

© 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 трактуется 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 перекрывания 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 наблюдением
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 перекрывания и гибридизации (участок между пос. Тяжин 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 лучше 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-соколов [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.