

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ОТДЕЛЕНИЕ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ

ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ

Том I

Под редакцией Н. Н. Воронцова



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА» СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

НОВОСИБИРСК · 1968

Проблемы вида и изолирующие механизмы эволюции

Е. Н. ПАНОВ

ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ИЗОЛЯЦИИ

Современный подход к проблеме вида базируется на физиологическом критерии. Однако по мере накопления фактического материала становится очевидным, что физиологическая изоляция между близкими видами — явление не абсолютное. Постоянно описываются случайные гибриды между хорошими симпатрическими видами. В районах вторичной встречи недавних аллопатрических видов нередко наблюдаются гибридные зоны. Между этими двумя крайними случаями можно найти все переходные ситуации. Просмотр коллекционного материала показывает, что примерно 1 из 60 тыс. птичьих шкурок и 6 из 100 тыс. тушек млекопитающих могут принадлежать особям гибридного происхождения (Mayr, 1963; Hall, 1943). Эти цифры в какой-то степени характеризуют частоту реальной гибридизации в природе. Что касается потенциальных возможностей к межвидовому скрещиванию, то они в ряде случаев оказываются почти неограниченными. Среди насекомых разных отрядов, рыб, бесхвостых и хвостатых амфибий, птиц и млекопитающих известен целый ряд пар близких видов, которые беспрепятственно гибридизируют в лаборатории (Gray, 1954, 1958; Johnsgard, 1960a; Mayr, 1963; Blair, 1964; David, Twitty, 1964). По данным Филлипса (Phillips, 1915); кряква и шилохвость легко скрещиваются в неволе и дают плодовитое потомство, способное к неограниченному скрещиванию с обеими родительскими формами. Хотя ареалы этих видов широко перекрываются, естественные гибриды между кряквой и шилохвостью достаточно редки (Johnsgard, 1960a). Очевидно, свободной гибридизации между потенциально скрещиваемыми видами в природе препятствуют какие-то весьма совершенные механизмы, поддерживающие разрывы между формами и сохраняющие их видовую самостоятельность.

ИЕРАРХИЧЕСКАЯ СИСТЕМА ИЗОЛИРУЮЩИХ МЕХАНИЗМОВ

Э. Майр (1947) делит изолирующие механизмы на экологические, этологические, механические и генетические. Экологические факторы препятствуют встрече потенциально скрещиваемых видов в период размножения. Этологические механизмы предотвращают спаривание между встретившимися потенциальными супругами, относящимися к разным видам, за счет различий в их поведении, тогда как механические — за счет различий в строении совокупительных органов. Эти три категории изолирующих механизмов предотвращают спаривание [*premating*] — по схеме Мечэма (Mecham, 1961)]. Если же спаривание между представителями разных видов все же произошло, в действие вступают генетические изолирующие механизмы, элиминирующие гибридное потомство в первом или

последующих поколениях («postmating»). Таким образом, изолирующие механизмы представляют собой иерархическую систему: при нарушении экологических преград начинают реализовываться этологические, при нарушении последних — механические и т. д.

Экологическая изоляция, очевидно, в большинстве случаев действует достаточно эффективно. Для многих хорошо изученных пар близких видов показано, что они в период размножения занимают различные местообитания и в силу этого изолированы друг от друга пространственно (Лэк, 1947; Lack, Southern, 1949; Snow, 1954; Mayr, 1963, и др.). В тех случаях, когда местообитания близких видов сходны и возможен пространственный контакт, они приступают к размножению в разные сроки (Панов, 1964; Mertens, 1928; Paludan, 1951; Smith, 1953; Blair, 1941; Spieth, 1958, и др.). Пространственная и временная изоляция не исключают одна другую.

Достаточно четкие экологические изолирующие механизмы в ряде случаев оказываются не абсолютными. Близкие симпатрические виды встречаются на стыках своих типичных местообитаний. Контакт увеличивается при изменении растительных ассоциаций, особенно под воздействием человека. Нарушение четких сроков размножения под влиянием внешних причин ведет к перекрыванию брачных периодов у близких видов и создает новые предпосылки к межвидовой гибридизации. Приведем только два примера. Симпатрические виды-двойники *Drosophila pseudoobscura* и *D. persimilis* обычно занимают различные местообитания и их лёт приурочен к разным часам дня. Карсон (Carson, 1951) обнаружил эти виды в Сьерра-Невада в одних и тех же местообитаниях, тем не менее мухи не гибридизировали, хотя сроки их лёта частично перекрывались. Два очень близких вида североамериканских бабочек — *Choristoneura fumiterana* и *Ch. pinus* — имеют разные сроки лёта. С начала до середины июля размножается *Ch. fumiferana*, и лишь спустя 1—2 дня после прекращения лёта этого вида появляются первые особи *Ch. pinus*. Смит (Smith, 1954) наблюдал в штате Онтарио оба вида, представители которых летали и размножались в одно и то же время бок о бок друг с другом. Из 246 зафиксированных спариваний ни одно не было межвидовым.

ВЫБОР БРАЧНОГО ПАРТНЕРА

В случаях нарушения экологической изоляции на первое место, по-видимому, выступают четко фиксированные, независимые от внешних факторов изолирующие механизмы, в основе которых лежит явление избирательного спаривания с конспецифическим партнером. Избирательность спаривания базируется на наследственно фиксированных особенностях видоспецифичного поведения, которое является предметом изучения этологии — отрасли биологических наук, возникшей в первой четверти века с работы Крэга, Хейнрота и особенно Лоренца.

Избирательность спаривания базируется не на том, что готовая к размножению особь избегает сближения с представителями других видов, а на том, что она ищет сближения с конспецифическим партнером. В нормальных условиях отношение животного к особям других близких видов индифферентно, последние не являются для него «специфическими раздражителями». Особи своего вида активно разыскиваются, и при более тесном сближении происходит опознавание их пола. Особь того же пола отвергается, противоположного — вызывает стремление к сближению. При некоторых частных условиях особь близкого вида может временно расцениваться как конспецифический партнер. Ошибка обычно быстро обнаруживается за счет тех же поведенческих механизмов, которые использо-

ются для опознавания пола особей своего вида. Иными словами, для понимания сущности избирательности спаривания необходимо знакомство с механизмами опознавания пола у различных видов животных. Если возможно рассматривать эволюцию этологических преград, то это следует делать, исходя из эволюции отношений между полами в период размножения.

Способы сигнализации

Сигналы, с помощью которых особи одного вида находят друг друга в период размножения, могут иметь самую различную природу. Сигнализация с помощью видоспецифических химических веществ широко распространена у водных животных на разных ступенях организации, например: у инфузорий (Догель, Полянский и Хейсин, 1962), коловраток (Gilbert, 1963), хвостатых амфибий (David, Twitti, 1963). Выделение в воду видоспецифических химических веществ приводит к синхронизации выметывания в воду мужских и женских половых продуктов у морских донных организмов — большинства кораллов, некоторых полихет, двустворчатых моллюсков, примитивных легочных моллюсков и большинства иглокожих (Thorson, 1950). Фактически ту же природу имеет сигнализация запаха у многих наземных животных — среди насекомых у тараканов, чешуекрылых, перепончатокрылых, скорпионовых мух и некоторых двукрылых, в частности *Drosophila* (Roth, Willis, 1952; Shorey, 1964; Kullenberg, 1960; Bognemisz, 1964; Маур, 1950б). Обычно аттрактаны выделяются самками, в некоторых случаях — самцами. Если опознавание происходит при непосредственном соприкосновении, то могут иметь значение не только тактильные ощущения, но и контактная хеморецепция. Для некоторых видов рода *Drosophila* это показано Спайсом (Spieth, 1952) и Мэннингом (Manning, 1959б). Опознавание с помощью запахов широко распространено у млекопитающих. Очевидно, сигнализация специфическими пахучими веществами может оказаться распространенной в животном мире гораздо шире, чем мы полагаем, ибо ее не всегда легко обнаружить без применения эксперимента.

Звуковая сигнализация широко распространена в некоторых отрядах насекомых (Homoptera, Orthoptera), у бесхвостовых амфибий, большинства птиц и многих млекопитающих. Очевидно, она не представляет исключения среди рыб, как казалось сравнительно недавно (Протасов, 1965). В других группах, например у рептилий, звуковая сигнализация представляет собой случайное явление. Особый вид звуковой сигнализации описан недавно у манящих крабов (*Uca tangeri*). Движение клешни вызывает вибрацию грунта, которая воспринимается на расстоянии другими особями (Altevogt, 1964).

Видоспецифические особенности окраски и формы, как принято полагать, являются сигналами, воспринимаемыми другими особями вида с помощью зрительных анализаторов. Эти внешние особенности демонстрируются в полете (дневные бабочки, огневки из прямокрылых) или в специфических демонстративных позах. Сложное демонстративное поведение описано для моллюсков, ракообразных, паукообразных, насекомых, рыб, рептилий, птиц и млекопитающих. Особый способ сигнализации развит у светляков. Световые вспышки у каждого вида имеют определенную силу, продолжительность и частоту (Barbler, 1954). Подробнейшая сводка по вопросу о способах сигнализации в разных группах животных принадлежит Уайн-Эдвардзу (Wynne-Edwards, 1962).

Не следует упускать из виду, что тот или иной вид может обладать несколькими различными способами сигнализации. Одним из них мы придаем большее значение лишь постольку, поскольку они бросаются в глаза

при непосредственных наблюдениях, тогда как другие, обнаруживаемые только путем эксперимента, могут недооцениваться. Например, у прямокрылых основным способом сигнализации считается звуковой. Между тем у некоторых хорошо изученных видов самец, лишенный антенн, не спаривается с самкой, а ведет себя по отношению к ней агрессивно, реагируя на нее, как на самца (Маур, 1963). Очевидно, при опознавании пола у этих насекомых важную роль играет сигнализация запахами или иными стимулами, воспринимаемыми с помощью антенн.

Сфера действия сигналов

Вещества, непрерывно выделяемые в воду самками коловраток *Brachyopus*, воспринимаются самцами лишь при условии случайного столкновения с самкой. Джилльберт (Gilbert, 1963), описавший это явление, говорит о «контактной хеморецепции». С другой стороны, запах атрактанов чешуекрылых сохраняет свое действие на расстоянии в несколько километров. Таким образом, можно говорить о контактной и дистантной сигнализации. Наиболее действенные формы дистантной сигнализации — звуковая, иногда химическая. Сфера действия оптических сигналов, как правило, невелика. Оптическая сигнализация в некоторых случаях, например на открытых пространствах, может рассматриваться как дистантная, но в основном она по сфере своего действия, очевидно, приближается к контактной или заменяет ее.

При разыскивании и опознавании особей своего вида большинство животных руководствуется сигналами, действующими на разных расстояниях. Иными словами, опознавание обычно происходит в два или несколько этапов. В первый момент воспринимаются дистантные сигналы, затем по мере сближения с сигнализирующей особью воспринимаются иные сигналы, сфера действия которых более ограничена. У бесхвостых амфибий самец движется к месту скопления особей своего вида, руководствуясь специфическими брачными криками других самцов (дистантные сигналы), опознавание же самки происходит за счет контактных стимулов — самец обхватывает всех попадающихся на его пути особей, т. е. действует способом проб и ошибок. У стрекоз *Leucorrhinia dubia* и *L. rubicunda* самец с расстояния в несколько метров летит в сторону самок своего и близких видов и только на небольшой дистанции дифференцирует своих самок, руководствуясь величиной их брюшка. Самки своего вида с абберантным брюшком отвергаются, как и самки других видов. Окраска не играет существенной роли (Раженев, 1964). Многие дневные бабочки часто пытаются преследовать особей других видов и отвергают их только на близком расстоянии. У большинства воробьиных птиц встреча самца и самки осуществляется за счет дистантной звуковой сигнализации (песня), а на более коротком расстоянии начинают действовать другие сигналы (специфические черты окраски и сложное демонстративное поведение, сопровождаемое специальными звуками).

Создается впечатление, что в ряде случаев реакция на первом этапе опознавания менее специфична, чем в последующие моменты. Некоторые только что приведенные примеры показывают, что кратковременная положительная реакция на особь другого вида в ряде случаев представляет собой явление обычное.

Мечэм (Mecham, 1961) провел эксперимент с двумя североамериканскими видами жаб, имеющими хорошо различимые брачные крики. Автор выпускал небольшие партии самцов неподалеку от водоемов, часть которых была занята размножающейся популяцией одного вида, часть — другого. Некоторые самцы из каждой выпущенной партии при условии сво-

бодного выбора двигались в водоемы, занятые популяцией другого вида. Иными словами, в этих случаях реакция подопытных самцов на дистантный звуковой сигнал оказалась недостаточно специфичной.

