

ГИБРИДИЗАЦИЯ И ПРОБЛЕМА ВИДА У ПОЗВОНОЧНЫХ

Под редакцией О.Л.Россолимо

**ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ СЕРОЙ И ЧЕРНОЙ ВОРОН
(*CORVUS CORNIX* L., *C. CORONE* L.)
В ЗОНЕ СИМПАТРИИ И ГИБРИДИЗАЦИИ:
СТРУКТУРА ЗОНЫ И ВОЗМОЖНЫЕ
ФАКТОРЫ ИЗОЛЯЦИИ**

В. Н. Блинов, Т. К. Блинова, А. П. Крюков

Гибридизация серой и черной ворон, стабильность гибридных зон между их ареалами с легкой руки Э. Майра (1968) широко используется в научной и учебной литературе как иллюстрация отбора против гибридов вследствие нарушения коадаптированных генных комплексов (Карташов, 1974), ведущего к их «репродуктивному самоуничтожению» (Заславский, 1967). Естественный отбор по этой гипотезе должен выработать или по крайней мере усилить прекопуляционные изолирующие барьеры, что приведет к разобщению родительских форм за счет узкой гибридной зоны. При этом, приводя гибридизацию ворон как хорошо изученный, хрестоматийный пример, подразумевают, что пониженная плодовитость и (или) жизнеспособность гибридов — обычное явление в природных гибридных зонах.

Однако для высших позвоночных корректные доказательства «репродуктивного самоуничтожения» нам неизвестны. Не обнаружили мы его и в сибирской зоне гибридизации ворон (Крюков, Блинов, 1989). Тем самым большая группа таких природных явлений, как гибридные зоны, служащих «камнем преткновения» для наиболее популярной «биологической» концепции вида (Северцов, 1988), оказывается необъясненной.

В связи с этим возникает много вопросов: о структуре зоны гибридизации, экологической, этологической и другой специфике контактирующих форм, системе спариваний и т. д., т. е. в конечном счете о факторах стабильности такой зоны.

На некоторые из этих вопросов мы попытались ответить, основываясь на материалах, собранных в Средней Сибири в 1984—1989 гг.

Для уточнения структуры зоны симпатрии и гибридизации, по данным учета птиц с автомашины на трансекте через зону, встречи птиц фиксировали для каждого километра и впоследствии объединяли по 5-километровым отрезкам. Абсолютные учеты гнездящихся пар проводили на территории площадью 80 км² между поселками Акимо-Анненка и Итат Тягинского района Кемеровской обл., т. е. в центре зоны. Пол гнездящихся птиц определяли по комплексу признаков (Крюков, Блинов, 1989), при описании одного из которых в указанной публикации допущена неточность: большая агрессивность в окрикивании наблюдателя у гнезда обычно присуща не самке, а самцу.

При анализе пространственного размещения гнезд использован метод ближайшего соседа, считающийся универсальным для изучения территориального поведения животных самых разных

таксонов (Burgess, 1979; Плюснин, 1982). Средние сроки начала кладки рассчитывали способом, предложенным Г. Коли (1979). Отлов птиц с целью мечения проводили с помощью ловушек норвежского типа или снотворных препаратов, значительная часть ворон окольцована еще птенцами до вылета из гнезд.

Структура зоны симпатрии и гибридизации

По нашим прежним наблюдениям на трансекте вдоль транссибирской железной дороги, замещение серой вороны черной носит клинальный характер, а доля гибридов постепенно снижается от центра зоны к периферии (Крюков, Блинов, 1989). Дальнейшее накопление данных учета птиц с автомашины вместе с более дробным расчленением трансекта позволило существенно уточнить и детализировать эту картину. Подразделение трансекта на отрезки по 5 км показало, что клина долей фенотипически чистых форм ворон имеет правильный характер только в центре зоны симпатрии и гибридизации. Эта полоса симпатрии, где доли фенотипически чистых форм составляют свыше 20%, имеет ширину всего лишь около 20 км (рис. 1).

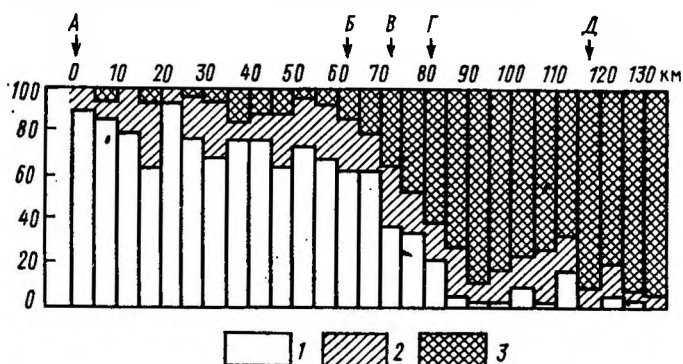


Рис. 1. Соотношение фенотипов ворон на трансекте через зону симпатрии и гибридизации по данным учета 1497 птиц с автомобиля вдоль транссибирской железной дороги в 1988—1989 гг.; по оси абсцисс — доля фенотипов (%), по оси ординат — длина автомагистрали (км), проходящей через: А — Маринск, Б — Тяжин, В — Акимов-Анненку, Г — Итат; Д — Боготол. 1 — серые вороны, 2 — гибриды, 3 — черные

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 $11 \pm 2\%$). Разность долей достоверна ($p < 0,001$). Примерно в этой же полосе (на западной периферии несколько дальше от центра) увеличивается и доля гибридов (в среднем с 12 ± 2 до $18 \pm 2\%$, $p < 0,05$). Можно предполагать, что эти периферийные полосы формируются как районы оседания эмигрантов из полосы контакта ареалов, где максимальна доля гибридных и смешанных пар ворон, продуцирующих гибридное потомство. Другими словами, гипотетический механизм образования полос оседания эмигрантов можно представить как следствие дисперсии молодых ворон из полосы контакта ареалов. При этом средняя дальность дисперсии (в данном случае — расстояния от места рождения до места собственного гнездования) составляет, вероятно, величину порядка 30—40 км.

Ширина зоны симпатрии и гибридизации, в которой иммигранты и гибриды встречаются с частотами свыше 1%, составляет около 150 км. Но с вероятностью менее 1% эти фенотипы распространены гораздо шире. Например, гибридные и серые вороны в крупном зверосовхозе «Соболевский» под Красноярском (270 км от центра зоны) летом 1989 г. стабильно встречались с частотой $0,5 \pm 0,3\%$. Самые восточные встречи фенотипически чистых серых ворон и гибридов сейчас известны под г. Канском Красноярского края, самые западные встречи черных ворон и гибридов — в 40 км восточнее г. Кемерово. С учетом этих крайних встреч общая ширина зоны симпатрии и гибридизации составляет около 700 км. Таким образом, по мере прироста количества наблюдений наши представления о ширине зоны симпатрии и полосы возможной интрогрессии генов существенно меняются.

