

ДОКЛАДЫ АКАДЕМИИ НАУК

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

акад. В.А. КАБАНОВ (главный редактор),
акад. В.С. ВЛАДИМИРОВ (зам. главного редактора),
Ю.А. ПАШКОВСКИЙ (ответственный секретарь),
акад. А.С. АЛЕКСЕЕВ, акад. А.Ф. АНДРЕЕВ, акад. В.И. АРНОЛЬД,
акад. Н.С. БАХВАЛОВ, акад. А.А. БОЯРЧУК, акад. Ю.А. БУСЛАЕВ,
акад. Г.П. ГЕОРГИЕВ, акад. И.А. ГЛЕБОВ, акад. Г.С. ГОЛИЦЫН,
член-корр. РАН А.П. ГУСЕНКОВ, акад. С.В. ЕМЕЛЬЯНОВ,
член-корр. РАН Г.А. ЗАВАРЗИН, акад. В.А. ИЛЬИН, акад. К.Я. КОНДРАТЬЕВ,
акад. Н.К. КОЧЕТКОВ, член-корр. РАН О.И. ЛАРИЧЕВ, акад. А.И. ЛЕОНТЬЕВ,
акад. И.М. МАКАРОВ, акад. И.И. МОИСЕЕВ, акад. В.В. ОСИКО,
акад. Ю.С. ОСИПОВ, акад. Р.В. ПЕТРОВ, акад. Ю.М. ПУЩАРОВСКИЙ,
член-корр. РАН Г.Г. РЯБОВ, акад. Н.Г. ХРУЩОВ, акад. Я.З. ЦЫПКИН,
член-корр. РАН Л.М. ЧАЙЛАХЯН, акад. Г.Г. ЧЕРНЫЙ,
акад. А.Е. ЧУДАКОВ, акад. М.М. ШУЛЫЦ

*ЖУРНАЛ ОСНОВАН В 1933 ГОДУ
ВЫХОДИТ ТРИ РАЗА В МЕСЯЦ*

1992

ТОМ 325 № 5

© В.Н. БЛИНОВ, А.П. КРЮКОВ

**ЭВОЛЮЦИОННАЯ СТАБИЛЬНОСТЬ ГИБРИДНЫХ ЗОН:
АССОРТАТИВНОСТЬ ВМЕСТО ЭЛИМИНАЦИИ ГИБРИДОВ
СЕРОЙ И ЧЕРНОЙ ВОРОН**

(Представлено академиком Л.П. Татариновым 3 VI 1992)

Зоны естественной гибридизации находятся в центре многих моделей видообразования и микроэволюционных теорий. Часто они рассматриваются лишь как промежуточное явление на пути либо обособления одной из гибридных популяций в новый вид, либо их репродуктивного разобщения за счет усиления в зоне контакта так называемых изолирующих механизмов (теория "усиления"). Вместе с тем, описано немало достоверных случаев стабильных гибридных зон для многих групп не только растений, но и животных. Основные гипотезы о причинах их стабилизации сводятся к предположениям либо о балансе между притоком чуждых генов в зону и элиминацией гибридов по причине их пониженной приспособленности [1], либо наоборот — о повышенной приспособленности гибридов к промежуточным условиям зоны [2].

Мы попытались объяснить с этих позиций феномен длительного существования зоны гибридизации серой и черной ворон (*Corvus cornix* L., *C. corone* L.) — классического случая естественной гибридизации животных. Бытует мнение об узости и стабильности этой зоны в Европе, якобы обусловленной элиминацией гибридов [3]. В последнее время эти представления трактуются с позиций гипотезы репродуктивного самоуничтожения [4], суть которой — в напрасной трате гамет из-за понижения плодовитости и (или) жизнеспособности гибридов, появляющихся в результате свободного спаривания [5]. Изучение ситуации в сибирской зоне гибридизации ворон заставляет отвергнуть все эти объяснения феномена.

В Сибири зона контакта ареалов серой и черной ворон расположена в междуречье Оби и Енисея. Она соответствует зоне перекрытия и гибридизации по классификации Л. Шорта [6], поскольку доля промежуточно окрашенных особей несомненно гибридного происхождения в центре зоны достигает лишь 33% и быстро падает к ее краям. Детальная структура зоны будет описана в другой работе. Здесь лишь отметим, что она представляет собой достаточно сложное кружево, а отдельные гибриды встречаются и далеко за пределами области перекрытия ареалов. Ширину полосы, где гибриды встречаются с частотой не менее 1%, можно оценить в 150 км вдоль Транссибирской железнодорожной магистрали (наши данные), севернее ширина зоны достигает 400 км, южнее, в предгорьях Алтая, — всего 20–30 км [7]. Таким образом, представления об узости гибридной зоны преувеличены, а сама ее ширина зависит отчасти от физико-географических условий.

Не подтверждается мнение и о постоянстве зоны во времени. Описаны ее смещения предположительно из-за изменений климата (ксерофилизации) в Казахстане [8; личное сообщение Э.И. Гаврилова] и Шотландии [9, 10]. По-видимому, локали-

Таблица 1

Результативность размножения серых, черных и гибридных ворон в сибирской зоне перекрытия и гибридизации (Тяжинский район Кемеровской обл. и Боготольский Красноярского края, 1985, 1987–1989 гг.)

