших глазах зоне вторичного контакта между евразийской сорокой *Pica pica* и восточной сорокой *Pica serica* происходит ограниченная гибридизация, обнаруженная нами ранее по анализу одноклеточного полиморфизма ядерной ДНК. В данной работе представлен сравнительный анализ состава 119 гнездящихся пар и содержимого 89 гнезд в гибридогенной популяции *P. p. leucoptera* × *P. s. jankowskii* Северо-Восточной Монголии, в молодой зоне контакта в Восточном Забайкалье и относительно чистых популяциях *P. p. leucoptera* Центрального Забайкалья и *P. s. jankowskii* Северо-Восточного Китая. В гибридогенной популяции Монголии обнаружены достоверно повышенные доли полностью нежизнеспособных кладок, а также кладок с отдельными нежизнеспособными яйцами по сравнению с показателями относительно чистых популяций *P. p. leucoptera* и *P. s. jankowskii*. В Восточном Забайкалье идет менее интенсивная гибридизация, доля полностью нежизнеспособных кладок и кладок с частью мертвых яиц значительно ниже, чем в Монголии. Рассмотрены возможные механизмы генетической несовместимости и нарушения постзиготической изоляции. Обсуждены перспективы дальнейшей судьбы зоны контакта ареалов сорок с учетом отбора против гибридизации, в том числе вероятность усиления различий по видоспецифической звуковой коммуникации. Возможно формирование здесь мозаичной гибридной зоны с признаками “зоны напряжения”. Уникальная ситуация формирующейся зоны контакта и гибридизации двух молодых видов сорок нуждается в мониторинге, как дополнение и продолжение геномных исследований.

DOI: 10.31857/S0044459624040054, EDN: UTNGSH

При вторичном контакте популяций или близких видов после достаточно длительного периода их географической изоляции часто происходит гибридизация, исход которой неоднозначен. Он зависит от успешности видовых “изолирующих механизмов” (Майр, 1968), в последнее время называемых более нейтрально “репродуктивными барьерами” (Mallet, 2005). Биологическая

концепция вида – один из базисов синтетической теории эволюции – различает презиготические и постзиготические репродуктивные барьеры. И те и другие барьеры зависят от уровня генетической дивергенции пришедших в контакт форм. В случае нарушения или несовершенства презиготических барьеров успех гибридизации варьирует от полного отсутствия потомства из-за

несовместимости геномов до той или иной степени успешности скрещивания с интродукцией и/или слиянием популяций, иногда приводящей к гибридогенному видообразованию. Эти процессы напрямую связаны с проблемами видообразования и поддержания целостности видов.

О непосредственных результатах вторичного контакта обычно судят по фенотипическому или генотипическому составу популяций и другим косвенным показателям. Прямые оценки успешности размножения в гибридогенных популяциях редки по причине затрудненности таких наблюдений у большинства животных. Исключение представляют, видимо, только насекомые, амфибии и птицы (особенно открыто гнездящиеся виды). Удачную возможность такого анализа предоставляет евразийская (обыкновенная) сорока *Pica pica* (Linnaeus, 1758). Недавний вторичный контакт ее близких, но генетически и морфологически дивергировавших видов был нами выявлен путем интеграционного анализа (Kryukov et al., 2022).

Сорока *P. pica sensu lato* широко распространена в Палеарктике от Пиренеев до Камчатки. Ранее в составе вида насчитывали до 13 подвидов, включая два в Неарктике (Madge, Burn, 1999). Современная таксономическая схема выделяет пять видов в Палеарктике: *P. pica*, *P. mauritanica*, *P. asirensis*, *P. bottanensis* и *P. serica* (Madge et al., 2020; Gill et al., 2021). Их ареалы разделены разрывами, за исключением контактирующих двух последних. Особенно интересны взаимоотношения между *P. pica leucoptera* и *P. serica jankowskii* в Юго-Восточном Забайкалье и Северо-Восточной Монголии с разрывом ареалов, который постепенно заполняется и сопровождается гибридизацией (Kryukov et al., 2017, 2022; Горошко и др., 2018). О существовании обширного разрыва ареала сороки в районе Восточного Забайкалья и запада Амурской области известно достаточно давно (Штегман, 1932; Рустамов, 1954, и др.). Тем не менее на картах ряда работ в основном обзорного характера безосновательно сообщается о непрерывном ареале в этом регионе (Goodwin, 1986; Zhang et al., 2012). Никаких специальных исследований на этот счет здесь не проводилось. Довольно быстрое распространение с востока *P. s. jankowskii* вдоль Транссибирской магистрали, автодорог и речных долин в бассейне Верхнего Амура было выявлено лишь в ходе наших работ (Горошко, 2018; Горошко и др., 2018). С запада навстречу ей продвигается *P. p. leucoptera*, но с меньшей

скоростью. Оба вида отличаются окраской и размерами, хотя не всегда в полевых условиях они легко диагностируются. Гораздо лучше они различаются по звуковой коммуникации. Сигнал тревоги сорок представляет собой стрекотание, со слитыми, быстро повторяющимися элементами у западного вида и раздельными, медленными — у восточного.