Малоспецифичная реакция, наблюдаемая в первый момент, расценивается нами как «ошибка» в опознавании. Эта «ошибка» обычно замечается животным на следующих этапах опознавания, когда начинают функционировать другие сигналы, сфера действия которых короче, а время — продолжительнее. Однако, как мы увидим ниже, в некоторых частных условиях первоначальная ошибка может приводить к межвидовой гибридизации.

Надо заметить, что дистантная сигнализация у некоторых видов столь высоко специфична, что, по-видимому, исключает возможность даже первоначальной ошибки. Наиболее яркий пример — запах атрактанов ночных бабочек, сохраняющий свое высокоспецифическое действие на расстоянии до 5—6 км в концентрации порядка молекулы на квадратный метр (Шовен, 1960). Тем не менее имеется и второй этап опознавания — контактный. Самец бабочки *Trichoplusiani*, найдя самку, стоит около нее в воздухе, касаясь ее брюшка антеннами и передними лапками. Вероятно, это необходимый этап в опознавании, ибо в помещении, насыщенном запахом атрактана, самец иногда пытается спариваться с другими самцами (Shorey, 1964).

ОБ ЭВОЛЮЦИИ МЕХАНИЗМОВ ОПОЗНАВАНИЯ

На первый взгляд наиболее примитивным может показаться контактное опознавание пола и видовой принадлежности. Подобное поведение Томас (Thomas, 1950) описал для мух рода *Sarcophaga*. Самец, готовый к спариванию, пытается крыть без разбора самцов и самок не только своего вида, но и других родов — *Lucilia* и *Chrysomia*. Самец прикасается гениталиями к концу брюшка каждой покрытой им особи, одновременно определенным образом вибрируя крыльями. Не встречая адекватного ответа, он продолжает поиски, пока не наткнется на самку своего вида, готовую принять его. Такой же способ «проб и ошибок» описан для хирономид *Allochironomus crassiforceps* (Sugjamaki, 1964). Предполагая, что подобный способ опознавания является примитивным и первичным, не следует забывать о том, что гораздо более совершенные, на наш взгляд, способы опознавания распространены в филогенетически более древних группах. Например, у ракообразных и паукообразных нередко встречается сложное видоспецифическое демонстративное поведение, позволяющее особи каждого вида надежно опознавать конспецифических партнеров на расстоянии.

Явная преемственность в способах опознавания наблюдается в ряду рыбы — рептилии — птицы. В этих классах широко распространено опознавание за счет сложного демонстративного поведения. Иная картина наблюдается у бесхвостых амфибий, которые, согласно нашим общим представлениям, должны попадать в этот филогенетический ряд. Опознавание в момент встречи двух особей осуществляется при непосредственном контакте. В этой группе описано около 12 способов обхватывания самцом самки. Очевидно, при огромном числе видов, входящих в эту группу, многие из них обладают сходными или идентичными стереотипами обхватывания. При столь слабой дифференциации в поведенческих изолирующих механизмах создается предпосылка для межвидовой гибридизации, если иные изолирующие преграды (например, экологические) окажутся нарушенными. Действительно, в Техасе в местах совместного обитания жаб *Bufo valliceps* и *R. woodhousei* Блэр (Blair, 1964) среди 115 просмотр-

ренных пар нашел 9 гибридных. Рассматривая этот случай, можно прийти к заключению, что контактный способ опознавания мало совершенен. Однако не следует забывать, что у бесхвостых амфибий контактному опознаванию предшествует концентрация особей одного вида в ограниченных участках местности, происходящая за счет сугубо видоспецифичных брачных криков. В результате размножающаяся популяция оказывается к началу спариваний изолированной от близких видов. Высокая концентрация особей делает контактный способ «проб и ошибок» достаточно эффективным, обеспечивающим успех размножения популяции.

Здесь прослеживается некоторая аналогия с теми видами беспозвоночных, у которых мы наблюдаем контактное опознавание. У этих видов встреча полов для размножения облегчается в результате того, что их жизненное пространство ограничено узким участком однородной среды (прибрежная полоса мокрого песка — для хирономид, куча навоза — для мух *Sarcophaga*). Численность особей в этих местах настолько высока, что не возникает необходимости в развитии дистантной сигнализации, основное значение которой — реализация встречи самца и самки, широко распространенных в неоднородной среде.

Из всего сказанного напрашивается вывод, что сходные механизмы опознавания могут в ходе эволюции независимо развиваться в далеких друг от друга филогенетических группах. Существование того или иного механизма определяется, очевидно, особенностями биологии вида или группы, в первую очередь характером занимаемой среды и популяционной структуры. Контактный способ опознавания свойственен видам, популяции которых характеризуются высокой численностью особей, обеспечивающей случайную встречу супругов в период размножения. Можно полагать, что пространственная структура подобных популяций не является достаточно определенной.

Оформление четкой пространственной структуры популяции связано с появлением территориальности. Территориальность, очевидно, влечет за собой развитие агрессивности по отношению к другим особям вида. Взаимная агрессивность, определяющая взаимоотношение особей на протяжении всей их жизни, вплетается в отношения между полами. Согласно современным этологическим представлениям, сложные формы демонстративного брачного поведения представляют собой равнодействующую конфликтных стремлений к нападению (агрессивность), к бегству (страх) и к сближению (сексуальность). Эти сложные формы демонстративного поведения, возникая как следствие конфликтных процессов в центральной нервной системе, служат во многих группах животных механизмом определения половой принадлежности конспецифических особей. В период размножения самец адресует эти демонстрации каждой особи своего вида. Это поведение расценивается другими самцами как угроза, самками — как ухаживание. Подобное положение установлено для головоногих моллюсков (Jaekel, 1958), для пауков семейства *Salticidae* (Crane, 1949), многих рыб (Finbergen, 1953; Lorenz, 1957; Протасов, Дарков, Малинин, 1966), многих ящериц (Noble, Bradley, 1933; сводка у Mertens, 1946), большинства хорошо исследованных птиц и многих млекопитающих (Andrew, 1964). По словам Спайса (Spieth, 1958), такое положение имеет место у мух рода *Drosophila*. Сходную ситуацию можно ожидать у территориальных видов насекомых, каковыми являются, в частности, некоторые сверчки (Alexander, 1961). Однако насекомые в этом плане пока еще изучены недостаточно, на что указывает Карти (Carthy, 1965) в своей новейшей сводке по поведению членистоногих.

После всего сказанного неудивительно, что «брачное» поведение во многих случаях чрезвычайно трудно отделить от поведения угрожающего.

Даже у приматов эти две категории поведенческих реакций порой имеют одно и то же выражение. У павианов угрожающая поза самца идентична позе в момент спаривания (Zuckerman, 1932; Maslow, 1936, цит. по Дембовскому, 1963). У некоторых обезьян в качестве угрожающей реакции используется эрекция пениса (Ploog, Mac Lean, 1963). Демонстративное поведение, развиваясь как внутривидовой механизм, дивергирует в группе близкородственных видов и приобретает значение этологической изолирующей преграды.

ДЛИТЕЛЬНОСТЬ БРАЧНЫХ УЗ

Антагонистические тенденции, существующие между особями вне периода размножения, исключают возможность непосредственного спаривания в момент первой встречи самца и самки. Необходим более или менее длительный период после первой встречи, в течение которого снимается взаимная агрессивность и появляется возможность тесного сближения для спаривания. Взаимные поведенческие реакции самца и самки в это время носят характер цепной реакции, идущей по принципу обратной связи. У птиц, поведение которых в этом плане изучено наиболее полно, можно наметить следующие основные этапы: агрессивность самца по отношению к самке (опознавание пола) — возрастание агрессивности самки — снятие взаимной агрессивности и взаимного страха — спаривание. Иными словами, копуляция предшествует образованию пары. От момента образования пары до копуляции может пройти от нескольких дней до нескольких месяцев. У многих видов птиц образование пар происходит осенью или зимой, в то время как копуляция непосредственно предшествует откладке яиц, которая происходит весной.

Сходное поведение описано для скорпионов. Оно включает опознавание пола («поза колонной»), совместные «прогулки» самца и самки, продолжающиеся по несколько часов, занятие гнезда, где происходит спаривание (Фабр, 1911). Крэйн (Crane, 1941) указывает, что у крабов рода *Uca* спариванию предшествует длительный период ухаживания, занимающий иногда несколько дней. Более или менее длительный период отделяет момент встречи самца и самки от момента копуляции у головоногих моллюсков. Взаимоотношения «половых» особей у термитов проходит несколько стадий: опознавание пола (встретившиеся насекомые ощупывают антеннами голову партнера); совместный бег супругов, во время которого самец часами или даже сутками следует за самкой, касаясь антеннами ее брюшка; совместная постройка гнезда, «копулятория»; спаривание в копулятории, сопровождаемое специфическим поведением — насекомые вылизывают друг другу головы и отрывают членики антенн (Шовен, 1960).

Кажется очевидным, что механизм образования пар должен усиливать межвидовую изоляцию. Если допустить, что в момент встречи двух особей допущена ошибка в опознавании, она наверняка будет замечена в ходе дальнейших длительных демонстраций, и гибридная пара распадется до того, как возникнет возможность для спаривания. С этой точки зрения вполне закономерной кажется гипотеза, высказанная Э. Майром (1947) и состоящая в том, что у птиц мы можем ожидать межвидовую гибридизацию в тех группах, для которых характерен промискуитет. Эта форма взаимоотношения полов, при которой пары не образуются, а самцы и самки встречаются только для копуляции, обычно на токах. Гипотеза выглядит весьма заманчивой. К сожалению, факты, приводимые в ее пользу, немногочисленны и некритически переносятся из одной сводки в другую (Майр, 1947; Кистяковский, 1958; Sibley, 1957, 1961). В то же время мно-

гие исследователи оставляют без внимания ряд других фактов или дают им неточное истолкование.

В сущности, только два примера хорошо подкрепляют высказанную гипотезу. Гибридные особи между луговыми тетеревами *Tutrapiichus cupido* и *T. phasianellus* в штатах Онтарио и Висконсин местами составляют от 5 до 25% смешанной популяции (Maug, 1963). В Старом Свете к настоящему времени найдено более 200 межвидовых гибридов между тетеревом и глухарем. Всем этим видам свойствен промискуитет. Другие примеры, приводимые в пользу гипотезы, кажутся менее убедительными. Бэнкс и Джонсон (Banks, Johnson, 1961) проанализировали все известные случаи гибридизации между североамериканскими колибри. Авторы приходят к выводу, что гибридизация в этой группе, для которой характерен промискуитет, далеко не столько широка, как она обычно трактуется, и сравнима с гибридизацией в других группах, не обладающих промискуитетом. Пэркс (Parke, 1961) рассмотрел с этой точки зрения семейство манкинов, у которых спаривание происходит на токах. Вопреки распространенному мнению, что гибридизация в этой группе идет очень широко (Майр, 1947; Кистяковский, 1958; Sibley, 1957, 1961), Пэркс (1961) обнаружил всего только двух (!) надежных межвидовых гибридов. Для сравнения можно сказать, что только между домовым и полевым воробьями, у которых пары в норме образуются с осени, известно 17 гибридов (Gray, 1958).

К числу фактов, которые оставляются без внимания при рассмотрении гипотезы, относятся следующие. Целый ряд видов, для которых характерен промискуитет, не гибридизирует с другими видами, или по крайней мере, гибриды неизвестны (*Centrocercus urophasianus*, *Cappella media*, *Phylomachus pugnax*, *Turnix*). Североамериканские трупиалы *Cassidix mexicanus* и *C. major* не образуют пар, отношения между полами определенно носят характер промискуитета. Несмотря на то, что эти два вида часто размножаются бок о бок в смешанных колониях, гибридизация между ними практически отсутствует (Selander, Giller, 1961).

В то же время ежегодно описываются межвидовые гибриды в группах, для которых характерны настоящие пары (*Dendrocopus*, *Spizella*, *Calcarius*). Из 59 случайных симпатрических гибридов из Северной Америки, рассмотренных Кокрумом (Cockrum, 1952), большинство относится к утиным (Anatidae). Только между 32 видами рода *Anas* (настоящие утки) известно 34 гибридных комбинации (Johnsgard, 1960a). Кистяковский (1958), некритически, воспринявший гипотезу Майра, пытается объяснить это явление, совершенно неосновательно приписывая уткам промискуитет. Между тем четко показано, по крайней мере для некоторых видов уток, что у них существуют длительные пары, формирующиеся еще на зимовках (Lack, 1940; Höhn, 1947; Leopold, 1951).