Фенотип родителей	Число яиц в кладке	Число птенцов в выводке	Доля птенцов перед вылетом из гнезда от числа отложенных яиц, %	Среднее число выросших птенцов на одну гнездившуюся пару	Общее число гнезд под наблюдениям
Оба черные	4,8 ± 0,1	2,7 ± 0,1	39 ± 2	1,9	194
Оба серые	4,9 ± 0,1	3,1 ± 0,1	41 ± 3	2,0	64
Смешанные пары из серой и черной	4,7 ± 0,2	3,1 ± 0,2	39 ± 3	1,8	57
Один из партнеров гибрид	4,8 ± 0,1	2,8 ± 0,1	36 ± 2	1,7	194
Оба гибриды	5,0 ± 0,1	2,7 ± 0,2	37 ± 3	1,9	41

Таблица 2

Состав 685 пар ворон в сибирской зоне перекрытия и гибридизации (участок между пос. Тяжи и Итат Кемеровской обл., 1988–1991 гг.)

Самцы	Самки				
	серые	гибриды			черные
		светлые	средние	темные	
Серые	135/82,4	17/16,3	16/19,6	12/19,3	44/86,3
Гибриды					
светлые	22/20,2	7/4,0	6/4,8	7/4,7	13/21,2
средние	19/21,7	5/4,3	13/5,2	7/5,1	15/22,7
темные	13/17,6	7/3,5	6/4,2	3/4,1	19/18,5
Черные	63/110	14/21,8	19/26,2	30/25,8	173/115,2

Примечание. В числителе эмпирическое число пар, в знаменателе – теоретическое, рассчитанное по схеме случайного скрещивания. $\chi^2 = 140$, $p < 0,001$.

зация гибридной зоны зависит не только от истории контакта ареалов, но и от современных условий.

Ранее нами было показано, что плодовитость и результативность размножения смешанных и гибридных пар при различных вариантах скрещиваний не отличается от нормальной. Не подтвердилось и предположение о снижении жизнеспособности гибридов, так как их доли в трех возрастных когортах (среди сеголетков, годовалых неразмножающихся и гнездящихся ворон) достоверно не различаются [11]. Более того, накопление данных позволяет говорить даже о несколько лучшем выживании птенцов в гнездах смешанных пар из серых и черных ворон (табл. 1). Таким образом, явная элиминация гибридов не выявляется и тем самым гипотеза репродуктивного самоуничтожения не получает подтверждения.

Не подтверждается и представление о свободном скрещивании в зоне гибридизации. В ее центральной полосе, где можно встретить всевозможные варианты состава пар, обнаружена достоверная положительная ассортативность (табл. 2). За 1985–1991 гг. здесь проанализирован состав 685 пар. Наибольшую склонность к образова-

нию пар с себе подобными проявляют чистые серые и черные вороны. Доля таких гомономных пар достигла 45%, тогда как при случайном скрещивании они должны были составить всего 29%. Среди различных смешанных пар тенденция к гомогамии не так выражена.

Выявленная нами ассортативность должна существенно снижать количество производимых гибридов и тем самым ограничивать ширину гибридной зоны.

По наблюдениям в европейской зоне гибридизации ворон принято считать, что спаривание различных фенотипов ничем не ограничивается и отклонений от панмиксии нет ни в Германии [12, 13], ни в Шотландии [10]. Впрочем, нам не известны попытки исследований этого вопроса на количественном уровне.

В ряде гибридных зон специальные наблюдения установили случайность скрещиваний. Однако в большинстве из изученных гибридных зон животных ассортативности не обнаружено, поскольку количество наблюдений оказывалось недостаточным для достоверных выводов. Вместе с тем, показана положительная ассортативность в узкой гибридной зоне сверчков, связанная с биотопическими предпочтениями и поведенческими различиями [14]. Обнаружена высокая степень ассортативности при скрещивании дятлов-сокоедов [15] и в некоторых других случаях.

В свете этих данных феномен узких гибридных зон получает новое объяснение. Нам представляется, что при их анализе и моделировании ассортативности скрещиваний уделяется неоправданно малое внимание. Между тем, она может оказаться важным фактором эволюции и стабилизации гибридных зон.

Авторы весьма признательны орнитологам Т.К. Блиновой и А.С. Родимцеву, а также студентам Новокузнецкого педагогического института за помощь в исследованиях.

Биологический институт Сибирского отделения
Российской Академии наук, Новосибирск
Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения
Российской Академии наук, Владивосток

Поступило
4 VI 1992

ЛИТЕРАТУРА

1. *Bigelow R.S.* — Evolution, 1965, vol. 19, № 4, p. 449–458.
2. *Moore W.S.* — Quart. rev. biol., 1977, vol. 52, p. 263–277.
3. *Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
4. *Степанян Л.С.* Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. М.: Наука, 1983. 293 с.
5. *Заславский В.А.* — Журн. общ. биол., 1967, т. 28, № 1, с. 3–12.
6. *Short L.* — Auk, 1969, vol. 86, № 1, p. 84–105.
7. *Johansen H.* — Ornithologie, 1944, Bd. 92, Hf. 1/2, S. 8 (118)–26 (136).
8. *Формозов А.Н.* В кн.: Проблемы экологии и географии животных. М.: Наука, 1981, с. 120–133.
9. *Cook A.* — Bird Study, 1975, vol. 22, № 3, p. 165–168.
10. *Picozzi N.* — Ibis, 1976, vol. 118, № 2, p. 254–257.
11. *Крюков А.П., Блинов В.Н.* — Журн. общ. биол., 1989, т. 50, № 1, с. 128–135.
12. *Meise W.* — J. Ornithologie, 1928, Bd. 76, № 1, S. 1–211.
13. *Melde M.* Raben- und Nebelkrahe. Witterberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag, 1984. 115 S.
14. *Harrison R.G.* — Heredity, 1986, vol. 56, p. 337–349.
15. *Johnson N.K., Johnson C.B.* — Auk, 1985, vol. 102, № 1, p. 1–15.