ГРАНИЦЫ ВИДА И ГИБРИДИЗАЦИЯ У ПТИЦ

> ...Все, что мы достигаем искусством, может осуществляться и осуществляется тысячи и тысячи раз природой, и таким образом часто получаются случайные и добровольные смешения между животными, и особенно — между птицами... Кто может сосчитать незаконные утехи между особями разных видов! Кто сумеет когда-нибудь отделить бастардные ответвления от законных стволов, определить время их первого возникновения, установить, одним словом, все следствия могущества Природы в умножении всех потребных ресурсов и следуемых из них дополнительных возможностей, которые она знает как применить для увеличения числа видов и заполнения перерывов, которые кажутся их разделяющими.
>
> Ж. *Бюффон.* Естественная история птиц, 1770[1]

Феномен гибридизации порождает два класса проблем. Проблемы, связанные с вопросами номенклатуры и классификации, касаются, например, таксономического статуса форм, гибридизирующих в одной области их совместного обитания и не гибридизирующих в другой (или в других). В проблемах, ориентированных на раскрытие закономерностей микроэволюции, речь может идти о реальности гибридогенного формообразования в тех или иных таксонах высокого ранга, об относительной важности этого модуса формообразования среди всех прочих и об условиях, при которых возможна его реализация.

Оба круга проблем теснейшим образом взаимосвязаны, хотя природа их во многом различна. Проблемы номенклатурно-таксономического плана возникают при обсуждении тех инструментов (научные языки терминов), которыми мы пользуемся при описании реальности — в данном случае процессов гибридизации. В отличие от них проблемы эволюционного плана имеют дело не столько с формой описания природных процессов, сколько с содержанием этого описания. Можно сказать, что первая группа проблем относится скорее к числу гносеологических (затрагивающих принципы нашей познавательной деятельности) , тогда как проблемы второй группы — онтологические, связанные с выяснением закономерностей эволюции. Эти замечания требуют некоторого пояснения.

Таксономическая номенклатура — это способ описания биологического разнообразия в неком одномоментном срезе через «ветвящиеся» филумы. Будучи средством номинации (обозначения) таксонов путем присвоения им названий, таксономическая номенклатура представляет собой специальный язык, который, как и любой другой язык, по необходимости дискретен. С помощью этого дискретного языка мы пытаемся описать континуальные процессы эволюции, что можно сделать, лишь

---

[1] Цит. по: А. Е. Гайсинович, 1988, С. 59.

сильно огрубляя и упрощая истинное положение вещей. Попытки создания бесконечно дробных классификаций, стремящихся к точному копированию структуры биологического многообразия, естественным образом оказываются невыполнимыми. Гибридизация в ее разнообразных, подчас весьма неожиданных и динамичных проявлениях, становится как бы дополнительным источником непредсказуемых возмущений в подлежащих описанию структурах. В частности, она может создавать континуальность там. где по ряду соображений предвиделась дискретность.

Следствием всего этого является, во-первых, дискомфорт исследователя, осознающего все несовершенство своих описаний и классификаций, и, во-вторых, появление множества точек зрения относительно реальности, границ и числа таксономических категорий. Отсюда и весь тот круг вопросов, которые создают обозначенный выше круг проблем номенклатурно-таксономического плана. Нетрудно видеть, что проблемы эти не столько содержательные, сколько терминологические и лингвистические (проистекающие из самого факта использования разных языков описания разными исследователями и целыми научными школами). Соответственно и способы решения таких проблем должны основываться на формально-логическом, семантическом и лингвистическом анализе алгоритмов описания реальности, используемых противоборствующими сторонами. Поэтому в настоящей работе я счел нужным начать именно с этих проблем — следуя метафоре, гласящей, что «имена надо изучать раньше вещей» (Милль, 1914).

Ко второй группе проблем, порождаемых явлением гибридизации, относятся такие, в которых ставится задача расшифровать саму сущность процессов сингенеза. Речь здесь идет о принципиальной возможности объединения двух или более функциональных систем в рамках единой системы без потери ее «работоспособности» и о тех следствиях, к которым может привести такое объединение. Иными словами, проблема сингенеза в известном смысле выходит за рамки чисто биологической тематики и приобретает общепознавательный, методологический и философский характер. В рамках такого подхода нам следует понять, каковы необходимые и достаточные условия интеграции первоначально уникальных систем в составе единого целого, какие этапы проходит новая «дочерняя» система в процессе своего' становления, каковы принципы ее функционирования на том или ином этапе и т. д. Важно подчеркнуть, что закономерности, которые нам предстоит выявить на этом пути, в принципе могут быть описаны с применением разных языков науки (таких, на пример, как язык структурализма либо теории систем), в том числе и с помощью так или иначе модифицированного языка таксономии. Этим проблемам содержательного

плана будет посвящена вторая часть работы (разделы 4—10).