Создается впечатление, что мы пока еще не располагаем достаточным количеством фактов, подтверждающих высказанную гипотезу. Имеющийся в нашем распоряжении материал порой рискованно сравнивать, поскольку его объем неравноценен для разных групп (тетеревиные и утки — промысловые виды, райские птицы и колибри привлекают особое внимание коллекционеров),

Пожалуй, можно было бы сказать, что межвидовая гибридизация более широко распространена в группах, у которых оплодотворение происходит при встрече половых продуктов во внешней среде. Гибридизация обычна у рыб в семействах Salmonidae, Coregonidae, Cyprinidae, Ameiuridae, Percidae, Esocidae, Goodeidae, Poeciliidae, Centrarchidae, Atherinidae (Hubbs, 1955). Вообще же говоря, пока трудно показать преимущество того или иного способа взаимоотношения полов или опознавания для

устранения гибридизации. У инфузорий, механизм опознавания видовой принадлежности которых, казалось бы, должен быть весьма примитивным, только недавно описан первый случай межвидовой конъюгации между *Euplotes minuta* и *E. vanuus* (Nobili, 1964).

Очевидно, опознавание посредством восприятия видоспецифичных химических стимулов является весьма четким механизмом изоляции. Опознавание за счет контактной хеморецепции надежно предотвращает межвидовую гибридизацию между коловоротками *Brachyonus angularis* и *B. calyciflorus* (Gilbert, 1963). Неясно, чем вызваны различия в степени межвидовой гибридизации в разных родах бесхвостых амфибий. Хотя механизмы опознавания в этой группе весьма единообразны, тем не менее гибридизация обычна в роде *Bufo* и редка в роде *Rana* (Maup, 1963). Очень может быть, что это кажущееся различие, вызванное неполнотой и неравноценностью сравниваемого материала. Если учесть, какое колоссальное значение в эволюции имеет предотвращение межвидовой гибридизации, напрашивается вывод, что в каждой группе должны независимо выработаться достаточно эффективные механизмы изоляции. Эти механизмы должны удерживать гибридизацию примерно на одном уровне в группах с различными формами взаимоотношения полов в период размножения.

ОТНОСИТЕЛЬНАЯ РОЛЬ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ ОПознавательных ПРИЗНАКОВ В СИСТЕМЕ ЭТОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗОЛЯЦИИ

Каждый случай межвидовой гибридизации дает интересный материал для анализа той роли, какую в системе этологической изоляции играют те или иные видовые опознавательные признаки. Прежде всего следует поставить вопрос: что мы должны считать видовыми опознавательными признаками? Каждая пара близких видов различается по очень многим признакам внешнего строения, поведения, во многих группах — и по голосовым реакциям. Все ли эти различия или только некоторые из них играют роль при опознавании? При решении этого вопроса трудно избежать антропоморфического подхода, когда наибольший вес придается тем признакам, которые в первую очередь бросаются в глаза исследователю. С этой точки зрения наиболее ценными для решения вопроса представляются последние работы в этом направлении, сделанные с применением объективных экспериментальных методов (Stein, 1956, 1958; Marler, 1960; Selander, Giller, 1961; Lanyon, 1963; Gill, Lanyon, 1964, и др.). Некоторые из этих исследований, как, впрочем, и непосредственные наблюдения в поле, показывают, что животные нередко игнорируют при опознавании такие признаки, которые резко отличают один вид от другого, т. е., на наш взгляд, допускают «грубые ошибки». На это указывает и Симмонс (Simmons, 1951). С этой точки зрения лишь с большим сомнением можно считать «видовыми опознавательными признаками» небольшие различия в величине клюва или в его окраске у близких видов птиц, как это делают Лэк (1947) и Рипли (Ripley, 1949). Мало вероятно, чтобы признаки подобного рода использовались при опознавании.

Другой чрезвычайно важный вопрос заключается в том, правомерна ли попытка выяснить относительную роль тех или иных признаков, отрывая их от всех остальных. В этой связи напомним опыты Тинбергена и др. (Tinbergen и др., 1942) с различными моделями, которые автор демонстрировал перед самцом бабочки *Eunetis semele* для того, чтобы вызвать у него полет в сторону имитируемой «самки». В первый момент положительную реакцию (полет) вызывают очень грубые модели, имеющие самое

отдаленное сходство с бабочкой. Важно лишь, чтобы они приблизительно соответствовали размеру насекомого, были темными и находились в движении. Однако светлая приманка, которой придано нужное движение, оказывается более действенной, нежели темная и неподвижная. Автор приходит к выводу о замещаемости раздражителей. «Реакция рождается как неразрывное целое, — пишет Шовен (1960, стр. 77), — она совершается или не совершается, но в ней нельзя выделить часть, которая приходилась бы на долю каждого раздражителя. Реакцию рождает воздействие в целом, причем недостаточность одной из его сторон может быть возмещена, и даже с избытком, усилением какой-либо другой части». Это высказывание, несомненно, верно в своей основе и подтверждается при экспериментах на других видах животных, в частности на птицах (Lanyon, 1963). Его не следует упускать из виду при попытке оценить относительную ценность различных опознавательных признаков у того или иного вида. Однако, как полагает Лоренц (Lorenz, 1935), у птиц узнавание особей своего вида в разные моменты зависит от различных внешних сигналов (releasers). Исследуя роль звуковых и зрительных сигналов во взаимной стимуляции размножения у волнистых попугайчиков (*Melopsittacus undulotus*), Броквэй (Brockway, 1964) показала существование определенных различий в тех опытах, где соседние пары могли только видеть друг друга или только слышать. В первом случае заметно выше была восприимчивость самок к ухаживаниям самцов и частота копуляций, во втором — чаще наблюдается демонстративное поведение у самцов и вес их семенников был выше.

Вопрос о роли тех или иных признаков в опознавании мы попытаемся обсудить в основном на орнитологическом материале, который ближе нам и кажется наиболее полным. В этологической изоляции у птиц, а priori, могут играть важную роль различия между близкими видами в окраске, в голосовых реакциях и в демонстративном поведении.

Окраска и ее роль в опознавании

Окраска относится к числу тех признаков, которые в первую очередь обращают на себя внимание исследователя, поэтому имеется опасность переоценить ее роль в опознавании особей своего вида. А. Б. Кистяковский (1958) посвящает главу своей книги сравнению окраски у близких видов. Разобрав различия в окраске, автор приходит к выводу, что они должны нести изолирующую функцию. Нам кажется, что различия в окраске между близкими симпатрическими видами можно было бы с полным правом трактовать как изолирующий механизм, если бы удалось показать, что несходство возникло непосредственно для устранения гибридизации, а не как побочный результат дивергенции.

Разберем только один пример. В некоторых районах Юго-Восточной Азии (Сикким, Ассам, Юннань, Северо-Восточная Бирма) обитает до 10 видов синих мухоловок из рода *Niltava*. Эти виды можно разбить на несколько групп, объединив в каждую виды со сходным типом окраски оперения самцов. Рассмотрим две такие группы: одна включает два вида (*Niltava grandis* и *N. macgrigoria*), другая — семь (*N. vivida*, *N. sundara*, *N. banyimas*, *N. ticcella*, *N. rubesuloides*, *N. (Ficedula) sapphira* и *N. hodgsoni*). Ареалы этих мухоловок перекрываются на значительной территории, в частности, в Ассаме. Два вида первой группы резко отличаются по общей величине — *N. macgrigoria* вдвое мельче *N. grandis*. Не возникает сомнений в том, что различия в величине у этих видов развились не как видовой опознавательный признак, а как результат экологической специализации. Несомненно, что, однажды возникнув, это различие само по себе будет надежно устранять ошибки в опознавании. Однако, как видно

из рис. 1, самцы этих видов имеют небольшие различия в окраске головы и задней части брюшка, которые, очевидно, возникли как побочный результат дивергенции.

Приведенный рисунок позволяет сравнить размеры и окраску самцов у шести видов второй группы с несколько иным типом окраски. Если отбросить временно промежуточные по величине формы и сравнивать между собой самый крупный вид *N. vivida*, самый мелкий *N. hodgsoni* и средний *N. rubeculoides*, можно видеть ту же самую картину. При явных различиях в величине самцы этих видов отличаются друг от друга также деталями окраски головы, спины и брюшка. Различия в окраске между видами примерно равной величины вполне сравнимы с различиями между видами разной величины (сравни *N. vivida* и *N. sundara*). Можно полагать, что и здесь особенности окраски возникли как случайный побочный результат дивергенции. Они могут казаться значительными систематическими, но быть безразличными для самих птиц и не играть существенной роли в опознавании. Кстати, при полевых наблюдениях многие из перечисленных видов различаются с трудом (Smythies, 1953).

Можно было бы привести много примеров, когда близкие симпатрические виды настолько сходны по окраске, что их с полным основанием можно поместить в категорию видов двойников. Эти пары видов практически не гибридизируют. Упомянем только два случая. Болотная гаичка (*Parus palustris*) и пухляк (*P. montanus*) симпатричны на многих территориях Евразии. Восточный и западный луговые жаворонки (*Sturnella magna* и *S. neglecta*) из семейства американских иволг (Icteridae) интересны тем, что симпатрия между ними в центральных районах Соединенных Штатов установилась сравнительно недавно (Lanyon, 1956, 1957). Эти два вида в период плейстоценовой изоляции не приобрели сколько-нибудь существенных различий в окраске. Иное положение наблюдается у других пар близких видов, которые были изолированы в плейстоцене, а впоследствии, расширив свои ареалы, вошли в соприкосновение друг с другом. Приобретая в период изоляции заметные различия в окраске, эти формы тем не менее гибридизируют в зоне вторичной симпатрии, иногда весьма широко. Самцы североамериканских овсянок *Passerina cyanea* и *P. amoena* резко различаются по окраске (самки сходны). Несмотря на это, из 95 самцов, добытых в широкой зоне симпатрии этих форм, 66 экз. оказались гибридными (Sibley и Short, 1959b). Среди пар видов, более или менее широко гибридизирующих в зоне вторичного контакта, несмотря на заметные различия в окраске, назовем черную и серую ворон (*Corvus cornix* и *C. corone*), обыкновенную и белощаночную овсянок (*Emberiza citrinella* и *E. leucosephalos*), желчную и черноголовую овсянок (*E. bruniceps* и *E. melanocephala*), сорокопутов (*Lanius collurio* и *L. cristatus phoenicuroides*), зеленую и белую лазоревок (*Parus coeruleus* и *P. cyaneus*), краснозобого и чернозобого дроздов (*Turdus ruficollis* и *T. atrogularis*); среди североамериканских видов — дубоносов *Pheucticus ludovicianus* и *Ph. melanocephalus*, хохлатых синиц *Parus bicolor* и *P. atricristatus*, американских славков *Vermivora pinus* и *V. chrysophris*, дятлов *Colaptes cafer* и *C. auratus* (Meise, 1928a; Зарудный, 1913; Paludan, 1940; Дементьев, 1940; West, 1962; Dixon, 1955; Parkes, 1951; Pough, 1949). Различия в окраске у некоторых из этих видов касаются только самцов, у других — самцов и самок. Та же картина наблюдается у дневных бабочек *Colias philodice* и *C. eurytheme* (Remington, 1954). Опыты с перекрашиванием животных подтверждают мысль, что окраска не всегда влияет на выбор брачного партнера (Mayer, Soule, 1906, цит. по Давиташвили, 1961; собственные опыты). Чрезвычайно интересную картину обнаружили Банкс и Джонсон (Banks, Johnson, 1961) при анализе межвидовой гибридиза-