Наши полевыми наблюдениями выявлено два участка контакта расширяющихся ареалов *P. p. leucoptera* и *P. s. jankowskii*: в бассейне р. Керulen в Монголии около границы с Китаем и в бассейне р. Аргунь в России также вдоль границы с Китаем. Их взаимоотношения устанавливаются на наших глазах. На обоих участках популяции сильно разрежены, а гнездовые ареалы хотя и сближены, но фактически не соединяются (ширина полосы разрыва составляет 50–100 км). При этом в обоих местах имеют место практически ежегодные и нередко масштабные послегнездовые инвазии *P. s. jankowskii* вглубь гнездового ареала *P. p. leucoptera*, часто сопровождающиеся длительным обитанием там *P. s. jankowskii* как минимум в зимний период. При этом *P. p. leucoptera* и *P. s. jankowskii* держатся смешанными стаями без каких-либо признаков взаимной неприязни. Часть мигрантов остается там и на лето. Это создает благоприятные условия для формирования смешанных пар и потока генов при условии успешных межвидовых скрещиваний. Мы не располагаем достаточной информацией об аналогичных инвазиях *P. p. leucoptera* вглубь ареала *P. s. jankowskii*, но, по имеющимся данным, они имеют гораздо меньшие масштабы. По нашим наблюдениям и генетическому анализу ядерных снипов (одноклостидного полиморфизма, SNP) установлено, что в обоих местах происходит ограниченная гибридизация этих видов, гораздо более массовая на р. Керulen, с локальным скоплением там гибридов (Kryukov et al., 2022). В бассейне р. Аргунь отмечены отдельные гибриды, однако без непосредственного соседства гнездовых территорий обоих видов. К северу от Керулена в Забайкалье обитает относительно генетически чистая популяция *P. p. leucoptera* с отдельными встречами гибридов по данным генетического анализа, хотя в ходе полевых наблюдений гибриды не выявлены. На прилежащих участках китайской территории отмечено гнездование чистых *P. s. jankowskii*.

Одним из оснований для недавнего поднятия статуса до видового для западной *Pica*

pica и восточной *Pica serica* групп подвидов, включающих соответственно *P. p. leucoptera* и *P. s. jankowskii*, было обнаружение их глубокой генетической дивергенции по контрольному региону (CR) митохондриальной ДНК (мтДНК) (Kryukov et al., 2004, 2017) и полному митохондриальному геному (Kryukov et al., 2020) на уровне генетической дистанции около 4%. В связи с этим при скрещивании столь удаленных форм, дивергировавших по молекулярным данным порядка 2 млн лет назад (0.94–2.7 млн лет назад — Kryukov et al., 2004; 2.27 млн лет — Song et al., 2018; или 1.68 млн лет — Kryukov et al., 2022), можно было ожидать несовместимости геномов, стерильности и/или нежизнеспособности гибридного потомства. Однако нам удалось обнаружить успешно размножающиеся смешанные пары и пары, включающие гибридных особей с жизнеспособным потомством. Цель настоящей работы — сравнительный анализ успешности гнездования сорок в гибридогенной и сопредельных чистых популяциях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для удобства анализа мы выделяем четыре условные популяции сорок: 1) относительно чистую популяцию *P. p. leucoptera* в Забайкалье севернее Монголии в бассейне р. Онон и на сопредельных территориях (для краткости эта территория условно названа в статье Центральным Забайкальем); 2) чистую популяцию *P. s. jankowskii* в Северо-Восточном Китае; 3) отчетливо сформировавшуюся гибридогенную популяцию в Северо-Восточной Монголии в долине р. Керулен вблизи границы с Китаем; 4) также отдельно рассматриваем территорию Восточного Забайкалья в бассейне р. Аргунь вдоль границы с Китаем, где, возможно, началось формирование молодой гибридогенной популяции. Всего в ходе полевых маршрутных наблюдений в 2015–2021 гг. мы проанализировали фенотипический состав 119 гнездовых пар. Для видовой идентификации в полевых условиях использовали 8× бинокли и 25–75× трубу, а также фотосъемку на камеру Nikon с 150–500× объективом. Тревожные позывки анализировались на слух и записывались на рекордеры ZOOM H5 и Sound Devices 702 с микрофонами SGH-6 (ZOOM) и Telinga Stereo MK2 соответственно, с последующим спектральным анализом.

Для сравнительного анализа состава пар и успешности гнездования обнаружено

и проанализировано 89 обитаемых гнезд сорок: 23 в Центральном Забайкалье, 4 в Северном Китае, 33 в Северо-Восточной Монголии и 29 в бассейне Аргуни. Видовая принадлежность установлена для 168 взрослых гнездовых особей сорок. В гнездах с кладками жизнеспособность и степень насиженности яиц проверялись просвечиванием в темной коробке, затем, при необходимости, — опусканием яиц в теплую воду. В комплексе эти два метода в подавляющем большинстве случаев позволяют безошибочно определять исследуемые показатели. Невозможно лишь гарантированно распознать нежизнеспособные яйца в очень свежих, ненасиженных кладках. Поэтому такие кладки мы через некоторое время проверяли повторно. Для яиц, определенных как нежизнеспособные, делали их контрольное вскрытие, которое во всех случаях подтвердило их нежизнеспособность. При наличии возможности гнезда проверяли также на стадии птенцов, однако в связи с маршрутным характером работ, это удалось сделать лишь для части гнезд.

Пару считали плодовитой (фертильной) при наличии хотя бы одного птенца или оплодотворенного яйца на поздней стадии насиживания, и неплодовитой (стерильной) — при наличии только нежизнеспособных яиц. Нежизнеспособность яиц может быть вызвана рядом причин: неоплодотворенностью; гибелю зародыша из-за генетических проблем, вызывающих нарушение эмбриогенеза и развития; гибелю зародыша из-за неблагоприятных условий (например, переохлаждения) и др. Показательно, что в полностью нежизнеспособных кладках нам ни разу не удалось обнаружить каких-либо признаков развития зародыша, что означает, что такие яйца были неоплодотворенными или зародыши в них погибли на самых ранних стадиях развития. В частично жизнеспособных кладках нежизнеспособные яйца в большинстве случаев были также без признаков развития зародыша, реже встречались с зародышами, погибшими на начальных стадиях развития, крайне редко — с зародышами, погибшими на средних стадиях. Для расчета достоверности различий параметров плодовитости по критерию χ^2 применен пакет Statistica v. 12 (StatSoft Inc.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В Восточной Монголии из 33 гнездовых пар по крайней мере 11 были смешанными: один партнер гибрид по окраске и/или позывке, или