1. Логика классификации и конфликт между морфологической и биологической концепциями вида

В зоологии проблема сингенеза становится нетривиальной[2] в том случае, если исходные «материнские» формы, имеющие тенденцию к объединению друг с другом через гибридизацию, позволительно рассматривать в качестве уникальных системных образований. Это значит, что они различаются не в отдельных деталях, а по существу. На вопрос, какие же различия следует считать существенными, люди пытались ответить еще на заре развития философии и науки. По мнению античных философов-схоластов, существенные различия между двумя классами объектов— это различия по неопределенно большому, неперечисляемому количеству свойств и признаков. Именно в этом контексте возникло понятие «вид», первоначально, по-видимому, как чисто логическая категория (Любищев, 1972). Комментируя взгляды схоластов, Дж. С. Милль (1914) писал, что их виды— как универсальная категория в любой классификации — это классы объектов, «...отделенные друг от друга неизмеримой бездной, а не простым рвом, у которого видно дно».

Эти представления так или иначе нашли свое продолжение в морфологической концепции вида, согласно которой «разновидности» (подвиды, географические расы) различаются немногими, чисто поверхностными признаками, а виды — множеством взаимообусловленных свойств. Вопреки мнению о несостоятельности этой концепции (Майр, 1968), она по сей день является главной (а для некоторых групп животных — единственной) путеводной нитью в мире биологического многообразия (см., например: Рьюз, 1977; Cracraft, 1983). Более того, сегодня эта концепция способна укрепить свои позиции за счет привлечения сравнительных данных, получаемых методами цитологии, физиологии, этологии и др.

Коль скоро выясняется, что две близкородственные формы разнятся не только чертами внешнего облика, но также структурой белков, особенностями кариотипов, поведенческими характеристиками и экологическими предпочтениями, то перед нами как раз те самые таксоны, несходство между которыми имеет системный характер. И если такие общности проявляют тенденцию к интеграции (через гибридизацию), то они оказываются идеальными объектами для изучения процессов сингенеза.

Сознательно либо интуитивно следуя обрисованным выше общим идеям классификации, зоолог-практик склонен воспринимать такие таксоны в качестве «видов». Однако в канве господствующей сегодня «биологической концепции»

---

[2] Тривиальным случаем принято считать гибридизацию между «подвидами» (при отсутствии, однако, сколько-нибудь устойчивых представлений о том, что такое «подвид»).

последние не вправе получить этот статус, поскольку связаны друг с другом потоками генов. Выход из этого противоречия (являющего собой типичный пример терминологической головоломки) видят в том, чтобы назвать интересующие нас общности «таксономическими видами» (см. Грант, 1980).

Нетрудно видеть, что в подобной ситуации процедура оконтуривания границ вида перестает быть естественной и самоочевидной. Постулаты биологической концепции, налагающие запрет на гибридизацию между «биологическими видами», часто ведут к логически непротиворечивым, но биологически абсурдным решениям, которые никак не согласуются с представлениями специалиста по данной группе об объеме и границах входящих в нее «видов».

Чтобы разобраться в том, в какой мере возникающие здесь сложности объективно оправданы, а в какой — искусственно созданы довлеющими над сознанием догматами, необходимо обратиться к логическим основаниям биологической концепции вида, сравнив ее с другими существующими сегодня концепциями вида.

2. Критерий репродуктивной изоляции в биологической концепции и в других концепциях вида

В своей борьбе с морфологической концепцией вида (необоснованно уподобляемой некой разновидности «типологического подхода») лидеры биологической концепции пришли к утверждению о сугубо подчиненном характере критерия морфобиологической уникальности таксона, по сравнению с критерием репродуктивной изоляции. По словам Э. Майра (1968), «виды определяются не различиями, а обособленностью». В результате сложилась устойчивая тенденция искать в природе непроницаемые границы, игнорируя или оставляя на будущее все то, что происходит внутри этих границ, сколь бы сильно ни различались между собой популяции, заключенные в такой надежной ограде. Внедрение представлений о «большом» политипическом виде привело к тому, что задача упорядочения таксономической номенклатуры затмила собой интерес к динамике микроэволюционных процессов, которые имеют место на стыках резко дифференцированных популяций, слагающих политипический вид. В итоге мы сегодня располагаем в отношении феномена «межвидовой» гибридизации непомерно большим арсеналом чисто спекулятивных конструкций и очень малым запасом фактических данных.

Костяк исследовательской программы, вытекающей из биологической концепции вида, удобно проанализировать на блок-диаграмме (рис. 1).

Рис. 1. Логика исследовательской программы в биологической концепции вида (объяснения в тексте)

Логика этих исследований во многом продиктована заказом со стороны практической систематики. Одну из главных заслуг биологической концепции Э. Майр (1947) видит в том, что она упрощает описание многообразия. «В результате принятия современной биологической концепции вида, основанной на принципе географического замещения, — пишет он, — последовало *исключительное упрощение* системы всех тех групп, в которых ею неуклонно пользовались» (С. 231; курсив мой. — *Е.П.).* Коль скоро эти прагматические задачи определяют, как я полагаю, базис всей программы, изучение реальных ситуаций стало рассматриваться большинством исследователей прежде всего как средство для установления таксономического ранга форм, взаимодействующих друг с другом в зонах их контакта. Эта линия исследований показана на рис. 1 толстой стрелкой.