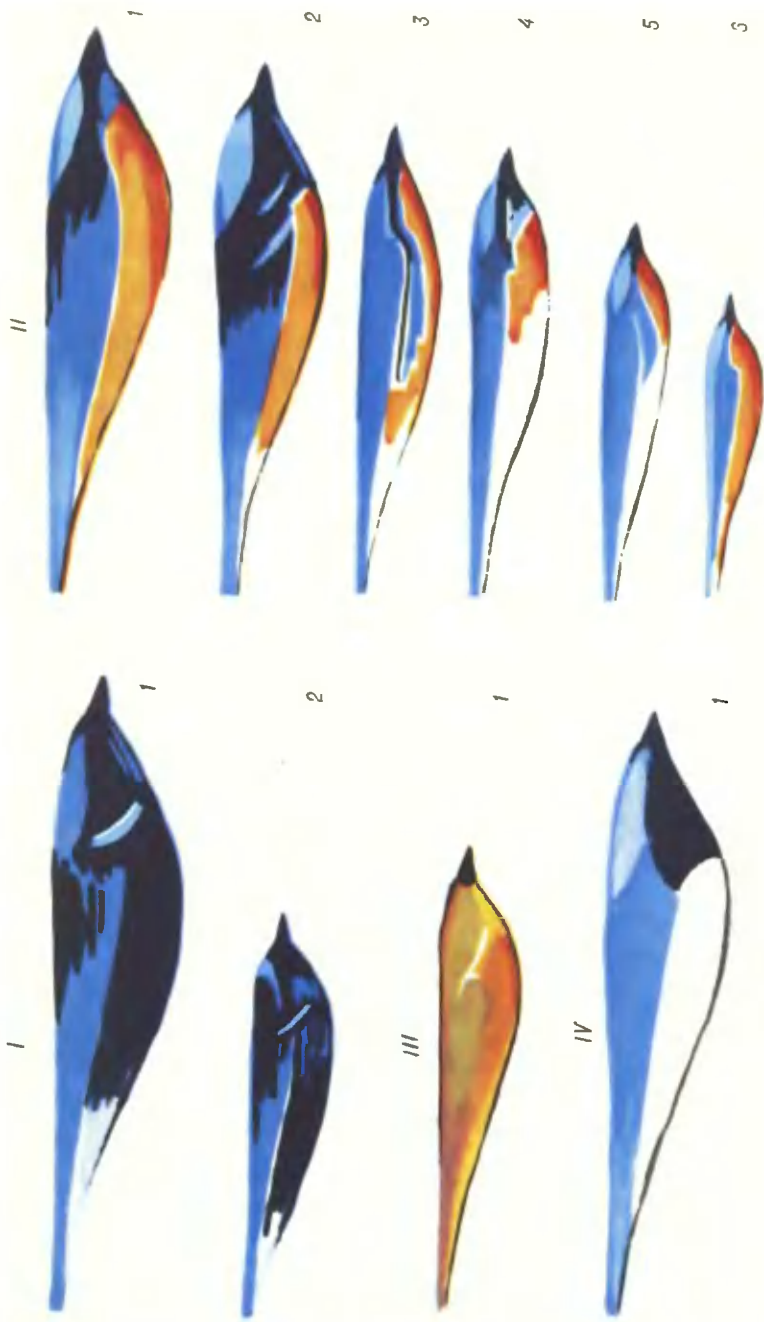


Рис. 1. Окраска самцов некоторых видов мухоловков рода *Niltava*

I: 1 — *N. macrigrora*, 2 — *N. grandis*, 3 — *N. tiva*, 4 — *N. sundara*, 5 — *N. ruscoides*, 6 — *N. hodsoni*. II: 1 — *N. hodsoni*, 2 — *N. sundara*, 3 — *N. banyimas*, 4 — *N. ruscoides*, 5 — *N. (Ficedula) Sapriha*, 6 — *N. hodsoni*. III: 1 — *N. poigenys*, IV: 1 — *N. (Suaoria) suamela*.

Все эти виды, за исключением IV, 1, симпатричны в некоторых районах Юго-Восточной Азии (Ассам и часть Вьетнама). *N. poigenys* и *N. ruscoides* наиболее сходны морфологически, первый из этих видов характеризуется отсутствием полового диморфизма (III, 1). Ареал *N. (Suaoria) suamela* изолирован от ареалов всех остальных видов группы. Исчезновение рыжей окраски брюшка именно у этого вида с этой точки зрения мало понятно.

дии у североамериканских колибри. Грубо оценивая окраску грудного «ожерелья» у самцов разных видов как «красную» или «голубую», они получили следующее соотношение гибридных комбинаций: «голубое» × «голубое» — ни одной; «красное» × «красное» — 3; «красное» × «голубое» — 4.

О важности окраски при выборе брачного партнера можно судить также на основе изучения избирательности спариваний в полиморфных популяциях. Вопреки ожидаемому, мы в этих случаях не всегда сталкиваемся с гомогамией. У беловенечной славки (*Zonotrichia albicollis*) некоторое предпочтение отдается непохожим партнерам (Lowther, 1961). То же явление Шелпарт (Sheppard, 1952) обнаружил у моли *Panaxia-dominula*.

В смешанной колонии белых и голубых гусей (*Chen hyperboreus* и *Ch. caerulescens*) процент чистых пар выше, чем можно было бы ожидать при случайных спариваниях (Coosch и Beardmore, 1959), т. е. предпочтение, очевидно, отдается похожим партнерам. Однако процент смешанных пар весьма высок (373 чистых белых, 64 чистых голубых, 83 смешанных) (Maug, 1963). Корреляция в окраске между копулирующими самцами и самками у *Coriza distincta* достигает величины +53 (Popham, 1947). Как сообщает Овен (Owen, 1964), гомогамия якобы наблюдается у короткохвостого поморника (*Stercorarius parasiticus*).

Утрата самцами вторично-половых признаков. Если принять точку зрения, что различия в окраске между близкими видами развиваются в эволюции как средство устранения гибридизации, то вполне достаточно, чтобы у пары близких форм хорошо различались между собой особи только одного пола. Как принято полагать, отбор сохраняет у самок близких видов адаптивную покровительственную окраску (за исключением тех случаев, когда птицы гнездятся в укрытиях и самки не нуждаются в криптической окраске), тогда как внешние признаки самцов дивергируют и различия в них усиливаются за счет развития ярких пятен и украшений.

Предполагается, что яркая окраска самцов инадаптивна для особи и что отбор всякий раз будет действовать в направлении утраты яркого оперения, когда последнее перестает быть необходимым. Такая ситуация может возникнуть на островах, где видовое разнообразие невелико. Грант (Grant, 1965) показал, что из 19 видов воробьиных, обитающих на о-вах Лас-Трес-Марьяс у западного побережья Мексики, 13 являются эндемичными подвидами материковых видов и у 10 из них оперение самцов более тусклое, нежели у материковых форм. Примеры такого рода приводятся в ряде других работ (Perkin, 1903; Lowe, 1923; Beebe, 1924; Murphy, Chapin, 1929; Maug, 1931, 1934 и др.; Sibley, 1957, 1961). Очевидно, потускнение самцового наряда и полная или частичная утрата полового диморфизма у островных форм — явление достаточно распространенное, хотя и не обязательное. Популяции одного и того же вида на некоторых островах утрачивают половой диморфизм, на других нет (Maug, 1934 и др.). Вопрос заключается в том, действительно ли утеря яркой окраски в этих случаях связана с уменьшением видового разнообразия или же с иными причинами. Ответ на этот вопрос кажется не вполне очевидным.

Д. Лэк (1947) детально исследовал с этой точки зрения окраску галапагосских вьюрков. На некоторых островах Галапагосского архипелага обитают до пяти близких видов вьюрков рода *Geospiza* и до трех видов сравнительно близкого рода *Camarhynchus*. Подобное видовое разнообразие (а видовое разнообразие следует оценивать именно с точки зрения количества совместно обитающих близких видов) на весьма ограниченной площади — явление замечательное. Некоторые виды в этих группах по-настоящему весьма близки. Обнаружено несколько промежуточных

экземпляров, которые автор не называет прямо гибридами лишь потому, что размах индивидуальной изменчивости в пределах каждого вида весьма велик и крайние характеристики отдельных видов могут перекрываться.

Таблица 1

Процент самцов в окончательном брачном наряде у земляных вьюрков рода *Geospiza*. Общее количество экземпляров, просмотренных из каждой популяции, не менее 30, в скобках — случаи, когда количество просмотренных экземпляров 26—29 (из Лэка, 1947, с сокращениями)

Остров	Вид				
	<i>G. magnirostris</i>	<i>G. fortis</i>	<i>G. fuliginosa</i>	<i>G. difficilis</i>	<i>G. scandens</i>
Абингтон . . .	35	25	27	(58)	Нет данных
Биндлоу . . .	34	39	(46)	*	—
Джемс	35	56	(83)	75	(64)
Индефатигебль	Нет данных	29	41	70	49

* Прочерк указывает, что на данном острове вид отсутствует.

сызна, так как для этого потребовалось бы только, чтобы процесс утраты самцового оперения у каждого вида стабилизировался на различных уровнях». Автор приходит к выводу, что самцовое оперение у галапагосских вьюрков — бесполезный признак, находящийся в процессе исчезновения. Очевидно, этот случай не укладывается в гипотезу.

Можно привести еще один пример, позволяющий усомниться в том, что потеря яркой окраски у островных популяций связана с уменьшением видового разнообразия. Самцы подвида обыкновенного снегиря с Азорских о-вов (*Pyrrhula pyrrhula murina*) имеют не красную, а буровато-серую окраску брюшка (Murphy и Chapin, 1929), и это связывается с отсутствием здесь других близких видов. В Южном Сихотэ-Алине А. А. Назаренко (личное сообщение) обнаружил перекрывание ареалов и частично местообитаний у двух форм снегирей — уссурийского *P. p. griseiventris* и серого *P. cineraceus*. Согласно существующим представлениям серая окраска у последней формы может рассматриваться как приспособление, приобретенное в результате совместного обитания с близкой формой. Получается, что один и тот же признак развивается как приспособление к прямо противоположным ситуациям.

В отношении некоторых популяций предполагалось гибридное их происхождение. После всего сказанного кажется совершенно непонятным идущий на этих островах процесс утраты самцами вторично-половых признаков, если подходить к этому случаю с точки зрения высказанной гипотезы. В табл. 1 и 2 приводятся данные о количестве самцов в окончательном брачном наряде в популяциях отдельных видов на некоторых островах.

Как видно из табл. 1 и 2, приведенные цифры не дают какой-либо определенной закономерности. По этому поводу Д. Лэк пишет: «Трудно объяснить, почему в данном случае видовые опознавательные признаки не развились

Таблица 2

Процент самцов в неполном брачном наряде у некоторых видов вьюрков рода *Camarhynchus*. Общее количество экземпляров, просмотренных из каждой популяции, не менее 24, в скобках — случаи, когда количество просмотренных экземпляров 16—19 (из Лэка, 1947, с сокращениями)

Остров	Вид		
	<i>C. crassirostris</i>	<i>C. psittacula</i>	<i>C. parvulus</i>
Абингтон . . .	(50)	(50)	—
Джемс	(77)	(82)	64
Индефатигебль	57	—	(26)

Примечание. Приблизительные данные по относительной численности видов на о. Индефатигебль в том порядке, в котором они приводятся в табл. 1 и 2: 2, 10, 16, 1, 12, 3, 1, 5.

Следует напомнить, что точно такой же процесс постепенной утраты самцами некоторых видов вторично-половых признаков может идти и на материке. В качестве примеров А. Б. Кистяковский (1958) приводит клестов, чечевиц, мухоловок — малую и пеструшку, иволгу. Эти случаи трудно связать с особенностями межвидовых отношений этих видов с другими, обитающими на тех же территориях. Аргументация автора выглядит весьма неубедительной. Важно заметить, что это явление свойственно не отдельным видам, а определенным группам родственных видов (три вида клестов и щур, чечевицы — обыкновенная и сибирская, мухоловки — малая и таежная). Здесь нельзя не вспомнить, что эволюция окраски в группе филогенетически родственных форм не без основания трактуется рядом авторов как процесс в значительной степени ортогенетический (Волчанецкий, 1948; Harrison, 1963). Вспомним, что у палеарктических рапш (сизоворонка, обыкновенный зимородок, восточный широкорот) яркая, тропическая, окраска не исчезает, несмотря на то, что в биоценозах, с которыми они связаны, отсутствуют сколько-нибудь близкие виды. Если вернуться к ранее рассмотренному роду *Niltava*, то можно заметить, что один и тот же тип окраски свойствен нескольким видам, обитающим совместно в Юго-Восточной Азии, и синей мухоловке [*Cyanoptila (Niltava* *) *cyanomelana*], ареал которой изолирован от ареала всех родственных ей форм. Заметим кстати, что среди *Niltava* Юго-Восточной Азии самцы одного вида (*N. polyogenis*) полностью лишены ярко-синего наряда и абсолютно сходны с самками. У *Ficedula (Niltava) sapphira* некоторые самцы гнездятся в неполном наряде.

Усиление различий в окраске в районах перекрываний ареалов. Во всех сводках, где затрагивается вопрос об этологической изоляции, приводится мнение, что различия в окраске между близкими видами в зоне их контакта больше, нежели между аллопатрическими популяциями тех же видов. В качестве подтверждения этого тезиса приводится постоянно один и тот же случай, разобранный Вори (Vaurie, 1951). Различия в окраске между симпатрическими популяциями двух видов поползней — *Sitta tephronota* и *S. neumayer* — затрагивают частные детали оперения головы. У одного вида черная полоса, проходящая через глаз, удлиняется в зоне контакта, у другого — укорачивается. Эти детали окраски, на наш взгляд, не обязательно связаны с опознаванием, скорее они являются побочным результатом экологической дивергенции, находящей определенное выражение в увеличении различий в длине и форме клюва. Работа Рипли (Ripley, 1959), попытавшегося проследить сопряженное изменение окраски у некоторых видов поползней в Гималаях, при внимательном разборе кажется мало убедительной. Более убедительный пример приводится Штресеманом (Stresemann, 1940). На Филиппинах обитают две формы осоедов — *Pernis celebensis steerei* и *Pernis ptilorhynchus philippinensis*. Для первой формы характерен длинный черный хохол, в то время как другой подвид этого вида — *P. c. celebensis* — не имеет хохла. Вторая филиппинская форма не имеет хохла, тогда как у других подвидов этого вида есть хохол или слегка удлиненные перья на голове. Два примера, приведенных А. Кэйном (1958, стр. 197—198), кажутся в значительной степени умозрительными. Функциональное значение подобного «смещения признаков» (character displacement) в районах перекрывания ареалов обсуждается в сводке Норреванга (Norrevang, 1959).