P. s. jankowskii, а другой *P. p. leucoptera*. Из них 8 смешанных пар обитали в долине р. Керулен в крайней восточной части Монголии не далее 30 км от границы с Китаем, и еще три – севернее, на р. Ульдза. Остальные пары принадлежали *P. p. leucoptera* и обитали на более удаленной от Китая западной части долины Керулена, а также сопредельных с Забайкальем северных территориях Монголии. На Китайской территории у оз. Улан-Нур (бассейн р. Оршун-Гол, южнее оз. Далайнор) встречены только чистые *P. s. jankowskii*. На северо-восток от Керулена в Забайкалье, в долине Аргуни, протекающей по границе России и Китая, видовой состав обоих партнеров удалось определить в 34 парах, из которых 21 *P. p. leucoptera*, 11 *P. s. jankowskii* и две смешанные пары. Ближайшие чистые пары *P. p. leucoptera* и *P. s. jankowskii* встречены на дистанции 70 км друг от друга, что говорит

о пространственном разобщении видов в целом. В то же время пара чистых *P. p. leucoptera* гнездились всего в 4 км от смешанной пары. В ней самка принадлежала к *P. s. jankowskii*, судя по мтДНК ее птенцов, но самец имел признаки *P. p. leucoptera* в фенотипе и голосе. В гнезде другой пары – самец гибрид и самка *P. p. leucoptera* – все 8 яиц были нежизнеспособны.

По опросам местных жителей и нашим многолетним наблюдениям, контакт *P. s. jankowskii* и *P. p. leucoptera* возник в долине Аргуни лишь 20–30 лет назад. В то же время проведенный нами анализ литературных и иных данных позволяет предположить, что контакт в бассейне р. Керулен сформировался намного раньше (Горошко и др., 2018). Таким образом, различия в плотности контакта и масштабах гибридизации на этих двух участках, вероятно, связаны с разной длительностью их существования.

Таблица 1. Состав гнездящихся пар и жизнеспособность кладок в разных популяциях сороки

Популяции	Число и состав пар с обследованными гнездами				Плодовитость пар				
	Число гнездящихся пар	Число пар чистых <i>P. p. leucoptera</i>	Число смешанных пар или с гибридом	Число пар чистых <i>P. s. jankowskii</i>	Вид одного из партнеров не определен	Число жизнеспособных кладок плодовитых пар	Число нежизнеспособных кладок со всеми мертвыми яйцами	Число жизнеспособных кладок с некоторыми мертвыми яйцами	Общее число кладок с некоторыми или всеми мертвыми яйцами
<i>P. p. leucoptera</i> , Центральное Забайкалье	23	17	0	0	6	23	0	5	5
<i>P. p. leucoptera</i> + <i>+ P. s. jankowskii</i> , бассейн р. Аргунь	29	9	2	10	8	28	1	3	4
<i>P. p. leucoptera</i> × <i>× P. s. jankowskii</i> , Восточная Монголия	33	7	11	0	15	19*	14*	9*	23*
<i>P. s. jankowskii</i> , Северо-Восточный Китай	4	0	0	4	0	4	0	0	0
Итого	89	33	13	14	29	74	15	17	32

Примечание. * Означает достоверность различий по критерию χ^2 и при уровне значимости $p < 0.05$ при сравнении показателей гибридогенной популяции Монголии с контрольной популяцией Забайкалья.

В ходе обследования гнезд сорок установлено, что во всех популяциях в гнездах некоторых плодовитых пар наряду с жизнеспособными яйцами или птенцами присутствовали также нежизнеспособные яйца. Так, в популяции Забайкалья обнаружили 22% гнезд (5 гнезд из 23) с одним или несколькими такими яйцами, на Аргуни – 11% (3 из 28), а в Монголии – 47% (9 из 19) (табл. 1, различия не достоверны). Однако более важно, что некоторые гнезда содержали только нежизнеспособные яйца, без видимых признаков развития зародыша, что означает стерильность таких пар. Из 33 гнезд в Восточной Монголии 14 (42%) принадлежали стерильным парам, остальные – fertильным парам, поскольку содержали птенцов или хотя бы часть жизнеспособных яиц. В популяции Аргуни найдено лишь одно гнездо с нежизнеспособной кладкой, что составило 3% от 29 гнезд, а в Центральном Забайкалье не было ни одного гнезда с мертвыми кладками. Различия достоверны при сравнении показателей гибридной популяции Монголии с “чистой” контрольной популяцией Центрального Забайкалья (табл. 1). Содержимое всех таких яиц было обследовано и ни в одном не найдено признаков развития эмбрионов, что означает неоплодотворение или раннюю гибель эмбриона. Практически во всех случаях птицы насиживали такие нежизнеспособные яйца значительно дольше положенного срока, вплоть до высыхания их содержимого. Отсутствие в яйцах мертвых эмбрионов не позволило провести их генетический анализ, в отличие от предпринятого анализа mtДНК и ядерных снипов у птенцов всех гнезд. Результаты этого анализа и карты с точками находок гнезд приведены в упомянутой статье (Kryukov et al., 2022). В частности, по ядерным снипам мы показали, что по крайней мере часть гибридов F1 жизнеспособны и плодовиты, поскольку в разных гнездах их потомков обнаружены птенцы с неодинаковыми долями ядерных аллелей, специфичных к обоим видам, что говорит о наличии ряда поколений возвратных скрещиваний.

