

**МИНИСТЕРСТВО ЭКОЛОГИИ И ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ
РЕСПУБЛИКИ ТАТАРСТАН
КАЗАНСКИЙ (ПРИВОЛЖСКИЙ) ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ВОЛЖСКО-КАМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПРИРОДНЫЙ
БИОСФЕРНЫЙ ЗАПОВЕДНИК
ИНСТИТУТ ФУНДАМЕНТАЛЬНОЙ МЕДИЦИНЫ И БИОЛОГИИ**

ЭКОЛОГИЯ ВРАНОВЫХ ПТИЦ В ЕСТЕСТВЕННЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ЛАНДШАФТАХ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием,
посвященной 80-летию доктора биологических наук, профессора
Константинова Владимира Михайловича
Казань, 25 – 27 апреля 2017 г.



Казань
ООО «Олитех»
2017

ЧЁРНАЯ И СЕРАЯ ВОРОНА: СПОРНЫЕ ВОПРОСЫ О СТАТУСЕ (РАСЫ, ПОЛУВИДЫ ИЛИ ВИДЫ?), ПРОИСХОЖДЕНИИ (АЛЛО- ИЛИ СИМПАТРИЧЕСКОЕ?) И ФЕНОМЕНЕ СТАБИЛЬНЫХ ГИБРИДНЫХ ЗОН **Блинов В. Н.¹, Железнова Т. К.²**

¹Национальный исследовательский Томский государственный университет

²Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева
blinovvn@bk.ru

Вопросы таксономического статуса и происхождения серой и черной ворон тесно взаимосвязаны и до с пор трактуются неоднозначно. Ключевая проблема - в повсеместной гибридизации этих форм на стыках ареалов. Так, автор сводки «Авифауна Западной Сибири» Г.Х. Иогансен [Johansen, 1944] и М. Мельде, написавший монографию «Серая и черная ворона» [Melde, 1969], считали их географическими расами. А.К. Рустамов (автор раздела по врановым в шеститомнике «Птицы Советского Союза» [1954], Н.Н.Карташов в вузовском учебнике «Систематика птиц» [1974] и Вольтерс — составитель каталога птиц мира — трактуют их как подвиды. В каталогах по птицам СССР А. И. Иванова [1976] и Л. С. Степаняна [1978] серой и черной воронам придается видовой статус. Последняя позиция обосновывается тем, что серая и черная формы рассматриваются как *semispecies* (полувиды) в рамках концепции надвида (*superspecies*, [Meise, 1975] или, по Л. С. Степаняну (1983) — *ex-conspecies* («былой единый вид»). Согласно основным положениям этих концепций, составляющие их таксоны — бывшие подвиды — приобрели некоторые атрибуты вида, в том числе определенный уровень репродуктивной изоляции [Степанян, 1978] (Цит. по Блинов В.Н., 1998, с. 160-161).

Согласно гипотезе А. Никольского, опубликованной в 1926 г., и Мейзе, опубликованной годом позднее, некогда былой единый ареал черной вороны в эпоху оледенения был разделен на фрагменты, и в условиях долгой географической изоляции (около 100 тыс. лет) - разные популяции разошлись по окраске и соответствующим генным комплексам. Есть мнения и о более ранней дивергенции серой и черной форм – приблизительно с плиоцена (Reus, цит. по Блинов, 1998). Если это действительно так, то как и почему возникла серая форма? Почему не произошло слияние серой и черной форм после исчезновения географической изоляции? Почему сейчас, в историческое время, границы ареалов и зоны гибридизации демонстрируют удивительную стабильность?

Гипотеза отбора против гибридов за счет их «репродуктивного самоуничтожения» предполагала пониженную плодовитость и (или) жизнеспособность гибридов серой и черной ворон (Степанян, 1983). Аналогичные суждения высказывались исследователями европейской зоны гибридизации этих же форм. Эта трактовка, с легкой руки Э. Майра стала классическим примером действия репродуктивной изоляции при аллопатрическом видообразовании и входила в многие сводки и учебники (Блинов, Блинова, Крюков, 1993).