Несравненно меньше внимания уделяется прогнозу развития исследуемой ситуации во времени. Соответственно практически неразработанными остаются теоретические принципы такого прогноза. Достоверно установленные факты интенсивной гибридизации между заметно дивергировавшими формами (которые даже сторонники биологической концепции неохотно вынуждены признать «видами»)[3] не нарушают уверенности неодарвинистов в исключительной монополии дивергентной эволюции. Наиболее вероятным исходом ныне идущих процессов межвидовой гибридизации (неожиданным образом признаваемой в рамках концепции) считают восстановление генетической обособленности родительских видов за счет «совершенствования изолирующих механизмов» через избирательную элиминацию

[3] В этих случаях даже самые убежденные приверженцы биологической концепции вида руководствуются, по существу, «морфологическими» представлениями о виде.

гибридов. Допускаются отдельные случаи «слияния» видов, но рассматриваются они как явные аномалии, обязанные преимущественно или исключительно антропогенным факторам. В силу всего сказанного вопрос о значимости ретикулярной эволюции посредством гибридогенного видообразования снимается сам собой: эволюционные последствия могут иметь лишь процессы гибридогенной интеграции ниже видового уровня. «Современные неодарвинисты, — пишет А. А. Любищев (1982. С. 101), — признают существование ретикулярной эволюции лишь в рамках менделевских скрещиваний. Фактически они принимают два сорта эволюции: микроэволюцию ретикулярную и макроэволюцию дивергентную, но ретикулярная эволюция ими мыслится в чисто внутривидовых масштабах».

Поскольку межвидовая гибридизация в рамках биологической концепции вида есть либо логический нонсенс, либо аномальное исключение из общего правила, возникает необходимость совместить эти представления с обилием в природе случаев гибридизации между заметно дивергировавшими формами, интуитивно воспринимаемыми в качестве «видов». Для таких ситуаций в биологической концепции вида зарезервирована невидимая лазейка, куда с «черного хода» пропускают морфологическую концепцию вида. Постоянная потребность в последней со стороны биологической концепции отражена в понятии «пограничные случаи». Сюда относятся такие формы, которые по характеру своих пространственных отношений (аллопатрия, парапатрия) могут рассматриваться как подвиды, а по степени морфологической дивергенции — как «хорошие виды» (Майр, 1947).

Влияние морфологической концепции на сознание систематика (в том числе и принадлежащего к сторонникам биологической концепции) настолько сильно, что он не решается понизить статус таких форм ниже видового без специальных оговорок. Для оправдания этой процедуры в биологической концепции вида предложена целая система понятий, на основе которой таксономический ранг гибридизирующих форм устанавливается исходя из оценок размаха гибридизации (Short, 1969a). Это своеобразный компромисс, согласно которому безоговорочно отказывают в видовом статусе лишь тем формам, в зонах вторичного контакта которых гибриды составляют практически 100% смешанной популяции (по выдвинутому правилу — более 95%). Такие таксоны предложено считать подвидами либо «мегаподвидами», если они резко дифференцированы морфологически и распадаются на хорошо диагностируемые географические расы (Amadon, Short, 1976). Если размах гибридизации ниже и варьирует в пределах 11—95% (по концентрации гибридов), взаимодействующие формы не признают «биологическими видами», а обозначают как «таксономические виды» (по другой терминологии — «полувиды»). К числу «биологических» («хороших»?) видов позволено относить формы, размах гибридизации между которыми не

превышает 10%. Это, бесспорно, еще одна серьезная уступка морфологическому взгляду на «вид», довольно плохо согласующаяся с его определением в рамках биологической концепции.

Следует также заметить, что при всей кажущейся строгости рассмотренных рекомендаций, оперирующих *количественными* показателями, при ближайшем рассмотрении они оказываются чистейшей фикцией. Дело в том, что оценить концентрацию особей гибридного происхождения с точностью до 5—10% практически невозможно, так как значительная часть из них фенотипически неотличима от особей родительских форм (Picozzi, 1976)[4]. А подсчет выявляемых промежуточных («гибридных») фенотипов не дает возможности установить интенсивность потока генов, т. е. истинную меру интеграции родительских генофондов. К тому же получаемые оценки концентрации гибридных фенотипов будут различными при использовании разных методов анализа (например, традиционных и «генетических» — Morgan et al., 1984) и при изучении разных пар гибридизирующих форм. Эти оценки, в частности, окажутся сильно заниженными в случае гибридизации форм, различающихся слабо выраженными диагностическими признаками и (или) малым их числом (Панов, 1986). Иными словами, эти оценки не могут служить стандартной основой таксономического ранжирования.