Важно отметить, что в Монголии 12 из 14 гнезд с мертвыми кладками были обнаружены в восточной части долины Керуlena – именно там, где встречено большинство смешанных пар. Среди этих 14 пар как минимум 6 имели в своем составе гибрида. На Аргуни у двух упомянутых выше смешанных пар в одном гнезде были только погибшие яйца и у второй пять живых

птенцов, а остальные 19 чистых пар *P. p. leucoptera* и *P. s. jankowskii* были плодовиты. Также плодовиты были 23 чистые пары *P. p. leucoptera* в Центральном Забайкалье и 4 пары *P. s. jankowskii* в Северо-Восточном Китае.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные нами данные, несомненно, указывают на пониженную успешность гнездования (по крайней мере, его начальной стадии) в гибридогенной популяции Восточной Монголии по сравнению с относительно чистыми близлежащими популяциями Центрального Забайкалья, бассейна р. Аргуни и Северо-Восточного Китая, находящимися в сходных экологических и климатических условиях. Эта неуспешность проявляется в нарушениях оплодотворения и/или ранней эмбриональной гибели зародышей. С учетом специфики маршрутного характера нашей работы разграничение этих событий не входило в наши задачи и должно послужить предметом дальнейших исследований.

Гибридизация часто сопровождается стерильностью и/или пониженной жизнеспособностью первого или последующих поколений гибридов. Гибридологический анализ применяется для определения видового статуса животных, например, грызунов (Соколов, Васильева, 1993; Osipova, Sotkin, 2006), хотя часто его не достаточно для принятия таких решений. Однако опыты по скрещиванию в неволе дают искаженную картину природных ситуаций, поскольку не учитывают поведенческие аспекты изоляции (различия в брачном поведении и избирательность спаривания) и экологические предпочтения. В природных гибридных зонах пониженная плодовитость или приспособленность гибридов служит признаком “зоны напряжения” (tension zone; Barton, Hewitt, 1985), поддерживаемой балансом между отбором против гибридов и притоком генов в зону. И наоборот, наличие узкой гибридной зоны позволило предположить наличие отбора против гибридов иволов *Icterus bullockii* и *I. galbula* (Walsh et al., 2020). Аналогично, пониженный размер кладок обнаружен в узкой гибридной зоне дубоносов *Pheucticus ludovicianus* и *P. melanocephalus* (Anderson, Daugherty, 1974). Особенno интересны случаи неполной стерильности при незавершенном видеообразовании. У птиц постзиготическая межвидовая изоляция выражена слабее, чем у большинства других высших животных, и скрещивания в пределах рода часто успешны и в природе, а не только в неволе,

понижая приспособленность F1 незначительно. Однако естественная гибридизация у птиц происходит реже, чем можно было ожидать, поскольку у них основную роль в поддержании видовой целостности играет презиготическая изоляция (Grant P., Grant B., 1992; Edwards et al., 2005). Поскольку постзиготическая изоляция развивается дольше, чем обычно происходит видеообразование, то на ранних его стадиях особенно важна презиготическая изоляция (Price, Bouvier, 2002). Тем не менее она достаточно легко нарушается, особенно при содержании животных в неволе, на границах симпатрических ареалов и на фронтах инвазии, где выбор конспецифичных брачных партнеров ограничен.

В природе гибридизирует от 10 до 20% видов птиц, и это число варьирует в зависимости от часто спорных таксономических рангов скрещивающихся форм: вид—подвид (Ottenburghs, 2023). Описаны результаты 407 вариантов гибридизации (в основном в неволе) 367 видов птиц, представляющих таксономические ранги от подвидов до семейств, от нормальной плодовитости до полной нежизнеспособности обоих полов (Price, Bouvier, 2002). В этих опытах более половины скрещиваний в пределах рода дали плодовитых гибридов. Данные подтвердили, что в процессе видеообразования презиготическая изоляция развивается раньше, чем постзиготическая, и стерильность возникает раньше не-приспособленности. Стерильность гибридов F1 обычно наблюдалась у обоих полов, но самцы в 98% случаев имели повышенную жизнеспособность по сравнению с самками. Обнаружена положительная регрессия генетической дивергенции по митохондриальному гену *cytB* с индексом жизнеспособности гибридов, от нормальной плодовитости до полной нежизнеспособности обоих полов (Price, Bouvier, 2002). Интересно, что часто близкие виды сосуществуют в симпатрии, даже если внутренняя генетическая несовместимость, обеспечивающая стерильность или неприспособленность F1, не эффективна.

Анализ результатов межвидовых скрещиваний в неволе 21 вида голубиных Columbidae показал, что с увеличением дивергенции (судя по генетической дистанции по гену цитохрома *b* мтДНК) доля нежизнеспособных яиц от числа отложенных растет (Lijtmaer et al., 2003). Этот показатель постзиготической изоляции близок для первого поколения гибридизации и возвратных скрещиваний, но повышен во втором гибридном поколении. У южно-американских выюрков

p. Sporophila при межвидовых скрещиваниях в неволе вылуплялось 71% птенцов, а в конспецифичных — только 44%, вероятно, ввиду инбридинга из-за клеточного размножения, а по числу слетков они не отличались (Campagna et al., 2018).