Для точного описания структуры зоны симпатрии и гибридизации необходима уверенность в том, что выбранный трансект пересекает ее под прямым углом. Чтобы убедиться в строго меридиональном направлении зоны, в районе транссибирской железной дороги проводили учеты севернее и южнее магистрали. В тайге, севернее магистрали, численность ворон незначительна, поэтому учеты вели вдоль русла р. Чулым, на участке от пос. Бирилюссы (Красноярский край) до с. Тегульдета (Томская обл.). Чулым течет здесь в широтном направлении, описывая широкую дугу приблизительно в 100—150 км от железной дороги. По данным учета на этой реке медиана зоны симпатрии проходит примерно в 10 км западнее пос. Линево. Ширина полосы симпатрии составила (без учета меандрирования реки) порядка 30—40 км; доля гибридов на этом участке $25 \pm 4\%$, хотя единичные гибриды встречались на протяжении всего 350-километрового маршрута (по широте и без учета меандров — около 150 км). Прямая линия, обозначающая медиану зоны симпатрии, проведенная в 10 км западнее пос. Линево на Чулыме и через пос. Акимо-Анненку на транссибирской дороге, проходит южнее магистрали, в нескольких километрах восточнее пос. Тяжино-Вершинка, еще южнее — через пос. Байлу и оз. Большой

Берчикуль в предгорьях Кузнецкого Алатау (в 50 км южнее магистрали). Специально проведенные учеты подтвердили прохождение медианы зоны симпатрии там, где предполагалось сначала. Тем самым удалось установить, что наиболее полно изученный трансект вдоль авто- и железнодорожной транссибирской магистрали пересекает зону не перпендикулярно, а под углом 65° . Это означает, что для получения более точных характеристик структуры зоны показатели нашего трансекта следует перемножать на значение синуса угла 65° , равного 0,8, т. е. ширина полосы 20% симпатрии определяется, вероятно, величиной порядка 16 км.

На трансекте, проведенном через участок абсолютного учета гнезд, ширина этой полосы явно больше 10 км; доля гибридов составляет здесь $25 \pm 2\%$ (рис. 2, А). Однако эта полоса поставляет гораздо больше гибридного потомства, так как прослойка фенотипически чистых пар здесь всего $30 \pm 4\%$, остальное — смешанные пары из фенотипически чистых или гибридных особей (рис. 2, Б).

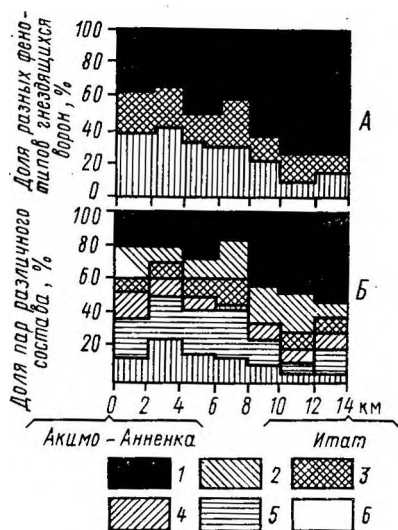


Рис. 2. Изменение долей фенотипов (А) и соотношение размножающихся пар различного состава (Б) на участке абсолютного учета гнезд ($n=290$) между поселками Акимов-Анненка и Итат Кемеровской обл. Доли рассчитаны по 2-километровым полосам на карте, параллельным медиане зоны симпатрии, т. е. линии, разделяющей равные соотношения серых и черных форм и проведенной с учетом данных по их соотношению севернее и южнее транссибирской железной дороги:

1 — черные вороны; 2 — смешанные пары из черных ворон и гибридов; 3 — оба партнера гибриды; 4 — пары из серых и гибридных ворон; 5 — смешанные пары из фенотипически чистых форм; 6 — серые вороны

Эмигрирующие отсюда гибридные особи, по-видимому, и образуют население пограничных полос, где доля таких птиц вновь возрастает. С учетом всего сказанного, дальность разлета птиц, формирующих эти полосы оседания эмигрантов, следует определить не в 30—40, а в 24—32 км.

Еще одна особенность структуры сибирской зоны симпатрии и гибридизации ворон, не описанная прежде, — это несимметричность в распределении гибридов. В 40-километровой полосе, начинающейся в 20 км к западу от центральной линии, их доля

составляет $19 \pm 3\%$, тогда как в аналогичной полосе на востоке — $12 \pm 2\%$ ($p < 0,05$). Асимметрия распределения гибридных фенотипов, на наш взгляд, объясняется более полным фенотипическим проявлением светлых гибридов, нежели темных. Случаи потемнения гибридов в ходе постювений линьки, вплоть до превращения их в чисто черных, известны из европейской зоны гибридизации (Schiebel, 1920; Meise, 1928; Pflugbeil, 1933) и у нас. Наблюдали также выщепление гибридов у фенотипически серых родителей. Эти факты свидетельствуют о том, что существует прослойка гибридных особей, которые по фенотипу относятся к чистым. Следовательно, зона интрогрессии генов может быть шире, чем видимая зона гибридизации, причем среди фенотипически черных форм доля гибридных фенотипов, по-видимому, выше, чем среди серых.

Фенотипы гибридов

Изменчивость окраски гибридов серой и черной вороны очень велика. В европейской зоне гибридизации наблюдатели выделяли разное количество фенотипов, переходных между чисто серыми и черными воронами (Thienemann, 1896; Meise, 1928; Richter, 1958). Наиболее подробное описание приведено Рихтером (Richter, 1958), который выделил два ряда переходных форм: первый из 5 вариантов гибридов, окраска которых постепенно темнеет на вентральной и дорзальной сторонах тела; второй — тоже из 5 морф со светлыми «ошейниками» — от очень узкого до охватывающего всю спину и брюшко. Фотографии этих рядов есть в книге М. Мельде (Melde, 1969).

Наша классификация фенотипов гибридных ворон основана на наблюдении нескольких сотен гибридов в сибирской зоне гибридизации, немногочисленных их встречах на Алтае и в Тургайской ложбине, а также на просмотре коллекций ворон Зоологического института АН СССР (Санкт-Петербург) и Зоомузея Московского университета (пользуемся случаем выразить признательность заведующим отделами орнитологии ЗИНа РАН В. М. Лоскоту и Зоомузея МГУ П. С. Томковичу). Большинство гибридных птиц в этих хранилищах также из СНГ.

Мы выделили три ряда изменчивости гибридных фенотипов (рис. 3). Два из них (№ 1—3 и 7—11) аналогичны двум рядам, обычным для европейской зоны гибридизации ворон. Третий ряд — птицы с черной спиной и светлым (в разной степени) брюшком — ранее не описан. Впрочем, вполне вероятно, что и эта классификация не охватывает всего фенотипического разнообразия вариантов окраски гибридных ворон, так как наши наблюдения в горных и южных областях гибридной зоны явно недостаточны. Например, по сообщению Э. И. Гаврилова, в Алма-Ате его сотрудниками был пойман светлый гибрид (похожий на серую ворону) с четко очерченным черным пятном на передней части спины.

Г и б р и д ы

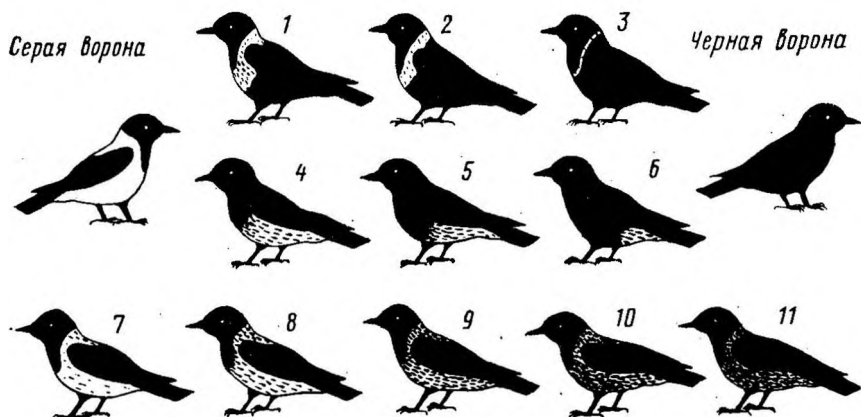


Рис. 3. Классификация фенотипов гибридных ворон (№ 1—11). Для сравнения приведены фенотипически чистые — серая (слева) и черная (справа) формы.