Пренебрегая всеми этими соображениями и декларативно принимая границу «допустимой для видов» гибридизации на уровне 10%, приверженцы биологической концепции отчасти преуспевают в том, чтобы уменьшить число случаев, не согласующихся с аксиоматикой этой концепции. По Э. Майру (1968. С. 343): «Вторичное слияние двух первоначально изолированных подвидов — явление, конечно, обычное у птиц. Таким образом, большинство примеров так называемого слияния видов на самом деле представляет собой скрещивание подвидов, необдуманно названных видами». Такая замена терминов («подвид» вместо «вид») не вызывала особых возражений, если бы она не влекла за собой резкого смещения содержательных установок. Суть этого смещения в том, что биологически нетривиальная ситуация (генетическая интеграция общностей, различающихся всей суммой морфологических, этологических и экологических свойств) низводится до уровня обыденного случая гибридизации между популяциями ранга подвидов, находящимися на зачаточных стадиях дивергенции и различающимися лишь отдельными второстепенными признаками (например, тоном

---

[4] По данным этого автора, в зоне гибридизации черных и серых ворон («проблемные виды» *Corvus corone* и *C. cornix*) в Шотландии в потомстве пар, состоящих из фенотипически «чистых» *corone,* присутствует до 38% фенотипических гибридов, а в потомстве пар «фЕнотипический гибрид» X «фенотипически чистые» *corone* либо *cornix* до 21% особей имеют «чистый» фенотип *corone.* См. также статью В. Н. Блинова с соавторами в настоящем сборнике.

окраски).

Предлагаемая Э. Майром процедура понижения статуса гибридизирующих популяций, «необдуманно названных видами», до ранга «подвидов» неудовлетворительна также и в формально-терминологическом плане. В частности, здесь содержится явный намек на существование некоего хиатуса между категориями «вид» и «подвид», что полностью противоречит введенному самим же Э. Майром понятию «пограничные случаи». Изобилие таких пограничных случаев, которые, по словам этого автора, нельзя считать исключением (Майр, 1947), автоматически превращает оппозицию «вид или подвид», в которой эти категории дискретны и противостоят друг другу, в континуум «вид — пограничные случаи — подвид».

Нетрудно видеть, что уже само по себе признание реальности такого континуума таит в себе смертельную угрозу для биологической концепции вида. Ради ее спасения (по принципу привлечения аргументов post hoc, задним числом — см. рис. 1) и предпринята попытка представить этот континуум в виде дискретного ряда: гибридизация на уровне до 10% —«виды», в границах 11—95% —«полувиды», при интенсивности свыше 95% — «подвиды». Отныне качественная граница между «видом» и «подвидом» (отсутствие — присутствие гибридизации) заменяется количественной. А чтобы придать этой 10%-й границе характер качественной, вводятся новые, дополнительные, аргументы совершенно спекулятивного характера. Суть их в том, что при концентрации в смешанной популяции не более 10% гибридов они не в состоянии осуществить значимое перемешивание генных пулов родительских форм, которые остаются, таким образом, достаточно автономными биологическими системами.

Вся искусственность подобных построений более чем очевидна. Существенный их дефект заключается, помимо всего прочего, в недооценке динамичности процессов гибридизации и в связанной с такой недооценкой односторонности прогноза. Любопытно, что прогнозируется в подавляющем большинстве случаев восстановление status quo (дизруптивный отбор в пользу обеих родительских форм, якобы осуществимый через элиминацию гибридов), т. е. такой ход событий, который запрограммирован логической структурой биологической концепции, но недоказуем эмпирически. В то же время прямо противоположный ход событий— именно интенсификация гибридизации с преодолением «10%-й границы» и с лавинообразным развитием интрогрессии — практически не обсуждается в качестве прогнозируемого варианта, хотя именно этот вариант имеет множество эмпирических подтверждений.

Я имею в виду ситуацию с так называемыми «квазивидами» (Haffer, 1986), т. е. с формами, репродуктивно изолированными в одних зонах перекрывания их ареалов и полностью утратившими свои границы (по типу «слияния видов») в других. Как станет

ясно из примеров, приводимых ниже, генетическая автономность в такой паре «квазивидов» есть начальное состояние, а полная утрата ими самостоятельности — конечная стадия процесса. Вполне понятно, что на промежуточном этапе 10% -й гибридизации процесс не остановился и не пошел вспять, а развивался по линии интенсификации перемешивания генных пулов.

В итоге всего сказанного приходится признать, что попытки проведения количественных границ между таксонами могут удовлетворить лишь музейного каталогизатора, но не исследователя процессов микроэволюции. Формальное расчленение континуума «подвид — мегаподвид — полувид — вид» на конечное число неких отдельностей есть прагматически удобная фикция, но не решение сущностных проблем видообразования. Избегание скрещиваний с представителями других общностей, равно как и степень приспособленности гибридов не могут служить единственным (или даже наиболее важным) критерием вида, если мы хотим установить границу между категориями «уже вид» и «ещё не вид».

На это неоднократно указывали великие натуралисты прошлого, отдавшие жизнь изучению гибридизации. «Нет никакого качественного различия между видами, расами и разновидностями, — писал в 60-х гг. прошлого века исследователь проблемы вида у растений Ш. Ноден. — Искать его (различие.— *Е.П.)* —значит гоняться за химерами. Все эти три объекта представляют одно и то же, и слова, претендующие на различение их, указывают лишь на *степень различий* между сравниваемыми формами» (курсив мой. — *Е.П.).* Ту же мысль проводит и Г. Мендель: «Насколько мало удалось провести резкую границу между видами и разновидностями, настолько же мало удалось доселе и установить существенное различие между гибридами видов и разновидностей»[5].