Во многих работах по природной гибридизации птиц плодовитость гибридов не исследована или ее снижения не обнаружено, но есть и другие примеры. При гибридизации подвидов птицы-носорога красноклювого токо *Tockus erythrorhynchus* успех вылупления в гибридных или гетероспецифичных парах понижен на 10% по сравнению с гомоспецифичными парами, при одинаковом размере кладок (Delport et al., 2004). Показано, что успех размножения гаичек *Parus atricapillus* и *P. carolinensis* положительно коррелирует с индексом генетической совместимости гнездящихся партнеров, и чистые самцы более продуктивны, чем гибридные (Bronson et al., 2005). В гибридной зоне мухоловок *Ficedula hypoleuca* и *F. albicollis* гибридные самки частично плодовиты, и в кладках пар с такими самками было больше нежизнеспособных яиц, чем в кладках с гибридными самцами (Sætre et al., 1999). При этом успех вылупления у пар с гибридами был или полным, или нулевым. Успешность размножения осеняных кардиналов *Passerina amoena* и *P. cyanea* в гибридной зоне понижена, причем доля вылупившихся птенцов, и в особенности доля вылетевших слетков, понижена сильнее в парах с гибридными самками, чем в парах с гибридными самцами (Baker, Boylan, 1999). Эти и многие другие примеры подтверждают правило Холдейна (Haldane, 1922), декларирующее положительную связь пониженной жизнеспособности и плодовитости гибридов с гетерогаметным полом (самки у птиц). В нашей работе специфика материала и трудности в полевом распознавании полов, особенно у негнездящихся птиц, не позволили проверить возможное различие в соотношении полов между популяциями. Однако показанная ранее асимметричная интровергессия ядерных генов от *P. s. jankowskii* к *P. r. leucoptera* и отсутствие какой-либо интровергессии мтДНК (Kryukov et al., 2022) могут быть частично объяснены предполагаемой стерильностью гибридных самок F1, в соответствии с правилом Холдейна.

Описанная в приведенных примерах постзиготическая изоляция отражает степень несовместимости геномов и проявляется в нарушениях плодовитости и/или жизнеспособности гибридов F1, их пониженной экологической приспособленности, затрудненном поиске

брачных партнеров, а также в генетической несовместимости у F2 и у бэккроссов. Кроме того, постзиготическая изоляция включает возможную генетически обусловленную неприспособленность гибридов в определенных условиях, их трудности в образовании пар и размножении, а также генетические эффекты в последующих гибридных поколениях. Так, в центре обширной симпатрической зоны гибридизации овсянок *Emberiza citrinella* и *E. leucocephala*, где доля гибридов максимальна, успех размножения всех пар близок, но гибриды обладают пониженной продолжительностью жизни (Рубцов, 2021). Появление нежизнеспособных яиц может означать отсутствие спаривания, либо оплодотворения, либо неразвитие эмбриона. При этом откладка неоплодотворенных яиц, наблюдавшаяся у птиц при отсутствии самцов, в нашем случае с сороками исключена, поскольку все гнезда имели двух родителей. Помимо нарушения оплодотворения, отмеченное нашими полевыми наблюдениями отсутствие развития отложенных яиц может означать гибель на разных стадиях эмбриогенеза, а также разнообразные аномалии гибридного потомства. Ответственная за все эти эндогенные барьеры гибридная несовместимость объясняется такими причинами, как модель Бэтсона–Добржанского–Мёллера, сводящаяся к эпистатическому взаимодействию локусов (Orr, 1996), а также хромосомными перестройками, реструктуризацией геномов, дивергенцией белок-кодирующих генов и некодирующей ДНК, появлением инделей и транспозонов и другими процессами (Maheshwari, Barbash, 2011; Abbott et al., 2013).

Цитогенетические механизмы стерильности гибридов изучены достаточно хорошо. Разнообразные нарушения мейоза приводят к частичной или полной стерильности из-за гибели или несбалансированности гамет. Причинами являются разнообразные хромосомные перестройки и генные различия. Так, у гибридов полевок *Microtus arvalis* и *M. levis* стерильность возникает в результате нарушения синаптиса и механизма репарации разрывов двойных цепей ДНК (Torgasheva, Borodin, 2016). Типичный пример для птиц: гибриды между мускусной уткой *Cairina moschata* и белой пекинской уткой стерильны из-за различий в 1-й и 4-й парах хромосом, что препятствует их синаптису и останавливает 1-ю фазу мейоза (Mott et al., 2004).

Молекулярные основы несовместимости исследованы хуже. Продолжаются поиски “генов видеообразования” (speciation genes). Кандидатами на них предлагаются или отдельные локусы, распределенные по геному, или островки повышенной дивергенции (speciation islands), которые не интрогressируют через гибридные зоны (Turner et al., 2005; Ellegren et al., 2012; Ottenburghs et al., 2017). В европейской гибридной зоне подвидов домовой мыши *Mus musculus musculus* и *M. m. domesticus* за стерильность гибридных самцов F1 отвечают пять аутосомных локусов, полиморфных между популяциями (Larson et al., 2018). При гибридизации двух видов соловьев *Luscinia megarhynchos* и *L. luscinia* самки стерильны, что связывают с геномными островками высокой дивергенции (Mořkovský et al., 2018). Эти островки у соловьев содержат гены мейоза самок и метаболизма и отличаются высоким уровнем неравновесия по сцеплению и низким уровнем рекомбинации.

При успешных возвратных скрещиваниях обычно происходит интрогрессия, в том числе адаптивная (Curnutt et al., 2008; Hedrick, 2013). Ограниченная асимметричная интрогрессия по ядерным синаптам при ее отсутствии по митохондриальным генам зарегистрирована нами в зоне контакта сорок (Kryukov et al., 2022). В случае отбора против гибридизации возможно развитие избирательности скрещиваний и усиление (reinforcement; Dobzhansky, 1940; Servedio, Noor, 2003) не только презиготической изоляции (Sætre et al., 1997), но вслед за ней и постзиготической (Irwin, 2020) и, таким образом, нарастание дивергенции исходных видов и их изоляции. В частности, в зоне контакта видов сорок, в условиях пониженного успеха размножения смешанных пар и гибридов, можно ожидать формирования положительной ассортативности скрещиваний и дивергенции видов по поведению. Эти виды различаются по звуковой коммуникации (Kryukov et al., 2017, 2022), и она может усиливаться в результате отбора против гибридизации. Однако показано, что только достаточно интенсивный отбор может сформировать презиготическую изоляцию (Liou, Price, 1994), что не очевидно в нашем случае. При склонности обоих видов сорок к взаимному расширению ареалов, возможно постепенное расширение зоны контакта и гибридизации, но не рост численности гибридогенных популяций, учитывая обнаруженные нами свидетельства отбора против гибридизации и ограниченные ресурсы