1—3 — группа гибридов с «серой шеей»: участок серого оперения на затылке и за черным грудным фартуком: 1 — серая полоса на груди 4—6 или более см; 2 — ширина полосы больше 2 см, но меньше 4 см; 3 — полоска менее 2 см.

4—6 — черноспинные светлобрюхие гибриды: спина почти у всех (за редким исключением среди № 4 и 5, которые могут иметь светлые участки на надхвостье) черная, на вентральной стороне тела окраска светлеет от груди к брюшку: 4 — светлое пятно с редкими яркими пестринами занимает почти всю грудь и брюшко, 5 — брюшко в основном светлое, хотя и с черными пестринами, 6 — светлое брюшко слабо заметно; 7—11 — относительно равномерное чередование светлых и черных пятен на всем оперении, хотя дорзальная сторона всегда темнее вентральной: 7 — серое оперение с коричневыми стрижнями контурных перьев, в отличие от чисто серой формы нижние кроющие крыла и подхвостье темные, 8 — мелкие темные пестрины равномерно распределены на преобладающем светлом фоне, 9 — темные пестрины соотносятся по площади со светлым фоном, как 1:1; 10 — черные пестрины крупные, преобладают по площади, 11 — светлые пятна едва заметны

Соотношение разных гибридных фенотипов на трансекте через зону гибридизации меняется. На восточном участке, где преобладает черная ворона, заметно больше и темных гибридов; доля светлоокрашенных, наоборот, возрастает с востока на запад (табл. 1).

Система спариваний

Наблюдения в европейской зоне гибридизации ворон показывают, что спаривание птиц с различными фенотипами ничем не ограничено, и ассортативное скрещивание не обнаружено ни в Германии (Meise, 1928; Melde, 1969), ни в Шотландии (Charles, 1972; Picozzi, 1976). Впрочем, нам неизвестны серьезные количественные исследования этого вопроса.

Таблица 1

Соотношение фенотипов гибридных ворон в центре зоны гибридизации и на ее периферии по данным учетов с автомашины и отлова ловушками весной и летом 1988—1989 гг., %

Номер фенотипа*	Западная периферия**	Центр	Восточная периферия
1	5±2	5±1	3±1
2	7±2	19±3	17±2
3	3±1	9±2	14±2
4	3±1	1±1	4±1
5	1±1	2±1	6±1
6	2±1	5±1	7±1
7	20±3	14±2	10±2
8	23±3	14±2	6±1
9	15±3	9±2	5±1
10	12±2	12±2	15±2
11	9±2	11±2	13±2
Всего гибридов	137	228	297
Соотношение групп гибридных фенотипов			
Светлые (№ 1, 4, 7, 8)	51±4	33±3	23±2
Средние (№ 2, 5, 9)	23±3	30±3	27±2
Темные (№ 3, 6, 10, 11)	26±4	37±3	50±3

Примечание. * Фенотипы гибридов см. рис. 3. ** Западная периферия в районе пос. Тяжин Кемеровской обл., центр зоны — пос. Акимов-Анненка — Итат, восточная периферия — Боготольский район Красноярского края.

Наши первые опыты сравнения состава пар ворон из зоны симпатрии с теоретическим случайным распределением также не выявили избирательности. Однако впоследствии стало ясно, что на большей части территории зоны перекрывания и гибридизации, особенно на ее краях, создается впечатление об избирательном скрещивании. Вместе с тем определение достоверности этой избирательности некорректно ввиду количественного дефицита одного из фенотипов партнеров. Только в центре зоны, где возможности выбора любого из фенотипов при образовании пар достаточны, можно провести полный расчет избирательности скрещиваний.

Результаты анализа выявили высокую достоверную избирательность скрещиваний (табл. 2). Она складывается в основном за счет предпочтительного скрещивания гомоморфных, фенотипически чистых, партнеров, т. е. серых с серыми и черных с черными, и избегания серых черными. Кроме того, обнаружена некоторая тенденция к предпочтительному спариванию фенотипически чистых птиц с близкими по окраске гибридами: серых

Таблица 2

Состав 446 пар ворон на площадке абсолютного учета гнезд в центре зоны симпатрии и гибридизации (западнее пос. Итат Кемеровской обл., 1988 и 1989 гг.)

♂♂ \ ♀♀		Серые	Гибриды			Черные
			светлые	средние	темные	
Серые		41/22,4*	14/8,6	6/8,8	8/10,5	29/47,7
Гиб- риды	светлые	11/8,5	4/3,2	5/3,3	4/4,0	13/18,0
	средние	6/8,2	3/3,1	7/3,2	5/3,9	15/17,5
	темные	8/8,5	4/3,2	7/3,3	4/4,0	14/18,0
Черные		36/54,4	14/20,8	15/21,3	27/25,6	146/115,8

Примечание. * В числителе эмпирическое число пар, в знаменателе — рассчитанное по схеме случайного скрещивания. $\chi^2 = 60,1$; $p < 0,001$.

ворон со светлыми гибридами, черных — с темными. Для пар с обоими гибридами никакой избирательности не прослеживается. Обнаруженная ассортативность, несомненно, важный фактор ограничения гибридизации и тем самым площади гибридной зоны.

Особенности размещения гнезд

Разные пары ворон независимо от их фенотипического состава с наибольшей плотностью населяют лесопольевой ландшафт с мозаичным чередованием перелесков с полями и выгонами (рис. 4, 5).

При этом пары ворон всех вариантов состава демонстрируют естественное для этих синантропов тяготение к населенным пунктам и шоссейным дорогам (табл. 3).

Таблица 3

Избирательность места размещения гнезд парами ворон различного состава на участке их абсолютного учета (окрестности пос. Акимов-Анненка—Итат Кемеровской обл., 1985, 1987—1989 гг., %)

Состав пар (♀♀/♂♂)	Перелески с полями и выгонами		Долины речек и логов с темно- хвойными заболоченны- ми лесами	Лиственные и смешанные леса с поля- нами и не- большими полями	Всего гнезд
	вблизи насе- ленных пунк- тов и шоссе	далее 500 м от шоссе и поселков			
Черные оба	24±3	34±3	33±3	9±2	193
Серые оба	39±6	28±6	26±6	7±3	61
Черные/серые	28±6	36±6	31±6	5±3	58
Серые/черные	46±8	17±6	32±7	5±3	41
Черные/гибриды	49±8	29±7	15±6	7±4	41
Гибриды/черные	38±5	29±5	26±5	7±3	91
Серые/гибриды	41±8	35±8	18±7	6±4	34
Гибриды/серые	33±9	37±9	22±8	18±7	27
Гибриды оба	46±7	18±5	30±6	6±3	50