Приходится признать, что биологическая концепция вида не дала в этом плане ничего принципиально нового. Сконцентрировав внимание на упорядочении описания биологического разнообразия («упрощение системы») и указав попутно на феномен «пограничных случаев», она не уделила достаточного внимания процессуальному их изучению. Вопрос о возможной значимости ретикулярной эволюции за счет интеграции резко различных генофондов не был поставлен всерьез, поскольку сама эта идея противоречила основному постулату о первостепенной важности «охраны генофонда» (концепция изолирующих механизмов).

[5] Обе цитаты из работы А. Е. Гайсиновича (1988).

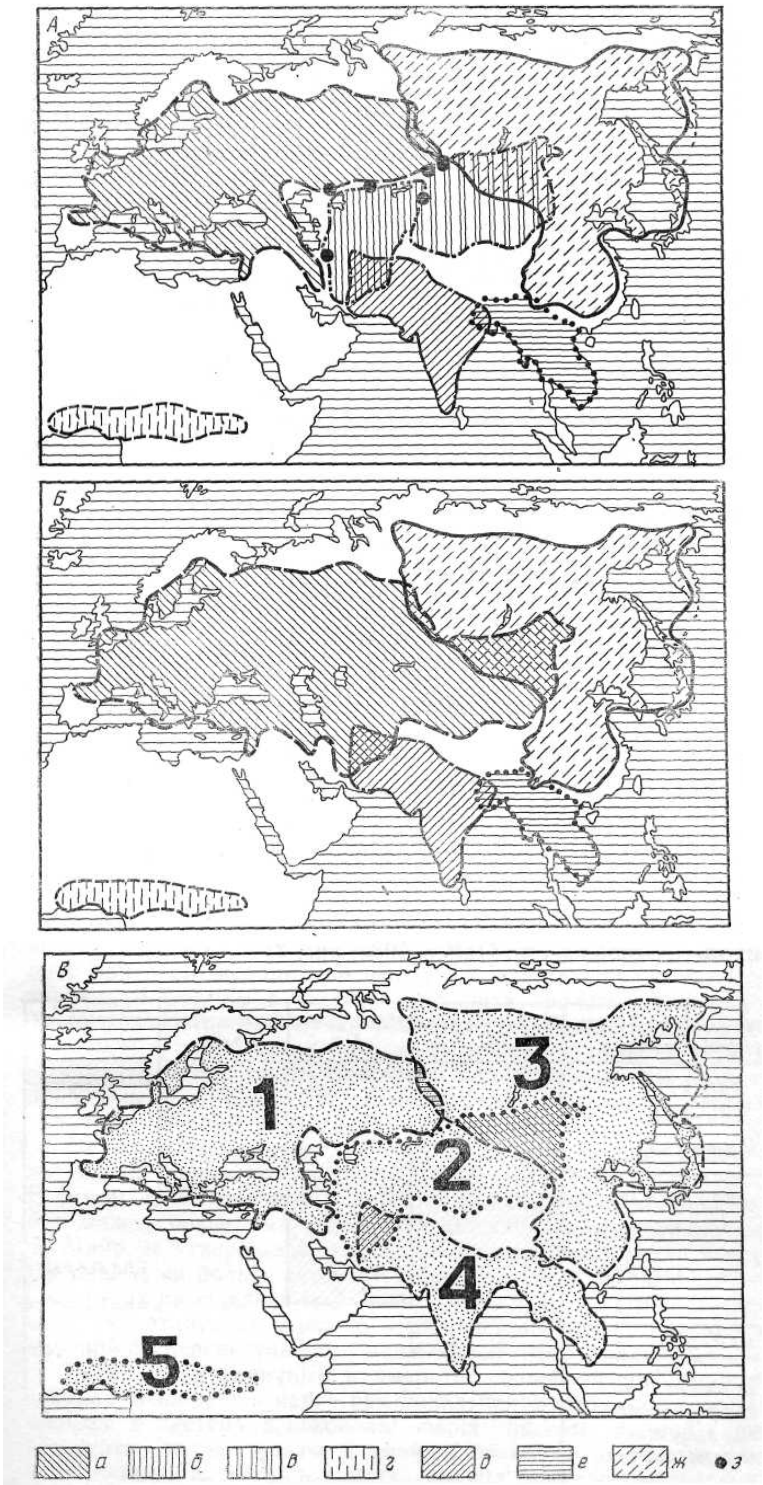

Рис. 2. Таксономическая структура группы мелких палеарктических сорокопутов р. *Lanius* с позиций эволюционной (А; 7 видов), биологической (Б; 5 видов) и зоогеографической (ее «эволюционно-морфологический вариант» — В; 1 вид, 5 секторов) концепций вида: *а* — *collurio* (1 в позиции «В»); *б* — *phoenicuroides*; *в* — *isabellinus* (*б* + *в* = 2 в позиции «В»); г — *gubernator* (5 в позиции «В»); *д* — *vittatus*; *е* — *collurioides* (*д* + *е* = 4 в позиции «В»); *ж* — *cristatus* (3 в позиции «В»); *з* — зоны гибридизации (по: Panow, 1983 (*А*), Vaurie, 1955 *(Б)*, Еск, 1973 (В))