в зоне контакта. Со временем можно ожидать формирование “зоны напряжения”, но не единой, а состоящей из нескольких участков и, таким образом, соответствующей понятию “мозаичной гибридной зоны” (Harrison, 1986). Биотопы сороки в области рассматриваемого контакта ареалов представляют собой лоскуты из приемлемых для гнездования сорок долин рек и озер, частично поросших кустами и низкорослыми деревьями и разделенных обширными, непригодными для гнездования степными пространствами. Вследствие разных сроков начала контакта в разных участках зоны, численного соотношения исходных видов и неодинаковых экологических условий, характер гибридизации в ее частях может отличаться, а усиление может иметь разнообразные косвенные последствия (Abbott et al., 2013). На вторичный контакт близких видов влияет так много разнородных экзогенных и эндогенных факторов, что предсказать его исход затруднительно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом недавний контакт двух близких, но генетически дивергировавших видов сорок с их неполной репродуктивной изоляцией, обнаруженной нами, предоставляет уникальные возможности для мониторинга начальных стадий процесса интроверсии, возможного отбора против гибридизации и усиления дивергенции, что в совокупности определит дальнейшую судьбу этого вторичного контакта и целостности обоих видов.

В предисловии к выпуску по геномике гибридизации в журнале “Molecular Ecology” сказано: “Очень немного исследований сочетают геномные анализы с измерением приспособленности гибридных особей в условиях эксперимента или природы. В особенности при исследованиях гибридных зон это должно предприниматься, насколько возможно, ... чтобы получить более полное понимание факторов, которые могут позволить видам происходить и сохраняться при наличии потока генов” (Abbott et al., 2016, p. 2330). Наша работа частично восполняет этот пробел.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны И.Н. Шереметьевой и А.С. Ёлгину за помощь в сборе полевого материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031500274-4), и государственного задания ИПРЭК СО РАН (рег. № 121032200126-6).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследования проведены без изъятия жизнеспособных яиц или птенцов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Горошко О.А.,* 2018. Экспансия сороки *Pica pica* (Linnaeus, 1758) в Забайкалье и Амурской области // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии: Мат-лы 6-й Междунар. орнитол. конф. Иркутск: ИНЦХТ. С. 62–64.
- Горошко О.А., Крюков А.П., Лю Сонтао, Доу Хуашань, Базыр-оол Б.К.,* 2018. О распространении, подвидовой принадлежности и таксономическом статусе сорок (*Pica pica*) в бассейне реки Хайлар-Аргунь (северо-восточный Китай и Забайкалье, Россия) // Байкальский зоол. журн. № 2 (23). С. 38–45.
- Майр Э.,* 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.
- Рубцов А.С.,* 2021. Состав пар, биотипические предпочтения и относительная продолжительность жизни птиц в гибридной популяции обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*Emberiza leucoscephala*) овсянок (Passeriformes, Emberizidae) на Алтае // Зоол. журн. Т. 100. № 11. С. 1276–1287. <https://doi.org/10.31857/S0044513421090075>
- Рустамов А.К.,* 1954. Семейство вороновые // Птицы Советского Союза. Т. 5 / Под ред. Дементьева Г.П., Гладкова Н.А. М.: Советская наука. С. 13–105.
- Соколов В.Е., Васильева Н.Ю.,* 1993. Гибридологический анализ подтверждает видовую самостоятельность *Phodopus sungorus* (Pallas, 1773) и *Phodopus campbelli* (Thomas, 1905) // ДАН. Т. 332. № 1. С. 120–123.
- Штегман Б.К.,* 1932. Вороновые птицы. Птицы СССР. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН. Т. 6. Л.: Изд-во АН СССР. 32 с.
- Abbott R., Albach D., Ansell S., Arntzen J.W., Baird S.J.E., et al.,* 2013. Hybridization and speciation // J. Evol. Biol. V. 26. № 2. P. 229–246. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x>