* Отнесение синей мухоловки к роду *Niltava* будет обосновано А. А. Назаренко в другой работе.

Преувеличенное развитие самцовых признаков в группах с промискуитетом. Другое распространенное мнение, кочующее из одной сводки в другую, заключается в том, что в группах, в которых отношения между полами носят характер промискуитета, самцы обладают наиболее яркими вторично-половыми признаками. Это якобы компенсирует трудности опознавания при кратковременной встрече самца и самки в момент спаривания. В качестве примеров обычно приводятся райские птицы и колибри, самцы которых имеют весьма яркую окраску и экстравагантные украшения из удлиненных перьев различной формы. Это положение едва ли имеет смысл обсуждать, ибо вопрос о том, у каких видов оперение ярче, решается абсолютно произвольно и субъективно. А. Б. Кистяковский (1958), например, считает, что у уток вторично-половые признаки самцов развиты очень ярко. В этом отношении с ним можно соглашаться или не соглашаться. Однако, пытаясь доказать связь яркого полового диморфизма у уток с характером взаимоотношения полов в этой группе, автор совершенно голословно приписывает уткам промискуитет, в то время как они являются типичными моногамами. Добавим к этому, что образование пар у уток происходит осенью или зимой, когда самцы находятся в неярком зимнем наряде (Sibley, 1957), и что многие виды в этой группе, особенно в тропиках, лишены заметного полового диморфизма.

Среди тропических моногамных групп можно найти бесчисленное количество таких, в которых развиты весьма яркие окраски и украшения из перьев.

Роль звуковой сигнализации в опознавании

Видоспецифичная звуковая сигнализация, очевидно, играет ведущую роль при опознавании в некоторых отрядах насекомых (Homoptera, Orthoptera). Близкие виды Diptera издают звуки разной высоты, вибрируя крыльями в определенном ритме (роды *Drosophila*, *Glossina* и др.), однако в этом случае «вибрация» является одним из компонентов сложного демонстративного поведения, которого мы коснемся ниже. Изоляция у близких видов бесхвостых амфибий поддерживается в основном за счет различия в брачных криках. Обзор работ, посвященных этому вопросу, приведен в последней сводке Майра (Maug, 1963). Звуковая сигнализация у рыб начала широко исследоваться лишь недавно, поэтому трудно пока оценить ее роль в качестве изолирующего механизма в этой группе.

Материал относительно роли звуковой сигнализации у птиц, имеющийся в нашем распоряжении, пока представляется в значительной степени спорным (Marler, 1960). При обсуждении роли песни птиц как изолирующего фактора обычно упускают из виду целый ряд важных обстоятельств. Прежде всего, нет полной аналогии между звуковой сигнализацией у насекомых и бесхвостых амфибий, с одной стороны, и птиц — с другой. Она различна в этих группах и по функции, и по внешнему выражению. У прямокрылых и цикад самка движется к поющему самцу, их встреча непосредственно приводит к спариванию. У бесхвостых амфибий дистантная звуковая сигнализация способствует концентрации самцов и самок в местах размножения, после чего в дело вступают другие способы опознавания, кажущиеся менее специфичными. У птиц видовая песня также способствует первой встрече самца и самки, после чего начинают действовать другие, высокоспецифичные способы опознавания, именно демонстративное поведение, четко фиксированное наследственно и чрезвычайно единообразное в пределах вида. Эти демонстрации сопровождаются высокоспецифичными звуками, иными, нежели песня. При анализе звуковой сигнализации у близких видов

птиц часто сравниваются только песни, а другие звуки оставляются без внимания.

Звуковая сигнализация у «поющих» насекомых и бесхвостых амфибий довольно единообразна. Вид располагает немногими звуковыми сигналами, которые мало варьируют в пределах популяции. Что же касается птиц, то для ряда хорошо исследованных видов показано большое разнообразие звуков, произносимых в разных ситуациях. Селэндер и Джиллер (Selander, Giller, 1961) пишут, что у исследованных ими трюниалов звуковой репертуар практически неограничен. Если даже оставить в стороне звуки, сопровождающие демонстрации (по всей видимости, важные для опознавания), и сосредоточить внимание на песне, то и она варьирует чрезвычайно широко в пределах вида. Помимо широкой географической изменчивости, часто имеются заметные различия в песне между соседними микропопуляциями и у разных особей одной популяции. Кроме того, каждая особь может иметь несколько напевов. Сравнение спектрографических записей песен 70 особей мексиканского юнко (*Inco phaeonotus*) показало, что каждая птица имеет собственный напев. Та же картина у бурого тауи (*Pipilo fuscus*) (Marler, 1960). Некоторые особи певчего воробья (*Melospiza melodia*) имеют от 6 до 24 напевов (Nice, 1943). Из 24 песен, произнесенных каролинским крапивником (*Thryothorus ludovicianus*) за короткое время, 22 представляли собой различные варианты (Воггор, 1956).

Несомненно, что при всех отклонениях и вариациях сохраняется общий тип, единый характер видовой песни. Возможно, большую роль играет не звуковой рисунок, а спектр частот. Если допустить, что самки каждого вида узнают не частный раздражитель, а реагируют на широкий диапазон «похожих» раздражителей, то при отсутствии близкого вида со сходной песней не должно возникать трудностей в опознавании концептуально партнера.

¹
Песни близких видов в зоне их контакта. Можно полагать, что для усиления их стабилизирующей роли песни должна происходить ее стабилизация у каждого вида в зоне контакта с близким видом. Это наблюдается не всегда. Чрезвычайно сходные внешне и контактирующие в период размножения западный и восточный луговые жаворонки (*Sturnella neglecta*, *St. magna*) имеют сходный тип песни. У первого вида насчитывается до девяти напевов, у второго — еще больше (Lanyon, 1957). По данным Д. Лэка (1947), песни многих видов галапагосских вьюрков часто невозможно различить даже тренированному уху, к тому же песня широко варьирует в пределах каждого вида. В зоне контакта двух чрезвычайно сходных по окраске североамериканских синиц (*Parus carolinensis* и *P. atricapillus*) до 40—50% птиц имеют песни промежуточного характера (Brewer, 1963). Если гибридизация и бывает в этих случаях, то как единичное явление.

Другие случаи показывают, что заметные, хотя и небольшие, различия в песнях близких видов в районе контакта могут не препятствовать гибридизации. Песни американских слявок *Vermivora pinus* и *V. chrysophris* и хохлатых синиц *Parus bicolor* и *P. atricristatus* различимы на слух, однако эти пары видов широко гибридизируют (Pough, 1949; Dixon, 1955). Как замечает В. Д. Ильичев (1965), различия в восприятии могут быть более важными для опознавания, нежели кажущиеся различия в самих звуках. Поэтому для сравнения песен близких видов необходимы более объективные методы, чем простые наблюдения в поле. Песни видов-двойников обыкновенной и короткопалой пищух (*Certhia familiaris* и *C. brachydactyla*) сходны, по мнению Герхарда (Gerchard, 1962), однако опыты

этого автора с применением магнитофона показали, что особи каждого вида легко дифференцируют свою видовую песню от песни близкого вида. Объективный материал дает сравнение спектрограмм песен близких видов (Stein, 1956, 1958; Lanyon, 1961; Selander, Giller, 1961, и др.).

Изменение песни при отсутствии близких видов. Тайсхерст (Ticehurst, 1938) обратил внимание на то, что пиренейский подвид пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita iberica*) имеет песню, сходную с песней веснички (*Ph. trochilus*), которая здесь отсутствует. Песня сибирской теньковки (*Ph. c. tristis*) также отлична от песни номинального подвида, но ее трудно сравнить и с песней веснички. Марлер (Marler, 1960), изучавший песни островных форм на основании анализа многочисленных спектрограмм, пришел к выводу, что на Канарских о-вах местная теньковка имеет весьма изменчивую песню. Лишь некоторые варианты сходны с песней веснички. По данным того же автора, дестабилизация песни характерна и для канарской лазоревки (некоторые варианты напоминают песню москочки, которая здесь отсутствует). У *Fringilla teydea*, обитающего на Канарских о-вах, песня, напротив, сильно упрощена по сравнению с песней родственного ему яблика *Fr. coelebs*. У *Fr. teydea* она весьма сходна с той чисто наследственной основой британских ябликов, которая развивается у особой, выращенных в изоляции и не имеющих возможности усложнить ее за счет обучения. Таким образом, у *Fr. teydea* изменение песни идет в совершенно ином направлении, чем у островных популяций теньковки и лазоревки. Надо заметить, что на Канарских о-вах обитает и подвид яблика *Fr. c. tintillon*. Интересно, что песни этой формы и *Fr. teydea* сходны.

Как указывает Марлер, фактического материала пока недостаточно, чтобы связывать географическую изменчивость песен с присутствием или отсутствием близких форм.

Связь характера песен симпатрических видов с характером их окраски. Можно полагать, что большое сходство во внешнем облике у близких симпатрических видов компенсируется четкими различиями в голосовых реакциях. Виды-двойники, четко различающиеся по голосу, найдены в некоторых родах насекомых и бесхвостых амфибий (Maug, 1963). Штейн (Stein, 1958) считает, что у птиц с покровительственной окраской и (или) без полового диморфизма звуковая сигнализация должна играть основную роль в опознавании. Этот автор, работавший с применением звукозаписывающих приборов и демонстрировавший записи в поле, считает, что изоляция между двумя симпатрическими и чрезвычайно близкими морфологически «популяциями» тираннов *Empidonax traillii* поддерживается за счет небольших различий в песнях. У одной формы она двусложная (тип «фитц-бив»), у другой — трехсложная («фии-бии-о»). Автор считает возможным придать этим формам ранг подвидов или даже видов. В последнем случае их можно будет рассматривать как типичный пример видов-двойников. Они вошли в контакт недавно, около 15—20 лет назад, и сейчас гнездятся фактически в одних и тех же местообитаниях. Надо заметить, что различия в сроках начала брачного цикла составляют у этих форм 1,5—2 недели. Отсюда изолирующая роль песни может оказаться преувеличенной.

Дилгер (Dilger, 1956) и Штейн (Stein, 1956) показали четкие различия в песнях четырех симпатрических североамериканских дроздов рода *Catharus*. Дилгер на основе экспериментов приходит к заключению, что именно различие в песнях является основным фактором изоляции между этими весьма сходными по окраске видами. Автор обнаружил и некоторые различия в демонстративном поведении, однако не придает им большого значения.

Экспериментальное изучение роли видовой песни в опознавании. В эксперименте было показано для некоторых видов насекомых и бесхвостых амфибий, что самка движется к поющему самцу (Alexander, 1961; Blair, 1958; Littlejohn, Michaud, 1959, и др.). При изучении поведения птиц, связанного с опознаванием брачного партнера, приходится руководствоваться косвенными данными, которые также можно получить в эксперименте. На гнездовом участке пары устанавливают замаскированный магнитофон и рядом с ним чучело птицы того же или другого вида. Опыт может иметь следующие варианты: 1) демонстрируется чучело того же вида, что и собственник гнездовой территории, и одновременно проигрывается песня другого вида; 2) проигрывается песня того же вида с демонстрацией чучела другого вида. Опыты показывают, что в подобной ситуации реакция самца — собственника территории — определяется в первую очередь характером проигрываемой песни. Песня своего вида вызывает у самца агрессивную реакцию и нападение на чучело, даже если оно принадлежит птице другого вида с совершенно иным обликом (Lanyon, 1963). Мы снова сталкиваемся с этологическим принципом замещаемости раздражителей.

При всей ценности подобного рода экспериментов, они, на наш взгляд, не доказывают полностью исключительной роли песни в изоляции близких видов. Наши наблюдения и данные других авторов (например, Simmons, 1951, 1953) показывают, что агрессивные реакции самца на его гнездовой территории по отношению к залетающим сюда птицам разных видов сравнительно мало специфичны. Кратковременность этих демонстраций при низком пороге реагирования часто бывает источником самых грубых ошибок в опознавании. Опознавание при образовании пар у птиц гораздо сложнее и специфичнее хотя бы в силу большой продолжительности этого процесса.