Однако она оказалась ошибочной: многолетние исследования доли гибридов в разных возрастных группах, а также успешности размножения фенотипически чистых и гибридных пар в сибирской зоне гибридизации вдоль Транссиба, эту гипотезу не подтвердили (Крюков, Блинов, 1989; Блинов, 1998). У гибридов серой и черной ворон в сибирской зоне симпатрии также не обнаружили и повышенной асимметрии в размерах тела (правых и левых крыльев, цевки, маховых перьев), которая бы свидетельствовала о генетической дестабилизации (Крюков, Блинов, 1990; Савичев и др. 1990).

Определенный уровень репродуктивной изоляции, тем не менее был обнаружен в форме достоверной избирательности (ассортативности) спариваний фенотипически сходных пар в центре этой зоне симпатрии (Блинов, Крюков, 1992). Были также выявлены многие аспекты эколого-физиологической специфичности серой и черной форм, проявляющиеся в сроках размножения, биотопических предпочтениях, размещении гнезд, особенностях миграционного поведения, уровне агрессивности и т.д., несомненно влияющие на избирательность спариваний (Блинов, 1998; Блинов, Блинова, 1992; Ерохов и др, 1993; Плескачева и др., 1996). Т.е. по большому счету, Л.С.Степанян (1983) был прав в том, что серые и черные вороны приобрели атрибуты вида, включая определенный уровень репродуктивной изоляции. Он ошибся лишь в том, что механизмы изоляции были не пост- а прекопуляционные.

Исследования генетических различий этих сибирских форм, начатые в 1980-х годах, сначала долго их не выявляли, стало очевидно, что они минимальны. Позднее анализ нуклеотидных последовательностей митохондриального гена цитохрома b для выяснения распространения гаплотипов ворон, показал, что ареал черной вороны подразделяется на две части за счет наличия далеко дивергировавшей, предковой линии, локализованной в юго-восточной части ареала. В то же время популяции черной вороны от Франции до северного Сахалина и расположенные между ними популяции серой вороны, а также гибридные популяции Сибири обладают единым гаплотипом (Крюков, Сузуки, 2000). Уровень дивергенции между этими тремя основными кластерами составляет 2.7 % (р-дистанция), в то время как внутри кластеров всего 0.5 и 0.6 %. (Крюков, Спиридонова, 2012, с. 374). Т.е. прародительская форма палеарктических ворон – очевидно черная, обитающая сейчас на юго-востоке сегодняшнего ареала, тогда как западносибирские и европейские черные и серые вороны – эволюционно более молодые.

Весьма интересны в этом смысле результаты исследований генетики европейских популяций серой и черной ворон. Сравнение полных геномов этих форм из северной и южной Европы выявило всего один участок генетических отличий серых ворон, менее 1% генома, который располагается на 18-й хромосоме, примерно в 40 генах. Эта часть хромосомы в свое время подверглась инверсии, поэтому при скрещивании она не рекомбинирует с гомологичными участками черной вороны. Поскольку на инвертированном участке собраны гены окраски оперения, гены зрительного восприятия и гены гормональной регуляции поведения, это такой «островок видообразования» (speciation islands), обеспечивающий ассортативность скрещиваний (J. W. Poelstra et al., 2014).

Эти исследования – доказательство возможности симпатрического видообразования, - обособления серой вороны внутри ареала черной за счет «точечных» генетических мутаций и хромосомных инверсий, не сопровождающихся дестабилизацией генных комплексов у гибридов и соответственно не вызывающих «гибридное самоуничтожение» за счет пониженной плодовитости и (или) жизнеспособности, что хорошо объясняет результаты наших исследований в сибирской зоне гибридизации.

Как могло происходить такое симпатрическое видообразование серых форм внутри ареала черных? Это можно увидеть по их сегодняшним взаимоотношениям внутри гибридных зон. Структура сибирской зоны симпатрии и гибридизации серой и черной ворон наиболее детально изучена на трансекте вдоль транссибирской железной дороги, на участке между городами Мариинск и Ачинск, а также севернее, - вдоль русла реки Чулым, и южнее магистрали (Блинов, Блинова, Крюков, 1993).