- Abbott R.J., Barton N.H., Good J.M.*, 2016. Genomics of hybridization and its evolutionary consequences // *Mol. Ecol.* V. 25. № 11. P. 2325–2332. <https://doi.org/10.1111/mec.13685>
- Anderson B.W., Daugherty R.J.*, 1974. Characteristics and reproductive biology of grosbeaks (*Pheucticus*) in the hybrid zone in South Dakota // *Wilson Bull.* V. 86. № 1. P. 1–11.
- Baker M.C., Boylan J.T.*, 1999. Singing behavior, mating associations and reproductive success in a population of hybridizing Lazuli and Indigo Buntings // *Condor.* V. 101. № 3. P. 493–504.
- Barton N.H., Hewitt G.M.*, 1985. Analysis of hybrid zones // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 16. P. 113–148.
- Bronson C.L., Grubb T.C., Jr., Sattler G.D., Braun M.J.*, 2005. Reproductive success across the Black-capped Chickadee (*Poecile atricapillus*) and Carolina Chickadee (*P. carolinensis*) hybrid zone in Ohio // *Auk.* V. 122. № 3. P. 759–772.
- Campagna L., Rodriguez P., Mazzulla J.C.*, 2018. Transgressive phenotypes and evidence of weak postzygotic isolation in F1 hybrids between closely related capuchino seedeaters // *PLoS One.* V. 13. № 6. Art. e0199113. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199113>
- Currat M., Ruedi M., Petit R.J., Excoffier L.*, 2008. The hidden side of invasions: Massive introgression by local genes // *Evolution.* V. 62. № 8. P. 1908–1920. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00413.x>
- Delport W., Kemp A.C., Ferguson J.W.H.*, 2004. Structure of an African red-billed hornbill (*Tockus erythrorhynchus rufirostris* and *T. e. damarensis*) hybrid zone as revealed by morphology, behavior, and breeding biology // *Auk.* V. 121. № 2. P. 565–586.
- Dobzhansky T.*, 1940. Speciation as a stage in evolutionary divergence // *Am. Nat.* V. 74. № 753. P. 312–321.
- Edwards S.V., Kingan S.B., Calkins J.D., Balakrishnan C.N., Jennings W.B., et al.*, 2005. Speciation in birds: genes, geography, and sexual selection // *Proc. Natl Acad. Sci.* V. 102. № 1. P. 6550–6557. <https://doi.org/10.1073/pnas.0501846102>
- Ellegren H., Smeds L., Burri R., Olason P.I., Backstrom N., et al.*, 2012. The genomic landscape of species divergence in *Ficedula* flycatchers // *Nature.* V. 491. P. 756–760. <https://doi.org/10.1038/nature11584>
- Gill F., Donsker D., Rasmussen P. (eds.)*, 2021. IOC World Bird List (v. 11.2). <https://doi.org/10.14344/IOC.ML.11.2>
- Goodwin D.*, 1986. Crows of the World. Seattle: Univ. Washington Press. 299 p.
- Grant P.R., Grant B.R.*, 1992. Hybridization of bird species // *Science.* V. 256. P. 193–197.
- Haldane J.B.S.*, 1922. Sex ratio and unisexual sterility in hybrid animals // *J. Genetics.* V. 12. P. 101–109.
- Harrison R.G.*, 1986. Pattern and process in a narrow hybrid zone // *Heredity.* V. 56. P. 337–349.
- Hedrick P.W.*, 2013. Adaptive introgression in animals: Examples and comparison to new mutation and standing variation as sources of adaptive variation // *Mol. Ecol.* V. 22. № 18. P. 4606–4618. <https://doi.org/10.1111/mec.12415>
- Irwin D.*, 2020. Assortative mating in hybrid zones is remarkably ineffective in promoting speciation // *Am. Nat.* V. 195. № 6. P. E150–E167. <https://doi.org/10.1086/708529>
- Kryukov A.P., Goroshko O.A., Arkhipov V.Y., Red'kin Y.A., Lee S.I., et al.*, 2022. Introgression at the emerging secondary contact zone of magpie *Pica pica* subspecies (Aves: Corvidae): Integrating data on nuclear and mitochondrial markers, vocalizations and field observations // *Org. Diver. Evol.* V. 22. P. 1037–1064. <https://doi.org/10.1007/s13127-022-00568-6>
- Kryukov A., Iwasa M.A., Kakizawa R., Suzuki H., Pinsker W., Haring E.*, 2004. Synchronic east-west divergence in azure-winged magpies (*Cyanopica cyanus*) and magpies (*Pica pica*) // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* V. 42. № 4. P. 342–351. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2004.00287.x>
- Kryukov A.P., Spiridonova L.N., Mori S., Arkhipov V. Yu., Red'kin Y.A., et al.*, 2017. Deep phylogeographic breaks in magpie *Pica pica* across the Holarctic: Concordance with bioacoustics and phenotypes // *Zool. Sci.* V. 34. № 3. P. 185–200. <https://doi.org/10.2108/zs160119>
- Kryukov A.P., Spiridonova L.N., Tyunin A.P., Kryukov K.A., Dorda B.A.*, 2020. Complete mitochondrial genomes of five subspecies of the Eurasian magpie *Pica pica*, obtained with Oxford Nanopore MinION, and their interpretation regarding intraspecific taxonomy // *Mitochondrial DNA B.* V. 5. № 3. P. 3792–3793. <https://doi.org/10.1080/23802359.2020.1838354>
- Larson E.L., Vanderpool D., Sarver B.A., Callahan C., Keeble S., et al.*, 2018. The evolution of polymorphic hybrid incompatibilities in house mice // *Genetics.* V. 209. № 3. P. 845–859. <https://doi.org/10.1534/genetics.118.300840>
- Lijtmaer D.A., Mahler B., Tubaro P.L.*, 2003. Hybridization and postzygotic isolation patterns in pigeons and doves // *Evolution.* V. 57. № 6. P. 1411–1418.
- Liou L.W., Price T.D.*, 1994. Speciation by reinforcement of premating isolation // *Evolution.* V. 48. P. 1451–1459.
- Madge S., Burn H.*, 1999. Crows and Jays: A Guide to the Crows, Jays and Magpies of the World. L.: C. Helm. 192 p.
- Madge S., Christie D.A., Kirwan G.M.*, 2020. Oriental Magpie (*Pica serica*), version 1.0 // Birds of the World / Eds Billerman S.M., Keeney B.K., Rodewald P.G., Schulenberg T.S. Ithaca: Cornell Lab of Ornithology. <https://doi.org/10.2173/bow.orimag1.01>
- Maheshwari S., Barbash D.A.*, 2011. The genetics of hybrid incompatibilities // *Annu. Rev. Genet.* V. 45. P. 331–355. <https://doi.org/10.1146/annurev-genet-110410-132514>