В результате феномен «межвидовой гибридизации» приобретает статус аномалии, нарушающей ожидания, продиктованные парадигмой биологической концепции вида (см.: Кун, 1975). Чтобы признать гибридизацию между резко различающимися формами значимым фактором эволюции, необходимо изменить весь строй понятий (парадигму) биологической концепции вида, к чему в данный момент не готовы ни идеологические ее лидеры, ни следующие ее принципам систематики-практики, для которых признание естественности межвидовой гибридизации означает ломку всех привычных таксономических конструкций.

Положение могло бы показаться безвыходным, если бы параллельно с биологической концепцией вида не существовало иных представлений о виде, по сути дела ничем не уступающих ей (рис. 2). Общая черта этих воззрений — менее жесткие и не столь категоричные критерии вида, чем в биологической концепции. Во всяком случае критерий репродуктивной изоляции ни в одной из них не имеет решающего значения, что уже само по себе позволяет избежать множества терминологических трудностей и неувязок, на которые постоянно натыкается биологическая концепция в вопросе о границах вида.

Имеются в виду системы взглядов, обозначаемые как «филогенетическая», «эволюционная» и «зоогеографическая» концепции вида. Сравнительный их анализ дан в недавнем обзоре Ю. Хаффера (Haffer, 1986). Здесь я лишь коротко суммирую его выводы, особо акцентируя вопрос о месте критерия репродуктивной изоляции в рамках каждой из этих концепций.

Программой направления, развиваемого под флагом «филогенетической концепции вида», является изучение морфологической дифференциации и динамики пространственных отношений на ранних этапах формообразования. Объектом этих исследований служат хорошо диагносцируемые популяции, относительно которых можно предполагать, что они в ходе своей истории приобрели собственные уникальные признаки («апоморфные признаки» по терминологии кладизма). Каждая популяция с уникальным набором признаков, полученных от своего предка и самостоятельно приобретенных, рассматривается как «филогенетический вид». Критерием его будет, таким образом, фенотипическая уникальность. Критерий репродуктивной изоляции неприемлем по самой сути программы, направленной на анализ эволюционных событий «внутри» больших политипических видов. Иными словами, единицей эволюции здесь считают общности, соответствующие в целом «подвиду» в понятиях биологической концепции (подробнее см.: Cracraft, 1983). Перед нами, по существу, морфологическая концепция вида, обогащенная динамизмом эволюционного подхода.

К филогенетической концепции вида во многом близка эволюционная

концепция. «Эволюционный вид» рассматривается как филум, имеющий собственную историю и собственную эволюционную тенденцию. Несколько общий характер этого определения наводит на мысль, что речь здесь идет о более широкой временной перспективе, нежели при обсуждении истории «филогенетического вида». Это вполне объяснимо, если учесть, что эволюционная концепция была впервые предложена палеонтологом (Simpson, 1951). Отсюда, вероятно, и не столь настойчивое акцентирование критерия репродуктивной изоляции, во многом не совместимого с идеей генеалогической преемственности видов во времени (Степанян, 1983). В рамках эволюционной концепции даже широко гибридизирующие популяции в определенных случаях рассматриваются в качестве самостоятельных «эволюционных видов». Таковы, в частности, «мегаподвиды» (как их понимают в биологической концепции), связанные друг с другом узкими гибридными зонами. Считается, что уникальность каждой такой общности сохраняется вопреки существующим между ними потоку генов. В качестве «эволюционных видов» рассматриваются также гибридизирующие формы, не имеющие ближайшего общего предка (т. е. формы, которые, не являются «сестринскими»), вне зависимости от того, насколько интенсивна гибридизация между ними.

Что касается третьей концепции вида, в известном смысле противостоящей биологической концепции — именно концепции зоогеографической, то она выступает в нескольких близких друг другу модификациях. Ю. Хаффер относит сюда категорию «надвида», состоящего нередко из нескольких репродуктивно изолированных аллопатрических (алловиды) или парапатрических (паравиды) «биологических видов». Другая модификация идеи зоогеографического вида — это так называемый «круг форм» (Formenkreis), который может включать в себя наряду с географически викариирующими (репродуктивно изолированными, либо гибридизирующими) формами также частично симпатричные «биологические виды». Резко дифференцированные морфологически компоненты такого «круга форм» рассматриваются как «секторы» независимо от того, гибридизируют ли они в зонах контакта либо сохраняют свою генетическую замкнутость в условиях аллопатрии, парапатрии или частичной симпатрии (см. рис. 2 *е*). В ее современном варианте идея «круга форм» воплощена в так называемой «эволюционно-морфологической концепции вида», в рамках которой «вид» представляет собой нечто вроде подрода традиционной систематики. Свою задачу сторонники последнего направления видят в изучении путей автогенетических преобразований некоего исходного архетипа. Нетрудно видеть, что границы зоогеографического вида оконтуриваются без учета того, будет ли он объединением скрещивающихся или репродуктивно изолированных общностей. Единственным критерием «вида» здесь служит его *широкая симпатрия* с другими родственными формами.