Вдоль Транссиба клина долей фенотипически чистых форм ворон имеет правильный характер только в центре зоны симпатрии и гибридизации. И эта полоса симпатрии, где доли фенотипически чистых форм, составляют свыше 20% и контактируют достаточно часто, - очень узка - менее 20 км.

По восточной и западной периферии 20-километровой полосы (назовем ее полосой контакта ареалов) на протяжении 10—15 км доля фенотипически чистых вселенцев (на западной периферии черных, на восточной — серых) составляет всего от 2 до 6% (в среднем $4\pm 1\%$). Однако еще дальше от центральной полосы, примерно в 30 км от ее медианы, на участках 15-километровой ширины эта доля вновь увеличивается до 10—15% (в среднем $11\pm 2\%$). Примерно в этой же полосе (на западной периферии несколько дальше от центра) увеличивается и доля гибридов (в среднем с 12 ± 2 до $18\pm 2\%$). Механизм образования полос оседания эмигрантов можно представить как следствие дисперсии молодых ворон из полосы контакта ареалов. При этом нормальная дальность дисперсии (в данном случае — среднее расстояния от места рождения до места собственного гнездования) очевидно составляет, порядка 30—40 км. Максимальная дисперсия и дальние залеты конечно больше. Так, общая ширина сибирской зоны симпатрии и гибридизации, в которой иммигранты и гибриды встречаются с частотами свыше 1%, составляет 150 км. А с учетом редких крайних встреч - около 700 км.

Еще один фактор стабилизации границы ареалов и зон гибридизации серой и черной ворон – их приуроченность к субоптимальным для обеих форм, или вообще пессимальным местообитаниям, зонам «экологического разрыва» (Блинов, 1998), - особенно четко это видно по географии границ ареала черной вороны, идущим по зонам перепада высот, а также или полностью облесенным районам, либо наоборот, лишенным лесной растительности. Так что вероятность симпатрического видообразования серых ворон может быть обеспечена за счет возникшей у новой формы-мутанта избирательности спариваний в пессимальной экологической зоне с низкой плотностью населения ворон и их вынужденно низкой дисперсией (например – в степных районах). Хотя, впрочем, достаточно и одной ассортативности скрещиваний.

Выводы из этих исследований, отвечающие на важные вопросы концепции вида, нами сделаны следующие:

1. Посткопуляционные изолирующие механизмы в ситуации серой и черной форм не работают. Тем не менее, их самостоятельность (не смешиваемость), как и стабильность гибридных зон, поддерживается комплексом прекопуляционных изолирующих механизмов, включающих поведенческую изоляцию, изоляцию расстоянием, в сочетании с поглотительным скрещиванием на краях зоны, и хронологическую изоляцию. Каждый из этих механизмов сам по себе слаб, но их совокупность стабилизирует зоны гибридизации и границы ареалов (Блинов, 2001, с. 97). Т.е. серая и черная вороны очевидно вполне «хорошие» виды, отвечающие критериям как морфофизиологического и генетического несходства, так и наличия репродуктивной изоляции.

2. Гипотетическая историческая последовательность происхождения трех форм палеарктических ворон вырисовывается такая: нынешняя юго-восточная черная ворона, потом широко распространившаяся вплоть до Европы её дочерняя форма, затем образовавшаяся внутри ареала дочерней черной - серая форма, впоследствии оттеснившая черную к южной, западной и восточной периферии её бывшего ареала. Гипотетический процесс видообразования серой формы в историческом контексте

был «мгновенной» хромосомной инверсией с последующим размножением её носителей за счет избирательности спариваний, в том числе за счет морфофизиологической и экологической специфики. И в свете этих данных, для образования вида длительная географическая изоляция требуется не всегда.