Различия в звуках как побочный результат дивергенции. Литтлджон (Littlejohn, 1964) показал, что тасманийская популяция лягушки *Crinia signifera*, морфологически не отличающаяся от австралийской формы, за 9—12 тысяч лет изоляции приобрела существенные отличия в брачном крике. Согласно исследованиям Селендера и Джиллера (Selander, Giller, 1961), важную роль в изоляции двух видов тропических лягушек играют различия в песнях этих видов. Последние вошли в контакт недавно, лишь в конце прошлого века. Несомненно, что различия в голосовых реакциях были приобретены еще в период изоляции. Эти различия затрагивают не только характер песни, но и другие многочисленные звуки, многие из которых, например тревожный крик, очевидно, не имеют касательства к межвидовым отношениям. Интересно следующее различие — у *Cassidix mexicanus* поют только самцы, у *C. major* могут петь и самки. Сходная картина наблюдается и в других случаях.

Гаартманн и Лёрл (Haartmann, Löhrl, 1950) сравнили песни и другие звуковые реакции двух видов мухоловок — пеструшки (*Muscicapa hypoleuca*) и белшейки (*M. albicollis*). Помимо песен, различными оказались тревожные крики и еще три типа позывок, составляющие особенность одного или другого вида. Остальные десять типов звуков у этих видов очень сходны или идентичны. У симпатрических дроздов рода *Catharus*, у пухляка и болотной гайчки и у других пар близких симпатрических видов отличаются не только песни, но и звуки, используемые лишь при внутривидовых отношениях. При обсуждении вопроса о дивергенции песен как изолирующего механизма последнее обстоятельство обычно упускается из виду.

Чтобы показать с полной определенностью, что дивергенция сигналов межвидового значения опережает расхождение иных звуковых реакций

у близких симпатрических видов, необходимы специальные работы. Они должны быть основаны на сравнении спектрограмм звуков разного функционального значения у близких симпатрических видов.

Изолирующая роль демонстративного поведения

О важности специфического демонстративного поведения в качестве изолирующего механизма можно судить по тому обстоятельству, что в ряде групп (брюхоногие моллюски, пауки, некоторые двукрылые из насекомых) обнаружены виды-двойники, хорошо различимые по характеру брачных демонстраций (Diver, 1939; Gerchard, 1939; Spieth, 1958; Donald, 1964; и др.). Ряд работ показывает роль различий в поведении у близких видов рыб для поддержания изоляции (Clark, Aronson, Gordon, 1954; С. Haskins и E. Haskins, 1950). Можно полагать, что именно различия в брачном демонстративном поведении у многих видов птиц являются определяющим моментом в предотвращении гибридизации. Значение этого фактора часто преуменьшается в силу того обстоятельства, что из всех внешних особенностей вида поведение с наибольшим трудом поддается фиксации и оценке. Естественно, что брачное поведение неотделимо от звуков, непосредственно сопровождающих его (песня обычно не используется в брачных демонстрациях, ее в эти моменты заменяют иные звуки), и от тех черт окраски, которые специально демонстрируются перед брачным партнером. Хаксли (Huxsley, 1938) подразделил брачные демонстрации на гамосематические, используемые при образовании пар, и эпигамические, ведущие к спариванию. В ряде случаев, когда демонстративное поведение вида изучено достаточно полно, можно показать большее различие в гамосематических реакциях у близкородственных видов, нежели в реакциях эпигамических (Hinde, 1955, 1959; Панов, 1963). Понятно, что у видов с длительными парами основную изолирующую роль играют именно гамосематические демонстрации, отсюда хорошо объяснима их более быстрая дивергенция по сравнению с эпигамическим поведением (рис. 2).

До недавнего времени различия в видоспецифическом демонстративном поведении оценивались главным образом с качественной стороны. При таком подходе, помимо специфики тех или иных поз, демонстрируемых самцом перед самкой, принимаются во внимание различия в их координации, в ориентации позы и т. д. Демонстративные позы селезней, кряквы и чирка-свистунка сами по себе весьма сходны, но порядок, в котором они демонстрируются, различен. Если обозначить гомологичные позы цифрами, то порядок отдельных демонстраций таков:

кряква — 3, 2, 3, 1, 4, 3, 5, 6, 7, 8;
свистунок — 3, 2, 3, 10, 4, 3, 2, 5, 6, 8.

Из 10 звеньев гамосематического поведения у этих видов различны только четыре, причем у первого вида имеются две позы (1 и 7), отсутствующие у второго. В поведении кряквы нет 10-й позы, свойственной свистунку. Очевидно, этих различий вполне достаточно, чтобы в обычных условиях воспрепятствовать образованию смешанной пары. У серой утки (*Anas strepera*) порядок демонстраций поз следующий: 4, 3, 2, 3, 5, 6, 10, 6. Хотя отличия поведения этого вида от обоих предыдущих достаточно велики, сохраняются не только гомология поз, но и некоторые определенные их комбинации (Logenz, 1959).

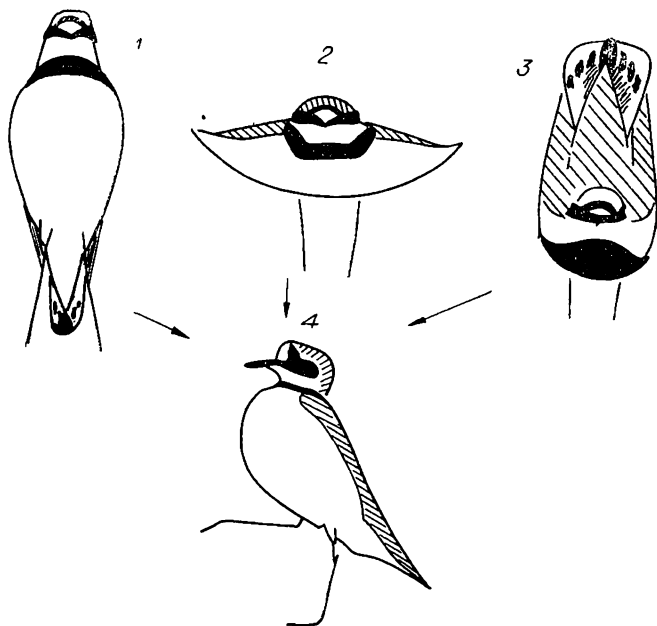


Рис. 2. Демонстративные позы трех видов зуйков рода *Charadrius*.

1,2,3—гамосематические демонстрации уссурийского, малого зуйков и галстучника (*Ch. placidus*, *Ch. dubius*, *Ch. hiaticula*), используемые при образовании пар; 4 — эпигамическая демонстрация, непосредственно предшествующая спариванию и весьма единообразная у всех трех видов.

В ряде случаев одной только качественной оценки поведения недостаточно. Приходится принимать во внимание количественные различия — в частоте демонстраций, их интенсивности, а также в высоте порога реагирования (рис. 3). Самки дикого типа *Drosophila melanogaster* чаще отдадут предпочтение самцам дикого же типа перед мутантными самцами *yellow*, ибо последние затрачивают больше времени на «ориентацию» и меньше — на «вибрацию» и «лизание», чем дикие самцы (Bastock, 1956). Дилгер (Dilger, 1956) обнаружил определенные различия в высоте порога реагирования у четырех видов дроздов рода *Catharus*. Имеют значения также различия в относительной силе тенденций (агрессивность, страх и сексуальность). Поведение самцов щегла и зеленушки в целом сходно, но самцы первого вида более агрессивны по отношению к самке в период образования пар. Хайнд (Hinde, 1959) связывает это с отсутствием яркого полового диморфизма у щегла.

В тех случаях, когда автор, сравнивающий брачное поведение двух близких видов, приходит к выводу о большом сходстве демонстраций,

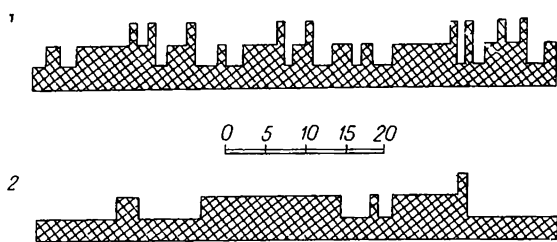


Рис. 3. Количественные различия в брачном демонстративном поведении видов-двойников *Drosophila melanogaster* (1) и *Dr. simulans* (2). Гомологичные демонстрации показаны выступами одинаковой высоты. На шкале даны отрезки времени длительностью в 1,5 сек (из Manning, 1959a).

следует оценить поведение сравниваемых видов и с этих точек зрения. Количественные различия в поведении двух весьма близких видов уток — *Anas platyrhynchos* и *A. rubricaps* — показаны в работе Джонсгарта (Johnsgard, 1960б).

ПРИЧИНЫ СЛУЧАЙНОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ МЕЖДУ ХОРОШИМИ СИМПАТРИЧЕСКИМИ ВИДАМИ

Существование у каждого вида дифференцированной системы сигнализации и четких механизмов опознавания конспецифических особей затрудняет объяснение случаев гибриднойизации между видами с заметными различиями в окраске, голосе и демонстративном поведении. Очевидно, причину этого аномального явления следует объяснять не за счет несовершенства тех или иных видовых опознавательных признаков, а за счет явлений иного порядка. Если говорить о случайной гибриднойизации между хорошими симпатрическими видами, сосуществующими длительное время, то предположение о несовершенстве или «незрелости» этологических преград, очевидно, может быть отброшено.

На наш взгляд, случаи гибриднойизации между симпатрическими видами хорошо объяснимы с позиций этологической модели поведения. Очень кратко изложим суть ее. Стремление к совершению тех или иных действий (в частности, к сближению с самкой своего вида) возникает у животного спонтанно, за счет внутренних факторов («мотивационные импульсы» Тинбергена). Иными словами, стремление обычно предшествует появлению раздражителя (самки), не являясь рефлексом в обычном понимании. Накопление мотивационных импульсов приводит к развитию поискового поведения (поиски самки). Чем длительное время период поискового поведения, тем больше становится запас мотивационных импульсов, тем ниже порог реагирования на искомый раздражитель. Если раздражитель не появляется весьма длительное время, порог реагирования становится очень низким, и тогда возможна реакция не только на специфический раздражитель (самка своего вида), но и на неспецифический, несущий отдельные элементы специфического раздражителя (самка близкого вида, имеющая сходную окраску, манеру поведения и голос). Если самка находится в таком же состоянии, может образоваться смешанная пара.

Подобная ситуация может возникнуть в районе, где, по крайней мере, один из близких видов редок. Во многих группах самки более разборчивы в выборе брачного партнера, нежели самцы. Для тритонов рода *Taricha* это показано Савадой (Savada, 1963), для трупиялов рода *Cassidix* — Селендэром и Джиллером (Selander, Giller, 1961). Если учесть также, что резерв холостых особей, вероятно, составляют главным образом самцы, то можно скорее ожидать гибриднойизации между самкой редкого вида и самцом обычного. Ф. Лоренц (1916) писал, что в Подольском уезде долгое время жила одна глухарка и здесь же часто попадались межяки. Эта единственная глухарка позже была убита и межяки перестали встречаться. Появление гибридов между дятлами *Dendrocopus vilosus* и *D. scalaris* (Miller, 1955), американскими славками *Vermivora pinus* и *Oporornis formosa*, *Parula americana* и *Dendroica dominica* (Maup, 1963), североамериканскими колибри (Banks и Johnson, 1961), бьюльбюлями *Pycnonotus cafer* и *P. leucogenys* (Sibley, Short, 1959a), сорокопутами *Lanius tigrinus* и *L. cristatus* (Панов, 1964) описавшие их авторы связывают с трудностью нахождения конспецифического партнера, вследствие редкости одного из родительских видов. То же самое признается для некоторых рыб и других животных (Maup, 1963).

Тот факт, что при определенных ситуациях возможна реакция на неспецифический раздражитель, дает возможность предположительно объяснить сравнительно частые случаи гибридизации между утками. Если порог реагирования самки низок, для нее, возможно, не столь существенна последовательность поз, принимаемых перед ней самцом другого вида, сколько то, что сами позы «знакомы» ей и автоматически вызывают врожденный адекватный ответ. Адекватность поведенческого ответа самки не менее важна для формирования пары, ибо в противном случае демонстрации самца прерываются в тот момент, когда первоначальный запас мотивационных импульсов исчерпывается и порог реагирования повышается. Частые попытки продемонстрировать перед особями других видов описаны для некоторых пауков (*Corythalia chalcis*, *C. fulgipedia*, *Plexippus paykulli* и др.), двукрылых комплекса *Drosophila willistoni*, но обычно самец прерывает демонстрации до того, как возникает возможность к спариванию (Crane, 1949; Spieth, 1958). Совершенно «незнакомое» поведение самца, вероятно, действует на самку другого вида отпугивающе (Spieth, 1958).