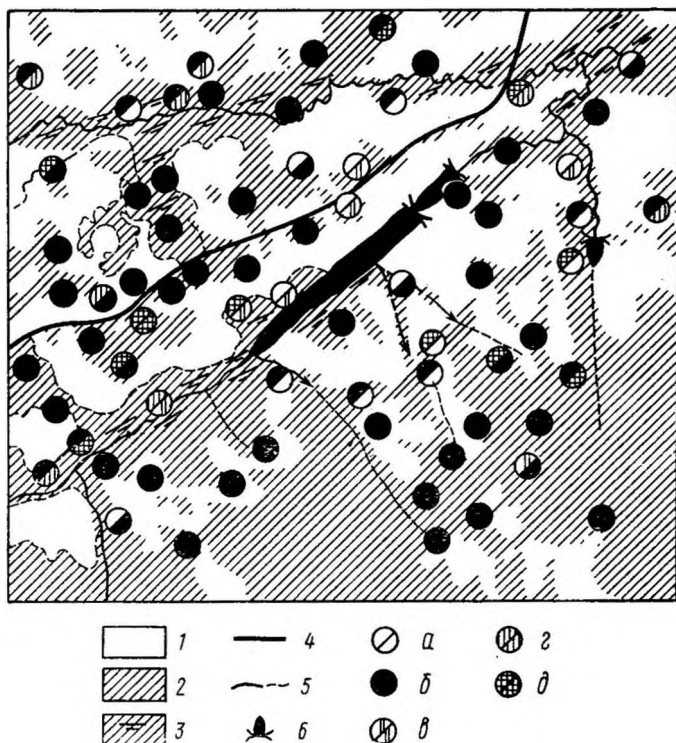


Рис. 4. Пространственное распределение 65 гнезд ворон восточнее центра зоны симпатрии и гибридации (фрагмент 1 участка абсолютного учета гнезд у поселка Итат, 1989 г., площадь 15 км² (м-б 1 : 25 000).

1 — безлесные пространства: пашня, посевы многолетних трав, выгоны, луговины, 2 — осиново-березовые перелески с отдельными соснами, 3 — заболоченные леса по долинам рек и логам (елово-осиново-березовые с отдельными лиственницами, кедрами и пихтами), 4 — шоссейная дорога, 5 — речки и ручьи, 6 — пруды.

Фенотипы гнездящихся пар ворон (♀ ♀/♂ ♂): а — серые, б — черные, в — гибриды светлые, г — гибриды средние, д — гибриды темные (классификацию фенотипов гибридов см. на рис. 3 и в табл. 1)

Последние, по-видимому, привлекают ворон весной как кормные места, а также возможностью сбора грязи и другого материала, используемого для цементировки и выстилки гнезд, поскольку они раньше всего вытаивают именно на дорогах и в поселках. Исключение составляют гомономные пары черных ворон. Доля их гнезд вблизи поселков и крупных дорог меньше, чем у чисто серых пар ($p < 0,01$); черные вороны заметно чаще других предпочитают гнездиться в логах и долинах рек. Интересно, что меньшая доля размещенных по логам и речкам гнезд характерна для всех категорий смешанных пар, но особенно

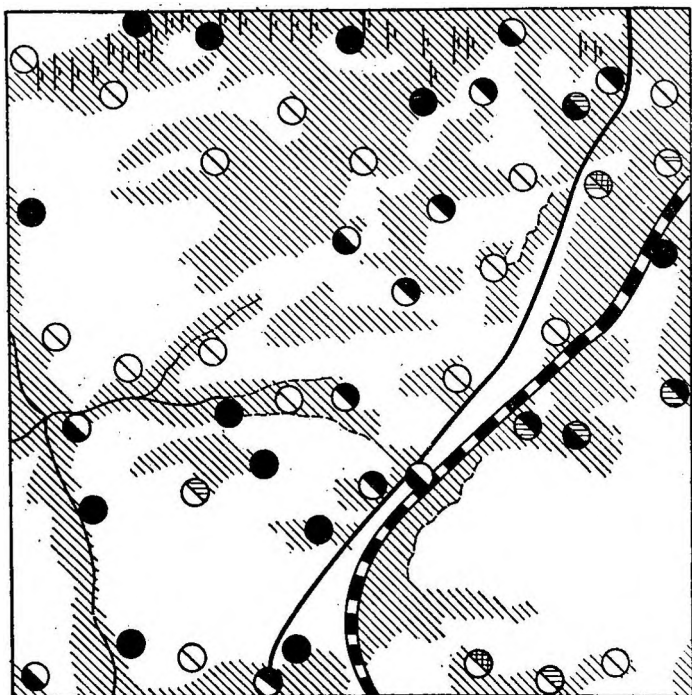


Рис. 5. Пространственное распределение 48 гнезд ворон в центре зоны симпатрии и гибридации (фрагмент II участка абсолютного учета гнезд у поселка Акимо-Анненка, 1989 г., площадь 12 км², м-б (1:25 000) Обозначения см. на рис. 4

низка она у пар с гибридными самцами и фенотипически чистыми самками. Эти группы пар демонстрируют наибольшее тяготение к дорогам и селам.

О различиях в характере размещения гнезд в разных местобитаниях пока трудно судить из-за недостаточности выборок из центра зоны. Однако и здесь серые и черные формы проявляют асимметрию экологических предпочтений. Пары с черными самцами обнаружили приверженность к более частому гнездованию на отдельных деревьях по сравнению с серыми и гибридами, последние же чаще занимали колки (табл. 4).

Для размещения гнезд вороны обычно используют высокие деревья. На нашем участке абсолютного учета гнезд в перелесках среди полей и выгонов среди древесных пород преобладает береза. На ней чаще всего и размещают вороны свои гнезда (табл. 5). Долевое участие другой лесобразующей породы — осины — немногим ниже, чем березы, однако птицы избегают гнездиться на осинах ($p < 0,001$). Явно очень привлекательна для гнездования ворон сосна, доля которой среди древостоев незна-

Характер размещения гнезд ворон на участке их абсолютного учета (западнее пос. Итат Кемеровской обл., 1985, 1987—1989 гг., %)

Фенотипы самцов	Отдельно стоящие деревья	Колки		Лога		Леса		Всего гнезд
		кромка	в глубине	кромка	в глубине	опушка	в глубине	
Серые	19±6	25±7	14±7	22±7	14±6	6±4	—	36
Черные	29±5	13±4	9±4	20±5	19±4	6±3	4±2	69
Гибриды	15±5	35±7	10±4	25±6	12±5	3±2	—	52
Черные оба	25±5	20±5	4±2	37±5	11±4	3±2	—	83

Таблица 5

Распределение гнезд ворон по видам деревьев на участке их абсолютного учета и фоновый состав древостоев (западнее пос. Итат Кемеровской обл., 1985, 1987—1989 гг.), %

Фенотипы самок	Береза	Осина	Сосна	Ель	Ива	Листо- венни- ца	Чере- муха	Пихта	Всего гнезд, деревь- ев
----------------	--------	-------	-------	-----	-----	------------------------	---------------	-------	----------------------------------

1. Перелески среди полей и выгонов

Черные	65±4	19±3	14±3	1±0,8	—	—	1±0,8	—	159
Серые	59±5	16±4	20±4	1±1	1±1	—	3±2	—	85
Гибриды	57±4	16±3	17±3	7±2	3±2	—	—	—	127
Фоновый со- став древо- стоев	57±1	40±1	2±0,3	0,8±0,2	0,2±0,1	еди- ничны	—	—	1578

2. Долины рек и ручьев, лога с темнохвойными и смешанными лесами

Черные	46±6	2±2	6±3	40±6	—	6±3	—	—	62
Серые	36±10	7±5	13±7	44±10	—	—	—	—	23
Гибриды	44±8	—	11±5	28±7	—	11±5	—	6±4	36
Фоновый со- став древо- стоев	84±1	2±0,4	3±0,5	11±0,9	едини- цы	—	—	—	1085

чительна, а гнезд на ней найдено непропорционально много ($p < 0,001$). Наиболее часто на соснах гнездятся серые вороны. Это свойственно им и в Западной Сибири, в Приобье, далеко за пределами зоны симпатрии (Блинов, 1981). Вероятно, кроны сосен привлекают птиц не только возможностью довольно скрытого расположения гнезд, но и удобной для их строительства архитектурой.