Из всего сказанного становится очевидным, что представления о виде как о необратимо замкнутой генетической системе не есть откровение свыше. Это всего лишь одна из возможных теоретических систем, которой противостоят другие, не требующие в рамках поставленных ими задач безоговорочного принятия критерия репродуктивной изоляции. Следует подчеркнуть также что научную значимость разных концепций вида имеет смысл сравнивать не в понятиях «правильно—неправильно», а с точки зрения логической непротиворечивости теоретических установок, научной значимости поставленных задач и меры эффективности подходов, избранных для решения этих задач.

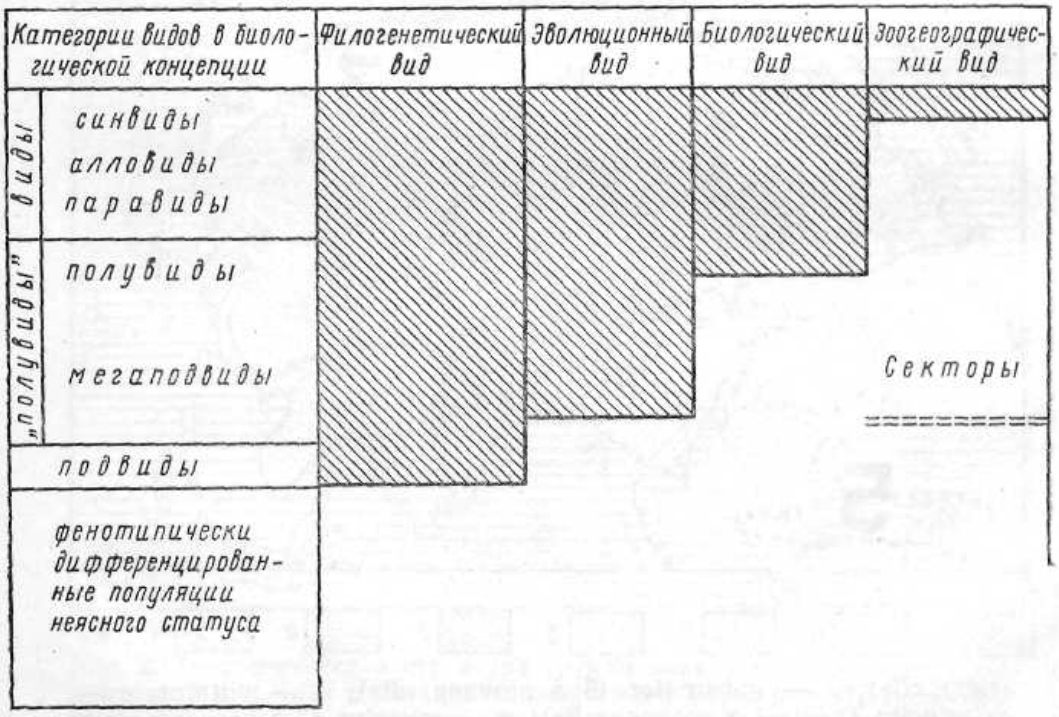

Рис. 3. Нижняя граница вида в разных концепциях вида (относящиеся к «виду» заштриховано) (по Haffer, 1986, с изменениями)

В результате циркулирования в научном сообществе идей, порожденных разными концептуальными схемами, мы постоянно вынуждены выбирать между теми или иными «стандартами» вида. Обычно при этом речь идет о «широком» и «узком» понимании вида. На основе сказанного выше эту простую оппозицию можно точнее выразить в виде четырехчленной градации. Наиболее узкое понимание вида принадлежит «филогенетической» концепции, в рамках которой «нижняя граница вида» (Haffer, 1986) проводится таким образом, что в качестве видов рассматриваются хорошо дифференцированные «подвиды». «Эволюционная концепция» отказывает в видовом статусе «подвидам», но включает в число видов «мегаподвиды» и «полувиды» («таксономические виды»). В биологической

концепции граница вида проводится еще выше, поскольку «полувидам» отказано в статусе полноценных «биологических видов». И наконец, самую широкую трактовку вида дает «зоогеографическая концепция», допускающая объединение в пределах вида нескольких репродуктивно изолированных друг от друга «биологических видов» (подробнее см.: Haffer, 1986; рис. 3).

3. Аномальный характер понятия «межвидовая гибридизация» в рамках биологической концепции вида

Как мы могли убедиться, существует целый ряд факторов социально-психологического плана, предопределяющих известную произвольность оконтуривания границ вида. К их числу относятся полуинтуитивное следование морфологическому пониманию вида, условность количественных оценок эффективности репродуктивной изоляции, многообразие «стандартов» вида и т. д. По существу, исследователь может повышать или понижать ранг таксона в соответствии со своими научными пристрастиями и со своей субъективной позицией. Еще Ч. Дарвин (1939. С. 303) писал по этому поводу, что при разрешении вопроса, следует ли известную форму признать за вид или разновидность, единственным руководящим началом является мнение натуралистов, обладающих верным суждением и большой опытностью.