Литература

1. Блинов В. Н. Врановые ЗападноСибирской равнины / В. Н. Блинов. - М. : КМК SCIENTIFIC PRESS Ltd. 1998.-283 с.
2. Блинов В. Н. Взаимодействие серой и чёрной ворон на стыке ареалов учебники трактуют неверно (результаты исследований в сибирской зоне гибридизации) // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии.-Казань, 2001.-С. 95-97.
3. Блинов В. Н., Блинова Т.К.. Структура гибридной зоны серой и черной ворон на двух трансектах в Средней Сибири и факторы ее эволюционной стабильности // Экологические проблемы врановых птиц : материалы III совещания. Ставрополь. 1992 -С. 44-46.
4. Блинов В. Н., Крюков А.П. Эволюционная стабильность гибридных зон: ассортативность вместо элиминации гибридов серой и черной ворон // Доклады Академии наук. Т. 325, № 5. 1992.-С. 1085-1087.
5. Блинов В.Н., Блинова Т.К., Крюков А.П.. Взаимодействие серой и черной ворон (*Corvus cornix*, *C. corone*) в зоне симпатрии и гибридизации: структура зоны и возможные факторы изоляции // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. М. 1993. -С. 97-117.
6. Ерохов С. Н., Гаврилов Э. И., Блинов В. Н., Блинова Т. К.. Сезонные аспекты территориального распределения серых ворон в Среднеазиатско-Казахстанско-Сибирском регионе по данным кольцевания // Фауна и биология птиц Казахстана. Алматы. 1993. -С. 145-154.
7. Крюков А. П., Блинов В.Н. Взаимодействие серой и черной ворон (*Corvus cornix* L., *C. corone* L.) в зоне симпатрии и гибридизации: есть ли отбор против гибридов? // Журнал общей биологии. Т. Т. 50, № 1. 1989. -С. 128-135.
8. Крюков А.П., Блинов В.Н.. Фенетические подходы к изучению природных гибридных зон // Фенетика природных популяций. Материалы Всесоюзн. Совещания. Душанбе, 1990.С. 28 - 29.
9. Крюков А. П., Сузуки Х.. Филогеография черной, серой и большеклювой ворон (*Aves*, *Corvidae*) по данным частичного секвенирования гена цитохрома Б митохондриальной ДНК // Генетика. - Т. 36, N 8. 2000 - С. 1111-1118.
10. Крюков А.П., Спиридонова Л.Н.. Островная изоляция и видообразование у врановых птиц востока Азии// Растительный и животный мир островов северо-западной части Тихого океана. - Владивосток. 2012. -С. 368-377.
11. Плескачёва М. Г., Зорина З. А., Блинов В. Н., Блинова Т. К.. Анализ формирования иерархии у врановых: агрессивные контакты серых, чёрных ворон и их гибридов при групповом содержании в неволе // Экология и численность врановых птиц России и сопредельных государств. -Казань, 1996. - С. 107-108.
12. Савичев В.В., Блинов В.Н., Блинова Т.К., Мельников С.В.. Морфогенетический анализ серой и черной ворон в восточной зоне гибридизации // Материалы конф. по фенетике популяций. – Душанбе. 1990 – С. 56 – 57.
13. Степанян Л.С. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. // М.: Наука, 1983 -293 с.
14. Poelstra J. W. et al. The genomic landscape underlying phenotypic integrity in the face of gene flow in crows // Science. V. 344. 2014.- P. 1410–1414.

ОСНОВНЫЕ АСПЕКТЫ ЛАБОРАТОРНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ СОЕК (*GARRULUS GLANDARIUS*) УРБАНИЗИРОВАННЫХ ЦЕНТРОВ НА ПРИМЕРЕ ИВАНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Брезгинова Т.И.¹, Якименко Н.Н.¹, Нода И.Б.²,
Клетикова Л.В.¹, Пономарев В.А.¹, Турков В.Г.¹

¹Ивановская государственная сельскохозяйственная академия имени Д.К.Беляева

²Станция агрохимической службы «Ивановская»

corvus-37@yandex.ru

По сведениям В.М. Константинова (2012) урбанизация представителей местной фауны в последнее время происходит достаточно быстро. Обилие и доступность