В логах и долинах рек, где также преобладает береза, вороны предпочитают размещать гнезда на соснах и елях ($p < 0,001$). Гибриды и здесь отличаются от фенотипически чистых

форм тем, что часть их гнезд располагается на лиственницах и пихтах, участие которых в древостоях значительно ниже доли расположенных на них гнезд гибридных ворон ($p < 0,001$).

Таким образом, в центре зоны симпатрии, на участке, где избирательность выявления гнезд исследователем исключалась в процессе абсолютного учета, серые и черные вороны проявляют тенденцию к неодинаковым экологическим предпочтениям в размещении гнезд, а часть гибридов демонстрирует отклонения от свойственного чистым формам стереотипа гнездования.

Характер пространственного распределения гнезд определяется не только экологической преференцией вида, но и территориальными взаимоотношениями птиц. Для изучения взаимодействия этих двух тенденций, а также выявления особенностей распределения гнезд у пар разного состава на участке абсолютного учета гнезд выделили два неравнозначных фрагмента. На фрагменте I, примерно в 8 км от центра зоны симпатрии, 57% из 64 гнезд принадлежит гомономным черным парам, 11% — смешанным, состоящим из фенотипически чистых партнеров, остальные 32% — различным парам с участием гибридов (см. рис. 4). На фрагменте II, выбранном в центре зоны, доли гомономных пар из серых и черных ворон примерно одинаковы (29 и 27% из 45 гнезд), смешанных пар из чистых фенотипов 22%, остальные включают гибридов (см. рис. 5). Распределение гнезд в районе этих фрагментов оказалось неодинаковым (рис. 6).

Эти различия объясняются тем, что предпочтение в выборе местообитаний способствует скучиванию в оптимальных из них, территориальное же поведение приводит, наоборот, к рассеиванию и более равномерному распределению гнезд. На I проявился эффект группировки гнезд в лесополосовом ландшафте вокруг рыбоводных прудов, вдоль шоссе и по долинам речек. На II с его более однородным ландшафтом распределение гнезд равномерное.

Эти тенденции, выявленные для всех гнезд в целом, просматриваются и у разных групп фенотипов. Вместе с тем если распределение гнезд черных и гибридных ворон ближе к случайному, чем общее распределение на обоих фрагментах, то у серых форм оно отличается более значительно. Специфика размещения их гнезд сводится к тому, что везде проявляется взаимное сближение соседних гнезд, заметное на уровне 2 и 3-го соседей, тогда как в целом серые вороны распределяются по территории даже более равномерно, чем другие фенотипы. При этом в центре зоны, где плотность их гнездования высока, ярче проявляется тенденция регулярного распределения из-за агрессивности владельцев индивидуальных участков. На периферийной площадке, где пар, включающих серых ворон, в 2,5 раз меньше, очевидно, сильнее их взаимное тяготение, результатом которого служит образование компактных групп из 2—3 гнезд (см. рис. 6, B).

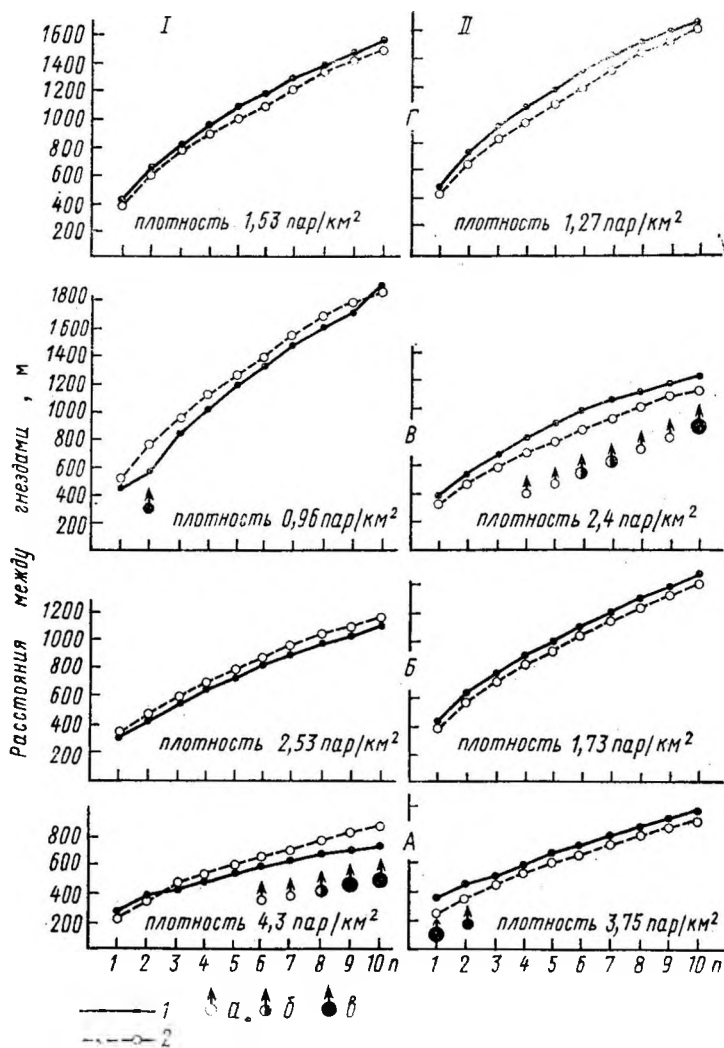


Рис. 6. Распределение расстояний между гнездами ворон (до n -го ближайшего соседа) на участке их абсолютного учета в районе площадок I и II. Размещение гнезд на площадке I см. рис. 4, площадке II см. рис. 5.

А — распределение всех гнезд без разделения фенотипов гнездящихся птиц; Б — гнезда пар, где оба или один из партнеров черный; В — оба или один из партнеров серый; Г — оба или один из партнеров гибрид;

1 — эмпирическое распределение, 2 — рассчитанное для случайного распределения гнезд при данной плотности. Различия между средними достоверны: а — при $p < 0,05$; б — $p < 0,01$; в — $p < 0,001$

При анализе пространственного размещения гнезд ворон на участке абсолютного учета в 1985 г., расположенном в 20 км западнее центра зоны (у пос. Ступишино Тяжинского района Кемеровской обл., площадь 8 км², плотность гнездования 4 пары/км²), было установлено, что распределение гнезд пар с серыми самцами весьма регулярное (четко отличается от случайного: $p < 0,01$ для 1-го соседа и $p < 0,001$ для последующих, с 2-го по 6). В то же время распределение расстояний между гнездами неконспецифичных самцов (серых и черных, либо гибридов) с 1-го до 3-го соседа не отличалось от случайного и соответственно было неодинаковым с распределением гнезд конспецифичных серых самцов ($p < 0,05$ для 1-го и $p < 0,001$ для 2- и 3-го соседей). Исходя из этого, мы предположили, что территориальные взаимодействия между аутспецифичными (по фенотипу) самцами ослаблены (Крюков, Блинов, 1986). Однако анализ размещения гнезд в центре зоны этого не подтверждает, так как расстояния между гнездами неконспецифичных самцов здесь не ниже, чем между гнездами конспецифичных.