- Mallet J.*, 2005. Hybridization as an invasion of the genome // Trends Ecol. Evol. V. 20. № 5. P. 229–237.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.010>
- Mořkovský L., Janoušek V., Reif J., Rídl J., Pačes J., et al.*, 2018. Genomic islands of differentiation in two songbird species reveal candidate genes for hybrid female sterility // Mol. Ecol. V. 27. № 4. P. 949–958.
<https://doi.org/10.1111/mec.14479>
- Mott C.L., Lockhart L.H., Rigdon R.H.*, 2004. Chromosomes of the sterile hybrid duck // Cytogen. Genome Res. V. 7. № 5. P. 403–412.
- Orr H.A.*, 1996. Dobzhansky, Bateson, and the genetics of speciation // Genetics. V. 144. № 4. P. 1331–1335.
- Osipova O.V., Soktin A.A.*, 2006. Bank and red vole hybridizatioin under experimental conditions // Dokl. Biol. Sci. V. 410. P. 381–383.
<https://doi.org/10.1134/S0012496606050103>
- Ottenburghs J.*, 2023. How common is hybridization in birds? // J. Ornithol. V. 164. P. 913–920.
<https://doi.org/10.1007/s10336-023-02080-w>
- Ottenburghs J., Kraus R.H., Hooft P., van, Wieren S.E., van, Ydenberg R.C., Prins H.H.*, 2017. Avian introgression in the genomic era // Avian Res. V. 8. № 1. P. 1–11.
<https://doi.org/10.1186/s40657-017-0088-z>
- Price T.D., Bouvier M.M.*, 2002. The evolution of F1 postzygotic incompatibilities in birds // Evolution. V. 56. № 10. P. 2083–2089.
- Sætre G.P., Král K., Bures S., Ims R.A.*, 1999. Dynamics of a clinal hybrid zone and a comparison with island hybrid zones of flycatchers (*Ficedula hypoleuca* and *F. albicollis*) // J. Zool. V. 247. № 1. P. 53–64.
- Sætre G.P., Moum T., Bureš S., Krá M., Adamjan M., Moreno J.*, 1997. A sexually selected character displacement in flycatchers reinforces premating isolation // Nature. V. 387. № 6633. P. 589–592.
- Servedio M.R., Noor M.A.*, 2003. The role of reinforcement in speciation: theory and data // Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. V. 34. № 1. P. 339–364.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132412>
- Song G., Zhang R., Alström P., Irestedt M., Cai T., et al.*, 2018. Complete taxon sampling of the avian genus *Pica* (magpies) reveals ancient relictual populations and synchronous Late-Pleistocene demographic expansion across the Northern Hemisphere // J. Avian Biol. V. 49. № 2. Art. e01612.
<https://doi.org/10.1111/jav.01612>
- Torgasheva A.A., Borodin P.M.*, 2016. Cytological basis of sterility in male and female hybrids between sibling species of grey voles *Microtus arvalis* and *M. levis* // Sci. Rep. V. 6. Art. 36564.
<https://doi.org/10.1038/srep36564>
- Turner T.L., Hahn M.W., Nuzhdin S.V.*, 2005. Genomic islands of speciation in *Anopheles gambiae* // PLOS Biol. V. 3. № 9. Art. e285.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0030285>
- Walsh J., Billerman S.M., Rohwer V.G., Butcher B.G., Lovette I.J.*, 2020. Genomic and plumage variation across the controversial Baltimore and Bullock's oriole hybrid zone // Auk. V. 137. № 4. Art. ukaa044.
- Zhang R., Song G., Qu Y., Alstrom P., Ramos R., et al.*, 2012. Comparative phylogeography of two widespread magpies: Importance of habitat preference and breeding behavior on genetic structure in China // Mol. Phylogenetic Evol. V. 65. P. 562–572.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.07.011>

Breeding success of the interspecies hybrids: Reduced fertility in the hybridogeous magpie population (*Pica pica* × *Pica serica*, Aves)

A. P. Kryukov^a, *, O. A. Goroshko^{b, c, **}

^aFederal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, RAS
Stoletiya Ave., 159, Vladivostok, 690022 Russia

^bDaursky State Nature Biosphere Reserve

Komsomol'skaya St., 76, Nizhny Tsasuchey Settl., Zabaikalsky Krai, 674480 Russia
^cChita Institute of Nature Resources, Ecology and Cryobiology, Siberian Branch of RAS

Nedorezov St., 16A, Chita, 672014 Russia

*E-mail: alex.p.kryukov@gmail.com

**E-mail: oleggoroshko@mail.ru

Data on the breeding success of hybrids, collected during direct field observations, are principally important for understanding nature of the species isolating factors and future fate of the hybridogeous populations. In the zone of secondary contact between Eurasian magpie *Pica pica* and Oriental magpie *Pica serica*, emerging right now, limited hybridization occurs, what has been shown in our reported data on nuclear single nucleotide polymorphisms (SNP). In the present work, we have analyzed composition of 119 nesting pairs and content of 89 nests in the hybridogeous population of *P. pica leucoptera* × *P. serica jankowskii* in Eastern Mongolia, then in the recent contact zone in Eastern Transbaikalia (South Siberia) and the relatively pure populations of *P. p. leucoptera* in Central Transbaikalia and *P. s. jankowskii* in Northeast China. In the hybridogeous population of Mongolia, significantly increased portion of nonviable clutches with all dead eggs was recorded, as well as a portion of partly dead clutches, compared with the data on the pure population of Central Transbaikalia. The egg mortality was found to be much less dramatic in the population of the Eastern Transbaikalia, where hybridization is less pronounced than in Mongolia. Several possible mechanisms of genetic incompatibilities breaking the reproductive barriers are discussed. The future fate of this magpie contact zone is considered, taking in account selection against hybridization which was revealed in this study. Among possible scenarios, reinforcement of prezygotic isolation may occur, i.e., in the species-specific calls. It is possible that a kind of mosaic hybrid zone with some features of tension zone will appear. Monitoring of the unique situation with the emerging zone of contact and hybridization of two young magpie species is needed, as a necessary addition to genomic studies.