Несмотря на то, что основа всех этих форм поведения чисто врожденная, некоторую роль могут играть запечатление (imprinting), научение и привыкание. К. И. Скрябин (1911) описывает случай, когда домашний селезень постоянно пытался спариваться с курами. Последние сначала избегали его, но позже привыкли, и часто наблюдался coitus. Случаи межвидовых, межродовых и даже межсемейственных спариваний часто наблюдаются при совместном содержании животных разных видов в неволе. Они объясняются отсутствием конспецифического партнера и часто связаны с запечатлением (Хейнрот, 1947; Huxley, 1941; Lounberg, 1942; Lorenz, 1957). Самки *Drosophila pseudoobscura*, выращенные с самцами *Dr. persimilis*, спариваются с ними, но после 5 дней пребывания с самцами своего вида начинают спариваться только с ними и отвергают самцов *Dr. persimilis* (Spieth, 1958).

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ ЭТОЛОГИЧЕСКИХ ПРЕГРАД

Многие факты, приведенные в этом обзоре, свидетельствуют о том, что уже в период изоляции близкие виды приобретают заметные различия в видовых опознавательных признаках, которые, таким образом, можно рассматривать в качестве побочного результата дивергенции. Принято полагать, что в зоне вторичного контакта эти различия должны усиливаться. Существует два возможных пути для этого. Один из них — возникновение гомогамии и стабилизация типов, наиболее различающихся между собой, в результате гибридизации и элиминации гибридного потомства. Этот путь в достаточной степени проблематичен. Другой путь — экологическая специализация близких видов в зоне контакта и усиление различий во внешних признаках как побочный результат дивергенции. Хотя последний путь обычно оставляется без внимания, он кажется достаточно реальным.

Как показывает этот краткий обзор, многие из наших представлений, которые сейчас кажутся весьма устоявшимися, базируются на очень небольшом фактическом материале. Многие факты истолковываются некритически. С этой точки зрения значительная доля скептицизма при пересмотре распространенных в литературе гипотез кажется вполне оправданной.

SUMMARY

ETHOLOGICAL MECHANISMS OF ISOLATION

E. N. P a n o v

Studies of experimental interspecific crosses under laboratory conditions and findings of natural interspecific crosses (especially in hybridization zones) indicate that potentially there exists the possibility of wide interspecific hybridization. Ethological mechanisms constitute an important class in the hierarchical system of isolating mechanisms which prevent this potentiality from being realized. The appropriate choice of a sex partner is based on the congenital ability of an animal to distinguish an individual of its species (specific stimuli) and to repulse individuals of a different species (non specific stimuli). A specific set of signals serves this purpose. This set includes auditory, optic, chemical and other kinds of stimuli. Various signals have different ranges of action, i. e., they can act at a distance or on contact. Depending on their range, signals may determine different relations between the male and the female. The impression may be formed that contact signals are more primitive than distant ones. Analysis of phylogenetic series does not trace a gradual substitution of contact stimuli by those acting at a distance. Apparently similar means of recognition may have arisen in taxonomically distant groups. The nature of the population structure characteristic of the particular group is probably decisive here.

Hypotheses on the advantage of the two types of sexual relation (monogamy, promiscuity) are discussed from the viewpoint of the reliability of the isolating systems. The relation between coloration and different forms of sexual life is examined as well.

The assumption that in the contact zone of related species an increase of differences of sign stimuli occurs based on accelerated divergence and directed towards the perfection of isolation is analyzed in detail. These and other widespread working hypotheses are scantily substantiated by proven data and cannot be accepted as valid theories.

Obviously, in many cases differences in specific sign stimuli of related species are already formed in the period of geographical isolation. They arise at random either as by — products of divergence. Their enhancement through secondary contact may occur as the result of homogamy and the elimination of hybrid offsprings or at the expense of increased ecological specialization of species serving to eliminate competition. The second mechanism is usually neglected, although it seems to be quite real.

ЛИТЕРАТУРА

- В о л ч а н е ц к и й И. Б. 1948. Превращение окраски и рисунка оперения дятлов. «Охрана природы», 5: 54—65.
- Д а в и т а ш в и л и Л. Ш. 1961. Теория полового отбора. М.
- Д е м б о в с к и й Я. 1963. Психология обезьян. М., ИЛ (D e m b o w s k i J. 1951. Psychologia małp wydanie drugie. Warsz.).
- Д е м е н т ь е в Г. П. 1940. Руководство по зоологии, VI. М.
- Д о г е л ь В. А., П о л я н с к и й Ю. И., Х е й с и н Е. Т. 1962. Общая протозоология. М.—Л.
- З а р у д н ы й Н. А. 1913. Овсянки, в различной степени переходные между *Emberiza leucosephalos* Gm. и *E. citrinella erythrogeus* Vrehm. «Орнитологический вестн.», 1: 91.
- И л ь и ч е в В. Д. 1965. Роль слуха в видовой дивергенции и эволюции птиц. «Докл. АН СССР», 163, 2: 526—528.
- К и с т я к о в с к и й А. Б. 1958. Половой отбор и видовые опознавательные признаки у птиц. Киев.
- К э й н А. 1958. Вид и его эволюция. М. ИЛ (C a i n A. J. 1954. Animal species and their evolution. Lnd.).
- Л э к Д. 1947. Дарвиновы вьюрки. М., ИЛ (L a s k D. 1947. Darwin's finches. Cambr.).
- Л о р е н ц Ф. К. 1916. Заметки о редких в Московской губернии видах птиц. «Дневник зоол. отд. ОЛЕАиЭ», III, 4.
- М а й р Э. 1947. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М., ИЛ (M a y r E., 1942. Systematics and origin of species. N. Y.).
- П а н о в Е. Н. 1963. О систематическом положении уссурийского зуйка (*Charadrius placidus* Gray et Gray) (по этологическим данным). «Зоол. ж.», XLII, 10: 1546—1553.
- П а н о в Е. Н. 1964. К биологии и взаимоотношениям трех видов сорокопута японского *Lanius bucephalus* Temm. et Schleg., краснохвостого *L. cristatus confusus* Stegm. и тигрового *L. tigrinus* Drap. на крайнем юге Приморья. «Проблемы орнитологии». Тр. III ВОК, изд. Львовского ун-та.

- Протасов В. Р. 1965. Биоакустика рыб. М.
- Протасов В. Р., Дарков А. А., Малинин Л. К. 1966. «Зрительные образы» в распознавании и сигнализации у рыб. «Изв. АН СССР», серия биол., 1.
- Скрябин К. И. 1911. Случай полового извращения у птиц. «Орнитологический вестн.», 1.
- Фабр Ж. А. 1911. Жизнь насекомых. СПб.
- Хейнрот О. 1947. Из жизни птиц. М., ИЛ (Heinroth O. 1938. Aus dem Leben der Vogel).
- Шовен Р. 1960. Жизнь и нравы насекомых. М., СХГиз (Chauvin R. 1956. Vie et moeurs des insects. Paris.).
- Alexander R. D. 1961. Agressiveness, territoriality and sexual behavior in field crickets (Orthoptera, Gryllidae). «Behaviour», 17: 130—223.
- Alexander R. D., Moore T. E. 1961. The evolutionary relationships of 17-year and 13-year cicadas, etc. «Misk. Publ. Muz. Zool.», Univ Mich., 121: 1—59.
- Altevogt R. 1964. Ein antiphoner Klopfcode und eine neue Winkfunktion bei *Uca tangeri*. «Naturwiss.», 51, 24: 644—645.
- Andrew R. J. 1964. The display of the primates. In «Evolutionary and genetic biology of primates», ed. by J. Buettner — Janusch.
- Banks R. C., Johnson N. K. 1961. A review of North American hybrid hummingbirds «Condor», 63, 1: 3—28.
- Barber H. S. 1951. North American fireflies of the genus *Photinus*. «Smithsonian Misc. Coll.», 117: 1—58.
- Bastock M. 1956. A gene mutation which changes a behavior pattern. «Evolution», 10: 421—439.
- Beebe W. 1924. Galapagos' World's End.
- Blair W. F. 1941. Variation, isolation mechanisms and hybridization in certain toads. «Genetics», 26: 398—417.
- Blair W. F. 1958. Response of a green treefrog (*Hyla cinerea*) to the call of the male. «Copeia», 4: 333—334.
- Blair W. F. 1964. Isolating mechanisms and interspecies interactions in anuran amphibians. «Quart. Rev. Biol.», 39, 4: 334—344.
- Bornemisza G. F. 1964. Sex attractant of male scorpion flies. «Nature», 203, 4964: 786—787.
- Borror D. J. 1956. Variation in carolina wren songs. «Auk», 73: 211—229.
- Brewer R. 1963. Ecological and reproductive relationships of black-capped and carolina chickadees. «Auk», 80, 1: 9—47.
- Brockway B. F. 1964. Social influence on reproductive physiology and ethology of bulderigars (*Melospittacus undulatus*). «Animal Behaviour», 12, 4: 493—501.
- Carson H. L. 1951. Breeding sites of *Drosophila pseudoobscura* and *Dr. persimilis* in the transition zone of the Sierra Nevada. «Evolution», 5, 2: 91—96.
- Carthy J. D. 1965. The behaviour of arthropods. Ed. — Lnd.
- Clark E., Aronson L. R., Gordon M. 1954. Mating behavior pattern in two sympatric species of xiphophorin fishes: their inheritance and significance in sexual isolation. «Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.», 103: 135—226.
- Cockrum E. L. 1952. A check-list and bibliography of hybrid birds in North America north of Mexico. «Wilson Bull.», 64: 140—159.
- Cooch F. G., Beardmore J. A. 1959. Assortative mating and reciprocal difference in the blue-snow goose complex. «Nature», 183: 1833—1844.
- Crane J. 1941. Crabs of the genus *Uca* from the west coast of Central America. «Zoologica», 26: 145—208.
- Crane J. 1949. Comparative biology of salticid spiders at Rancho Grande, Venezuela. Pt. IV. An analysis of display. «Zoologica», 34, 4: 159—214.
- Crane J. 1957. Basic patterns of display in fidler crab (Ocypodidae, genus *Uca*). «Zoologica», 42, 2: 69—82.
- David W. C., Twitt V. C. 1964. Courtship behavior and reproductive isolation in the species of *Taricha* (Amphibia, Caudata). «Copeia», 4: 601—610.
- Dilger W. C. 1956. Hostile behavior and reproductive isolating mechanisms in the avian genera *Catharus* and *Hyllocichla*. «Auk», 73, 3: 313—353.
- Diver C. 1939. Aspects of the study of variation in snails. «J. Conch.», 21: 91—141.
- Dixon K. L. 1955. An ecological analysis of the interbreeding of crested titmice in Texas. «Univ. Cal. Publ. Zool.», 54, 3: 125—206.
- Doudale C. D. 1964. Sexual behavior and its application to a species problem in the spider genus *Philodromus*. «Canad. J. Zool.», 42, 5: 817—827.
- Gerchard T. 1962. Versuche mit Klangtrappen zur Klärung der Verwandtschaft der Baumläufer *Certhia familiaris* L., *C. brachydactyla* Brehm. und *C. americana*. Bonap. «J. Ornithol.», 103, 2—3: 266—271.
- Gerchard U. 1939. Neue biologische Untersuchungen an Limaciden. «Z. Morph. u. Ökol. Tiere», 35: 183—202.