Особенности миграционного поведения

По данным кольцевания в Европе, разные популяции серых и черных форм различаются по миграционному поведению. Результаты обзора П. Буссе (Busse, 1969) свидетельствуют об относительной оседлости черной вороны: зимние находки окольцованных птиц удалены от места мечения менее чем на 100 км. Лишь популяция, гнездящаяся в Швейцарских Альпах, откочевывает на зиму к юго-западу, но и здесь дальше 100 км от места мечения найдено только 23% молодых и 3% взрослых птиц.

Популяции серых ворон, территориально близкие к оседлым популяциям черных, считаются также оседлыми (цит. по: Busse, 1969), но по мере удаления на северо-восток доля мигрирующих птиц и протяженность их маршрутов увеличивается. Например, из датских и шведских серых ворон на удалении свыше 100 км найдено зимой 31% молодых и 15% взрослых птиц, из юго-западной Норвегии — уже 42 и 24%, а из птиц, окольцованных в Центральной Скандинавии, соответственно, 48 и 28% найдено зимой на удалении свыше 500 км (Busse, 1969).

Популяции серых и черных ворон, гнездящихся в Сибири, различаются по миграционному поведению, по-видимому, резко европейских. Еще Г. Х. Иогансен (1944) писал, что серые вороны на зиму отлетают южнее, а черные смещаются к западу, замещая серых. По данным кольцевания, миграционный путь серых ворон, гнездящихся на юге Западной Сибири, составляет около 2 тыс. км (Гисцов, Гаврилов, 1980). Отлетают отсюда практически все птицы (Блинов, 1982), за исключением небольшого числа зимующих в крупных городах, популяционное происхождение которых не выяснено. Черные вороны в местах, где

проводились наши исследования, держатся всю зиму. Несмотря на возрастающую подвижность и оточевку части популяции, в местах летнего пребывания встречались не только взрослые особи, для которых вообще характерна большая оседлость, но и сеголетки. Так, из 16 осенне-зимних находок окольцованных молодых черных ворон 4 обнаружены в месте мечения, 5 — на удалении до 100 км в самых разных направлениях, 1 отстреляна на свалке г. Марининска (150 км к западу) и 2 — в 350—500 км к юго-западу (рис. 7; табл. 6, 7).

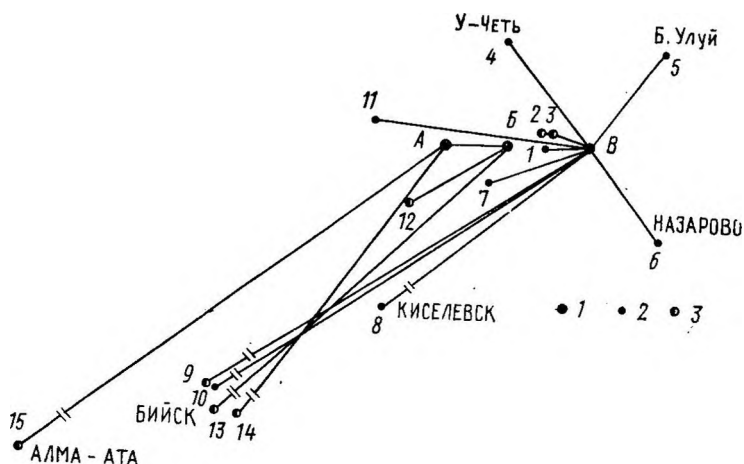


Рис. 7. Направления и дальность разлета ворон в осенне-зимнее время по находкам 15 птиц, окольцованных в зоне симпатрии и гибридизации (1985, 1987—1988 гг.) в районе поселков Тяжин (А), Итат (Б) и Боготол (В): 1 — пункты мечения; 2 — места встреч черных ворон; 3 — встречи гибридов; № встреч см. табл. 8

Таблица 6

Осенне-зимние встречи ворон в местах кольцевания
(в пределах радиуса суточных перемещений, 15 км)

Фенотип	Место мечения	Дата	
		мечения	находки
Гибрид	пос. Арга, Боготольский район, Красноярский край	12.10.88	11.01.89
Черная	»	8.01.89	18.01.89
Черная	»	3.09.89	октябрь 89
Черная	пос. Итат, Тяжинский район, Кемеровская обл.	3.06.85	5.10.85
Черная	Кемеровская область	3.06.85	5.10.85
Гибрид	Кемеровская область	31.05.87	октябрь 87 г.
Черная	пос. Соболевский, Емельяновский район, Красноярский край	август 1989 г.	26.10.89 г.

Места осенне-зимних встреч ворон, окольцованных в зоне симпатрии и гибридизации в 1985, 1987—1988 гг.

№	Место и дата кольцевания: фенотип	Место и дата находки	Направления и дальность (км) разлета
1	пос. Арга, Боготольский район, Красноярский край, 10.09.88 г. черная ворона*	с. Большой Косуль, Боготольский район, 4.10.88	З: 30
2	пос. Арга, 27.07.88 г. гибридная ворона	с. Львовка, Боготольский район, 12.10.88 г.	СЗ: 30
3	пос. Арга, 4.09.88 г. гибридная ворона	с. Львовка, 19.10.88 г.	»
4	пос. Арга, 19.09.88 г. черная ворона	пос. Усть-Четь, Боготольский район, 1.12.88 г.	СЗ: 95
5	пос. Арга, 8.09.88 г. черная ворона	пос. Большой Улуй, Ачинский район, Красноярский край, 25.09.88 г.	СВ: 85
6	пос. Арга, 25.09.88 г. черная ворона	г. Назарово, Красноярский край, 28.11.88 г.	ЮВ: 75
7	пос. Арга, 10.08.88 г. черная ворона	с. Б. Пичугино, Тяжинский район, Кемеровская обл., 1.11.89 г.	ЮЗ: 65
8	пос. Арга, 27.07.88 г. черная ворона	г. Киселевск, Кемеровская обл., 22.10.88 г.	ЮЗ: 315
9	пос. Арга, 1.06.88 г. гибридная ворона	г. Бийск, 22.11.88 г.	ЮЗ: около 500
10	пос. Арга, 27.07.88 г. черная ворона	г. Бийск, 19.11.88 г.	ЮЗ: около 500
11	пос. Арга, 2.09.88 г. черная ворона	г. Мариинск, Кемеровская обл., 1.12.88 г.	З: 150
12	пос. Итат, Тяжинский район, Кемеровская обл., 25.05.87 г. гибридная ворона	пос. Тисуль, Кемеровская обл., 10.10.87 г.	ЮЗ: 80
13	пос. Итат, 24.05.85 г. гибридная ворона	с. Советское, Алтайский край, 19.10.86 г.	ЮЗ: около 550
14	пос. Тяжин, Кемеровская обл., 28.05.85 г. гибридная ворона	с. Смоленское, Алтайский край, 25.10.88 г.	ЮЗ: около 550
15	пос. Тяжин, 29.05.85 г. гибридная ворона	г. Алма-Ата, 19.01.86 г.	ЮЗ: около 1600

Примечание. * Все особи окольцованы молодыми.

Гибридные вороны, по-видимому, проявляют промежуточное поведение между миграционным типом, свойственным серой форме, и оседло-кочующим, характерным для черной. Об этом свидетельствуют находки гибридов в конце октября на Алтае в 500 км и в январе под Алма-Атой, в 1600 км к юго-западу от места кольцевания.

Сроки гнездования

Из-за различий в миграционном поведении черные вороны раньше, чем серые, оказываются на местах размножения, занимают гнездовые участки и приступают к строительству гнезд. Так, 23 марта 1989 г. при поездке через зону симпатрии на автомашине удалось наблюдать прилет и начало распределения по территории серых ворон. Значительная часть черных в это время уже держалась парами на гнездовых участках, некоторые строили гнезда.

Сроки начала откладки яиц у ворон в Сибири вообще сильно растянуты (Блинов, 1981). Они практически полностью перекрываются и у пар, гнездящихся в зоне симпатрии (рис. 8).

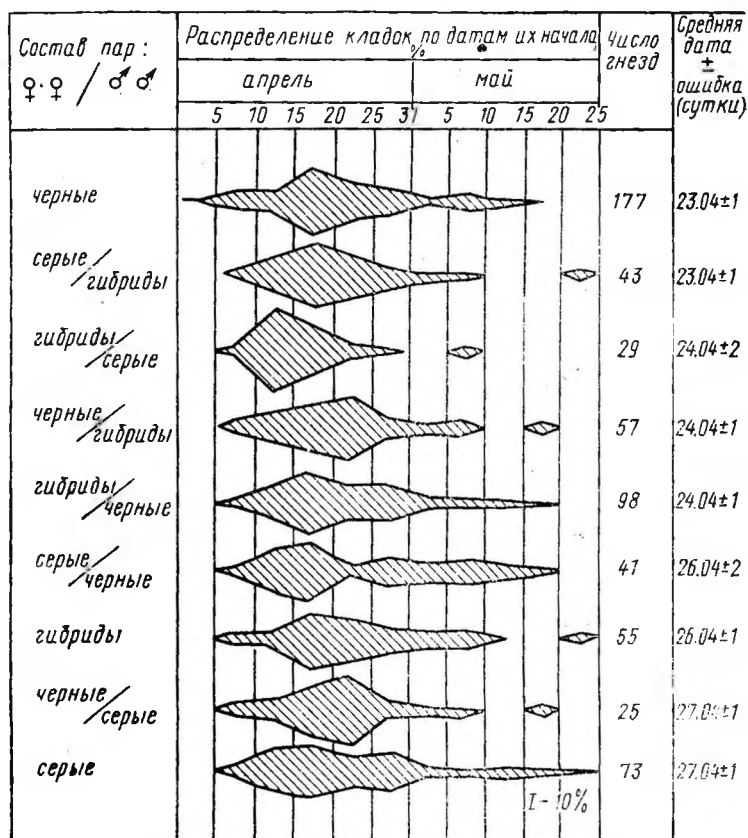


Рис. 8. Сроки начала откладки яиц у 598 пар из разных сочетаний серых, черных и гибридных ворон в сибирской зоне симпатрии и гибридации в 1985, 1987—1989 гг.

Однако сравнение этих дат у 598 пар, гнездящихся в центре зоны, показывает, что пары разного фенотипического состава

отличаются по средним срокам кладки. Те пары, в которых самец и самка черные, начинают кладки в среднем на 4 суток раньше тех, где оба партнера серые ($p < 0,001$). Также в среднем позже черных ворон откладывают яйца смешанные пары из фенотипически чистых серых самок с черными самцами ($p < 0,001$). Позже черных начинают кладки и те пары, в которых оба партнера гибриды ($p < 0,001$).

Таким образом, аллохрония начала размножения у разных фенотипов проявляется вплоть до откладки яиц.

Успешность размножения смешанных пар и гибридов

Весьма распространено объяснение феномена стабильности гибридной зоны у ворон пониженной результативностью смешанных браков, т. е. у пар, состоящих из серых и черных форм и их гибридного потомства. В отечественной литературе это мнение чаще формулируется в терминах гипотезы репродуктивного самоуничтожения (Степанян, 1983). Менее распространенная, по сути альтернативная, гипотеза предполагает, наоборот, повышенную приспособленность гибридных фенотипов в экологически промежуточной гибридной зоне (Моогс, 1977).

Наряду с этим работы, содержащие какие-либо количественные данные по успешности размножения ворон в пользу той или другой точки зрения, нам не известны. Наши наблюдения за 1984—1986 гг. (Крюков, Блинов, 1989) ни одну из них не подтверждают.

Дальнейшее приращение данных позволяет предполагать, что серая ворона более плодовита, чем черная, и это влечет за собой несколько повышенную плодовитость и у смешанных пар из обеих фенотипически чистых форм (табл. 8).

Таблица 8

Результативность размножения серых, черных и гибридных ворон в зоне симпатрии и гибридизации (1985, 1987—1989 гг.)

Фенотипы ворон-родителей	Число яиц в кладке	Количество 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 наблюдением
Оба черные	$4,8 \pm 0,07$	$2,7 \pm 0,09$	39 ± 2	1,9	194
Оба серые	$4,9 \pm 0,1$	$3,1 \pm 0,1^{***}$	41 ± 3	2,0	64
Смешанные пары из серой и черной форм	$4,7 \pm 0,2$	$3,1 \pm 0,2^{***}$	39 ± 3	1,8	57
Один из партнеров гибриды	$4,8 \pm 0,1$	$2,8 \pm 0,08$	36 ± 2	1,7	194
Оба гибриды	$5,0 \pm 0,1$	$2,7 \pm 0,2$	37 ± 3	1,9	41

Примечание. * Размер выводка в гнезде определялся в возрасте птенцов 20—30 суток, ** рассчитаны с учетом разорения гнезд, *** отличия от пар другого состава достоверны, $p < 0,05$.

Пары, включающие один или оба гибрида, не отличаются от черных по уровню эмбриональной и постэмбриональной смертности потомства, не чаще страдают они и от хищников, разоряющих гнезда (табл. 9).

Т а б л и ц а 9

Размеры потерь на разных этапах размножения у серых, черных и гибридных ворон в зоне симпатрии и гибридизации (1985, 1987—1989 гг.)*

Состав гнездящихся пар	Распределение кладок по числу яиц, не давших птенцов, %**				Доля яиц не давших птенцов, %**	Гибель птенцов в гнездах, %**	Доля разоренных гнезд, %	Прослежено гнезд
	0	1	2	3				
Серые	66	35	9	0	9±2	28±4	34±6	64*
Черные	59	37	2	2	10±2	36±3	30±3	194
Оба или один из партнеров гибрид	67	30	3	0	8±2	32±3	37±3	214

Примечание. * По серым воронам частично использовали также данные из Приобья за 1976—1979 гг.; ** рассчитаны без числа разоренных гнезд.

Серые вороны по уровню эмбриональных потерь и разорению гнезд также не отличаются от других фенотипов. Но смертность птенцов в их выводках достоверно ниже ($p < 0,05$). В условиях, когда разные по фенотипическому составу пары гнездятся бок о бок (см. рис. 4, 5), трудно ожидать, что большая выживаемость птенцов в выводках у серых форм вызвана внешними факторами, например лучшей обеспеченностью пищей. К тому же гибель птенцов в гнездах ворон происходит главным образом в первые несколько дней после вылупления, когда потребность в пище невелика. Вполне вероятно, что эта смертность наследственно обусловлена, т. е. геном серых форм, возможно, менее, чем у других, загружен летальными факторами.