- Gilbert J. J. 1963. Contact chemoreception, mating behaviour and sexual isolation in the rotifer genus *Brachyonus*. «J. Exptl. Biol.», 40, 4: 625—641.
- Gill F. B., Lanyon W. E. 1964. Experiments on species discrimination in blue-winged warblers. «Auk», 81, 1: 53—64.
- Grant P. R. 1965. Plumage and the evolution of birds on islands. «Syst. zool.», 14 1: 47—52.
- Gray A. P. 1954. Mammalian hybrids.
- Gray A. P. 1958. Bird hybrids. Ed.
- Haartmann L. von, Löhr H. 1950. Die Lautäusserungen des *Muscicapa h. hypoleuca* und *M. a. albicollis*. «Ornis Fennica», 27, 4: 85—97.
- Hall E. R. 1943. Intergradation versus hybridization in ground squirrels of the Western United States. «Amer. Midl. Nat.», 29: 375—378.
- Harrison C. J. O. 1963. The incidence and origin of spotted patterns in Estrildidae. «Ibis», 105, 2: 145—155.
- Haskins C. P., Haskins E. F. 1950. Factors governing sexual selection as an isolating mechanisms in the poeciliid fish *Lebistes reticulatus*. «Proc. Nat. Acad. Sci.», 36, 9: 464—476.
- Hinde R. A. 1955. A comparative study of the courtship of certain finches. «Ibis», 97: 706—745.
- Hinde R. A. 1959. Behaviour and speciation in birds and lower vertebrates. «Biol. Rev.», 34: 85—128.
- Höhn E. O. 1947. Sexual behaviour and seasonal changes in the gonads and adrenals of the mallard. «Proc. Zool. Soc. Lond.», 117: 281—304.
- Hubs C. L. 1955. Hybridization between fish species in nature. «Syst. Zool.», 4: 1—20.
- Hubs C. L. 1961. Isolating mechanisms in the speciation of fishes. In W. F. Blair, ed., «Vertebrate speciation»: 5—23.
- Huxley J. S. 1938. Threat and warning coloration in birds, with a general discussion of the biological function of colour. «Proc. 8th Int. Congr.», Oxford (1934).
- Huxley J. S. 1941. Genetic interaction in hybrid pheasant. «Proc. Zool. Soc. Lond.», III, ser. A: 41—43.
- Jaekel S. H. A. 1958. Cephalopoden. In: «Die Tierwelt der Nord- und Ostsee». Lief. 33, Leipzig.
- Johnsgard P. 1960a. Hybridization in the Anatidae and its taxonomic implication. «Condor», 62: 25—33.
- Johnsgard P. 1960b. A quantitative study of sexual behavior of mallard and black ducks. «Wilson Bull.», 72: 133—155.
- Kullenberg B. 1956. Field experiments with chemical sexual attractants on aculeate Hymenoptera males. «Zool. Bidrag Uppsala», 34: 1—340.
- Lack D. 1940. Pair formation in birds. «Condor», 42: 269—289.
- Lack D., Southern H. N. 1949. Birds of Tenerife. «Ibis», 91: 607—626.
- Lanyon W. E. 1956. Ecological aspects of sympatric distribution of meadowlarks in north-central states. «Ecology», 37: 98—108.
- Lanyon W. E. 1957. The comparative biology of the meadowlark (*Sturnella*) in Wisconsin. «Publ. Nuttall Ornith. Club», 1, Camb., Mass.
- Lanyon W. E. 1961. Specific limits and distribution of ash-throated and nutting flycatcher. «Condor», 63, 6: 421.
- Lanyon W. E. 1963. Experiments on species discrimination in myarchus flycatcher. «Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.», 112.
- Leopold F. 1951. A study of nesting wood ducks in Iowa. «Condor», 53, 5: 209—221.
- Littlejohn M. J. 1964. Geographic isolation and mating call differentiation in *Crinia signifera*. «Evolution», 18, 2: 262—266.
- Littlejohn M. J., Michaud T. C. 1959. Mating call discrimination by females of Strecker's chorus frog (*Pseudacris streckeri*). «Texas J. Sci.», II: 86—92.
- Louberg E. 1942. Further notes on some interesting goose hybrids. «Arkiv för Zool. Swens. Vetens.», bd. 33B, 14.
- Lorenz K. 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogel. «J. Ornith.», 83: 137—213, 289—413.
- Lorenz K. 1957. King Solomon's Ring. Lnd., II ed.
- Lorenz K. 1959. The evolution of behaviour. «Scientific American», 199: 67—78.
- Low P. R. 1923. Notes on some land birds of the Tristan da Cunha group collected by the Quest expedition. «Ibis»: 519—523.
- Lowther J. K. 1961. Polymorphism in the white-thorated sparrow *Zonotrichia albicollis* (Gmelin). «Canad. J. Zool.», 39: 281—292.
- Manning A. 1959a. Comparison of mating behavior in *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. «Behaviour», 15: 123—146.
- Manning A. 1959b. The sexual isolation between *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. «Anim. Behaviour», 7: 60—65.

- M a r i e r P. 1960. Bird songs and mate selection. In «Animal sounds and communication», ed. by Lanyon and Tavolga, AIBS publ., 7: 348—367.
- M a y e r A. G., S o u l e G. G. 1906. Some reactions of caterpillars and moths. «J. Exptl. Zool.», 3: 415—434.
- M a y r E. 1931. A systematic list of the birds of Rennel island with descriptions of new species and subspecies. «Amer. Mus. Novit.», 486: 13, 26—27.
- M a y r E. 1933. Notes on variation of immature and adult plumage in birds and a physiological explanation of abnormal plumage. Ibid., 666.
- M a y r E. 1934. Notes on the genus *Petroika*. Ibid., 714.
- M a y r E. 19506. The role of antennae in the mating behavior of female *Drosophila*. «Evolution», 4: 149—154.
- M a y r E. 1963. Animal species and evolution. Camb., mass.
- M a s l o w A. H. 1936. The role of dominance in the social and sexual behaviour of intra-human primates. «J. Genet. Psychol.», 48—49.
- M e c h a m J. S. 1961. Isolating mechanisms in anuran amphibians. In «Vertebrate speciation», ed. W. F. Blair: 24—61.
- M e i s e W. 1928. Die Verbeitung der Aaskrahe (Formenkreis *Corvus corone* L.). «J. Ornith.», 76: 1—203.
- M e r t e n s R. 1928. Uber den Rassen- und Artenwandel auf Grund des Migrationsprinzips, dargestellt an einigen Amphibien und Reptilien. «Senckenbergiana», 26: 252—312.
- M e r t e n s R. 1946. Die Warn- und Droh-Reactionen der Reptilien. «Abhandl. Senckenberg. Naturforsch.», 471. Frankfurt a. M.
- M i l l e r A. H. 1955. A hybrid woodpecker and its significance in the speciation in genus *Dendrocopus*. «Evolution», 9: 317—321.
- M u r p h y R. C., C h a p i n J. P. 1929. A collection of birds from the Azores. «Amer. Mus. Novit.», 384: 20—21.
- N i c e M. M. 1943. Studies in the life history of the Song Sparrow. «Trans. Linn. Soc., N. Y.», 6.
- N o b i l i R. 1964. On conjugation between *Euplotes vanuus* O. F. Mueller and *E. minuta* Yocom. «Cariologia», 17, 2: 293—297.
- N o b l e G. K., B r a d l e y H. T. 1933. The mating behaviour of lizards; its bearing on the theory of sexual selection. «Ann. New York Acad. Sci.», 35: 25—100.
- N o r r e v a n g A. 1959. Double invasion and character displacement. «Vid. medd. Dansk. natur. foren.», Kobenhavn, 121: 171—180.
- O w e n D. F. 1964. Mating preference in wild birds. «Nature», 203, 4948: 986.
- P a j u n e n V. I. 1964. Mechanisms of sex recognition in *Leucorrhinia dubia* v. d. Lind, with notes on the reproductive isolation between *L. dubia* and *L. rubicunda* L. «Ann. Zool. Fennici», 1, 1: 55—74.
- P a l u d a n K. 1940. Contributions to the ornithology of Iran. «Danish. Sci. Invest. Iran», Pt. 2: 11—54.
- P a l u d a n K. 1951. Contributions to the breeding biology of *Larus argentatus* and *L. fuscus*. «Vid. medd. Dansk. natur. foren. Kobenhavn», 114: 1—128.
- P a r k e s K. S. 1951a. Intergeneric hybrids in the family Pipridae. «Condor», 63: 345—350.
- P a r k e s K. C. 19516. The genetics of golden — winged and bluewinged warbler complex. «Wilson Bull.», 63: 5—15.
- P e r k i n R. C. L. 1903. Fauna Hawaiiensis. V. 1, pt. IV. Vertebrate, Aves: 368—466.
- P h i l l i p s J. C. 1915. Experimental studies of hybridisation among ducks and pheasants. «J. Exper. Zool.», 18: 69—143.
- P l o o g D. W., M a c L e a n P. D. 1963. Display of penile erection in squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). «Animal Behaviour», 11, 1: 32—39.
- P o p h a m E. J. 1947. Ecological studies of the mating habits of certain species of Coriixidae and their significance. «Proc. Zool. Soc. Lond.», 116: 692—706.
- P o u g h R. H. 1949. Audubon bird guide. Eastern land birds. N. Y.
- R e m i n g t o n C. L. 1954. The genetics of *Colias* (Lepidoptera). «Adv. Genet.», 6: 403—450.
- R i p l e y S. D. 1949. Avian relicts and double invasions in peninsular India and Ceylon.
- R i p l e y S. D. 1959. Character displacement in indian nuthatches (*Sitta*) «Postilla Yale Peabody Mus. of Nat. Hist.», 42.
- R o t h L. M., W i l l i s E. R. 1952. A study of cockroach behavior. «Amer. Midl. Nat.», 47: 66—129.
- S a v a d a S. 1963. Studies on the local races of the Japanese newt, *Triturus pyrrhogaster* Boie. II. Sexual isolating mechanisms. «J. Sci. Hiroshima Univ.», 1, 21: 167—180.
- S e l a n d e r R. K., G i l l e r D. R. 1961. Analysis of sympatry of Great-tailed and Boat — tailed Gracles. «Condor», 63, 1: 29—86.
- S h e p p a r d P. M. 1952. A note on non-random mating in the moth *Panaxia dominula* L. «Heredity», 6: 239—241.
- S h o r e y H. H. 1964. Sex pheromones of noctuid moths. II. Mating behavior

- of *Trichoplusia ni* (Lepidoptera, Noctuidae) with special reference to the role of the sex pheromone. «Ann. Entomol. Soc. Amer.», 57, 3: 371—377.
- Sibley C. G. 1957. The evolutionary and taxonomic significance of sexual dimorphism and hybridization in birds. «Condor», 59: 166—191.
- Sibley C. G. 1961. Hybridization and isolating mechanisms. In W. F. Blair, ed. «Vertebrate speciation» (Univ. of Texas Press, Austin): 69—88.
- Sibley C. G., Short L. L. Jr. 1959a. Hybridization in some Indian bulbuls (*Pycnonotus cafer* × *P. leucogenys*). «Ibis», 101: 177—182.
- Sibley C. G., Short Jr. 1959b. Hybridization in the buntings (*Passerina*) in the Great Plains. «Auk», 76: 443—463.
- Simmons K. E. L. 1951. Interspecific territorialism. «Ibis», 93: 407—413.
- Simmons K. E. L. 1953. Some studies on the little ringed plover. «Avicult. Mag.», 59, 6: 191—207.
- Smith S. G. 1953. Reproductive isolation and the integrity of two sympatric species of *Choristoneura* (Lepidoptera, Tortricidae) «Evolution», 8: 206—224.
- Smith S. G. 1954. A partial breakdown of temporal and ecological isolation between *Choristoneura* species. «Evolution», 8: 206—224.
- Smythies B. E. 1953. The birds of Burma. Ed.—Lnd.
- Snow D. W. 1954. The habitat of Eurasian Tits. «Ibis», 96, 4: 564—584.
- Spieth H. T. 1952. Mating behavior within the genus *Drosophila* (Diptera). «Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.», 99: 399—474.
- Spieth H. T. 1958. Behavior and isolating mechanisms. In «Behavior and evolution», ed. by A. Roe and G. G. Simpson. Yale Univ. Press, New Haven: 363—389.
- Spieth H. T., Hsu T. C. 1950. The influence of light on the mating behavior of seven species of the *Drosophila melanogaster* species group. «Evolution», 4: 316—325.
- Stein R. C. 1956. A comparative study of «advertising song» in *Hylocichla* thrushes. «Auk», 73, 4: 503—512.
- Stein R. C. 1958. The behavioral, ecological and morphological characteristics of two populations of the alder flycatcher *Empidonax traillii* Audubon. Albany, N. Y. (N. Y. State Mus.).
- Stresmann E. 1940. Zur Kenntnis der Wespenbussarde. «Arch. Naturg.», 9: 137—193.
- Syrjama J. 1964. Swarming and mating behaviour of *Allochironomus crassiforceps* Kieff. (Chironomidae). «Ann. Zool. Fennici», 1, 2: 125—145.
- Thomas H. T. 1950. Field notes on the mating habits of *Sarcophaga* Meigen (Diptera). «Proc. Roy. Entomol. Soc. Lond.», (A) 25: 93—98.
- Thorson G. 1950. Reproduction and larval ecology of marine bottom invertebrates. «Biol. Rev.», 26: 1845.
- Ticehurst Cl. B. 1938. A systematic review of the genus *Phylloscopus*. Brit. Mus., Lnd.
- Tinbergen N. 1953. Social behaviour in animals. Lnd.
- Tinbergen N., Meuse B. J., Varosieau W. W. 1942. Die Balz des Samtfalters *Eunemis* (= *Satyrus*) *semele*. «Z. Tierpsychol.», 5: 182—126.
- Vaurie Ch. 1951. Adaptive differences between two sympatric species of nuthatches (*Sitta*) «Proc. X-th. Orn. Congr.», 163—166.
- West D. A. 1962. Hybridization in grossbeaks (*Pheucticus*) of the Great Plains. «Auk», 79, 3: 399—424.
- Wyne-Ewards V. C. 1962. Animal dispersion in relation to social behaviour. Ed.—Lnd.
- Zuckerman S. 1932. The social life of monkeys and apes. N. Y.