Полученные данные говорят о том, что повышенную или пониженную плодовитость гибридов для объяснения стабильности гибридной зоны использовать, видимо, нельзя.

* *
*

Таким образом, зона симпатрии и гибридизации серой и черной ворон, считавшаяся весьма широкой, на самом деле в своей основной части (той, где обилие симпатрических форм сопоставимо, а гибридизация дает значительный вклад в воспроизводство) составляет порядка 16—20 км. В то же время следы интрогрессии генов распространены гораздо шире, чем считалось, и встречаются в полосе шириной 700 км. На трансекте, перпендикулярном зоне симпатрии, в 20—30 км по обе стороны от ее медианы наблюдаются «волны» из возросшей численности

гибридов и птиц наиболее удаленной из симпатрических форм. Их происхождение мы гипотетически связываем с оседанием эмигрантов из центра зоны.

Фенотипическое разнообразие гибридов очень велико. Для практических задач предложена их классификация из 11 вариантов, объединенных в три группы. Эта классификация подробнее опубликованных в Западной Европе и содержит описания новых фенотипов гибридов. На трансекте через зону соотношение разных групп отчетливо меняется: в ареале серой вороны преобладают светлые гибриды, а ареале черной — темные.

Подбор гнездящихся пар в зоне симпатрии происходит избирательно с отчетливой тенденцией к гомоному скрещиванию. Возможным фактором, способствующим стабилизации зоны симпатрии, может быть различие в биотопических предпочтениях серых и черных форм, другими факторами — особенности миграционного поведения и аллохрония сроков гнездования.

Гипотезы о пониженной либо повышенной приспособленности гибридов не подтверждаются. Феномен стабильной гибридной зоны ворон, по-видимому, объясняется избирательностью спариваний наряду с изоляцией расстоянием за счет филопатрии и поглощением чуждых фенотипов.

ЛИТЕРАТУРА

- Блинов В. Н. Материалы по экологии гнездового периода сороки, серой вороны и галки в пойме Верхней Оби//Экология и биоценологические связи перелетных птиц Западной Сибири. Новосибирск, 1981. С. 109—126.
- Блинов В. Н. Сезонные миграции и динамика численности врановых в пойме Верхней Оби//Размещение и численность позвоночных Сибири. Новосибирск, 1982. С. 111—135.
- Гисцов А. П., Гаврилов Э. И. Миграции серой вороны в предгорьях Западного Тянь-Шаня (Казахстан)//Миграции птиц в Азии. Душанбе, 1980. С. 238—248.
- Заславский В. А. Репродуктивное самоуничтожение как экологический фактор (экологические последствия генетического взаимодействия популяций)//Журн. общей биологии. 1967. Т. 28, № 1. С. 3—11.
- Карташов Н. Н. Систематика птиц. М., 1974.
- Крюков А. П., Блинов В. Н. Структура популяций и успех размножения ворон в зоне гибридизации//Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Л., 1986. Ч. 1. С. 337—338.
- 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?//Журн. общей биологии. 1989. Т. 50, № 1. С. 128—135.
- Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М., 1979.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968.
- Плюснин Ю. М. Модификация метода ближайшего соседа для изучения популяций, распределенных в пространстве сложной конфигурации//Размещение и численность позвоночных Сибири. Новосибирск, 1982. С. 211—216.
- Северцов А. С. Современные концепции вида//Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93, вып. 6. С. 3—15.
- Степанян Л. С. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. М., 1983.
- Bahrman U. Untersuchungen an einer Krahnenpopulation im Mischgebiet der Raben- und Nebelkrähe in Deutschland östlich der Elbe//Abhandlungen und

- Berichte aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde in Dresden. Leipzig, 1960. Bd 25. S. 71—79.
- Burgess J. W. Measurement of spatial behavior: methodology applied to rhesus monkeys, neon tetras, communal and solitary spiders, cockroaches, and gnats in open fields//Behavioral and neural biology. 1979. Vol. 26. P. 132—160.
- Busse P. Results of ringing of European Corvidae//Acta ornithologica. 1969. Vol. 11, N 8. P. 263—328.
- Charles J. K. Territorial behaviour and the limitation of population size in Crows, *Corvus corone* and *Corvus cornix*//Unpubl. Ph. D. thesis. 1972.
- Johansen H. Vogelfauna Westsibiriens. Corvidae//J. Ornithol. 1944. Vol. 92. Hf. 1/2. S. 8 (118)—26(136).
- Meise W. Die Verbreitung der Aaskrake, Formenkreis *Corvus corone* L.//J. Ornithol. 1928. Bd. 76. S. 1—203.
- Melde M. Raben- und Nebelkrahe. A. Ziemsen Verlag. Wittenberg Luthers-tadt, 1969.
- Moore W. S. An evaluation of narrow hybrid zones in vertebrates//Quart. Rev. Biol., 1977. Vol. 52. P. 263—277.
- Pflugbeil A. Beringungsergebnisse aus dem Grenzgebiet von Raben- und Nebelkrahe//Vogelzug, 1933. N 4. S. 56.
- Picozzi N. Hybridization of Carrion and Hooded crows *Corvus c. corone* and *Corvus c. cornix* in Northeastern Scotland//Ibis. 1976. Vol. 118, N 2. P. 254—257.
- Richter H. Untersuchungen an einer Aaskrahenpopulation in Mittenmeck-lenburg//Abhandlungen und Berichte aus Staatlichen Museum für Tier-kunde in Dresden. Leipzig, 1957. Bd. 23. S. 219—240.
- Schiebel G. Ummauerung von Grauen Krahenmischlingen (*Corvus coro-ne* auct *Corvus cornix* L.) in reine schwarze Rabenkrahen. Der Waeddrapp, 1920. N 2. S. 11—12.
- Thienemann J. Einiges über Krahenbastarde (*Corvus cornix* × *Corvus co-rone*)//Ornith. Monatsschr. 1896. N 21. S. 342.

INTERACTION BETWEEN HOODED AND CARRION CROWS (*CORVUS CORNIX* L., *C. CORONE* L.) IN AN AREA OF SYMPATRY AND HYBRIDIZATION: THE AREA STRUCTURE AND POSSIBLE ISOLATION FACTORS

V. N. Blinov, T. K. Blinova, A. P. Kryukov

SUMMARY

Studies of hybridization of the Hooded and the Carrion Crows were carried out in 1984—1989 in Siberia among Kemerovo, Krasnoyarsk and Kansk. An influence of gene introgression can be seen along 700 km across an area of species range overlap. However central zone, where numbers of sympatric forms is and hybrids comprise more than 20% each, is only 16—20 km wide. Phenotypic diversity of hybrids is extremely high, the ratio of light and dark forms changing across the area. Light hybrids predominate at the west in the range of Hooded Crow, dark ones — at the east in the range of Carrion Crow. Classification of hybrid phenotyps is proposed: eleven coloration morphs combined into three groups are identified. Strong homonomous hybridization is revealed ($p < 0,001$) during pair formation in the center of the sympatry area. Hooded and Carrion Crows differ markedly in their migration behaviour. The former migrates for wintering about 2000 km south-westwards. The latter is mainly settled or has local movements, only a part of the population moves westwards or south-westwards not more than 500 km. This is a cause of Carrion Crow starting to nest a few days earlier than Hooded Crow ($p < 0,001$). Lowering or rising of the productivity or the viability of hybrids was not revealed.