Эта цитата в какой-то мере перекликается с уже знакомым нам высказыванием Э. Майра о том, что большинство примеров так называемого слияния видов на самом деле представляет собой скрещивание подвидов, необдуманно названных видами. По всей видимости, не существует никаких способов проверить справедливость этого утверждения, пока речь идет о таксонах, входящих в обширную категорию «пограничных случаев» (см. выше). Однако существуют и другие ситуации, когда натуралист при всем желании не решится отказать широко гибридизирующим формам в статусе «хороших» биологических видов. Таковы, в частности, случаи гибридизации между формами, отвечающими рангу видов по самому жесткому из всех возможных критериев (предлагаемому «зоогеографической концепцией вида»)—именно по возможности их сосуществования в условиях широкой симпатрии.

Не отрицают реальности такого рода случаев даже наиболее последовательные приверженцы биологической концепции вида. В самом деле, говоря об ошибочности истолкования гибридизации между подвидами в качестве «межвидовой» гибридизации, 3. Майр не утверждает, что такая ошибка имеет место всегда. Он пишет: «в большинстве случаев». Однако и здесь, и во многих других рассуждениях Э. Майра и его последователей настойчиво акцентируется мысль о редкости, аномальности и эволюционной бесперспективности межвидовой гибридизации.

Перед нами типичный пример той конфликтной ситуации, которая возникает в науке при появлении фактов, не укладывающихся в систему основополагающих аксиом данной науки. Признать такие факты нормой, а не каким-то экзотическим исключением из установленных правил значило бы поставить под сомнение сами эти правила и покоющуюся на них логику существующих концепций и теорий. Такого рода чужеродные для теории факты, именуемые «аномалиями» (Кун, 1975), естественным образом встречают открытое или замаскированное противодействие со стороны приверженцев данной теории. Как пишет Т. Кун (1975. С. 107), эти ученые «...будут изобретать бесчисленные интерпретации и модификации их теорий post hoc для того, чтобы элиминировать явное противоречие».

Целый ряд положений был выдвинут и биологической концепцией вида ради устранения бросающихся в глаза противоречий между пониманием вида как генетически замкнутой системы и неоспоримыми фактами широкой межвидовой гибридизации. Эти положения можно было бы назвать гипотезами, если бы существовала программа эмпирического тестирования данных положений. В действительности же все сводится к единичным попыткам проверки соответствия этих гипотез реальному положению вещей, причем такие попытки начали предприниматься лишь в самые последние годы. Все это заставляет рассматривать тезисы, высказанные для защиты биологической концепции от аномалий «межвидовой гибридизации», как априорные постулаты.

Ниже я приведу лишь четыре таких постулата, чтобы далее оценить в соответствии с имеющимися фактами меру их соответствия изученным случаям гибридизации птиц в природе.

1. Гибриды первого поколения от межвидовых скрещиваний в норме обладают пониженной приспособленностью, испытывают затруднения в приобретении полового партнера и обладают резко пониженной фертильностью либо вообще стерильны.

2. Если гибриды первого поколения все же фертильны, доля их в смешанной популяции столь мала, что они не способны осуществить сколько-нибудь значимый поток генов между популяциями родительских форм.

3. Если в данный момент гибридизация имеет заметный размах (концентрация гибридов разных поколений в пределах 10% от численности смешанной популяции), то следует ожидать уменьшения интенсивности гибридизации, но не расширения ее.

4. Причина межвидовой гибридизации (в частном случае — слияния видов) в нарушении естественных процессов под воздействием антропогенных факторов.

В задачу последующих разделов не входит полное опровержение всех этих положений. В относительно скудной, разрозненной литературе по естественной гибридизации птиц (и в несколько более полной — по их гибридизации в неволе)

можно найти отдельные подтверждения справедливости перечисленных тезисов. Однако имеется также немало фактов, в той или иной степени противоречащих сформулированным постулатам. Полный обзор этих материалов приводится в другой работе (Панов, 1989). Здесь я ограничусь немногими примерами, ставящими под сомнение универсальность и всеобщность основополагающих положений биологической концепции вида.

4. Жизнеспособность и степень фертильности гибридов

Многочисленные эксперименты по межвидовой гибридизации птиц в неволе дают подтверждение жизнеспособности гибридов, которые в ряде случаев фертильны (Gray, 1958). В частности, среди гусеобразных (Anserilormes) известно 78 вариантов скрещиваний видХвид, дающих плодовитое потомство, и среди них—11 межродовых и 8 межтрибальных (например, кряква *Anas platyrhynchosXTara Somateria mollissima).* В неволе получены также 5 вариантов тройных гибридов, в одном случае с участием 2 видов из одной трибы *(Netta rufina, Netta preposae)* и одного *(Anas platyrhynchos)* из другой (Scherer, Hilsberg, 1982). Скрещивания кряквы *A. platyrhynchos* и шилохвости *A. acuta* дали гибриды второго — четвертого поколений (Sharpe, Johnsgard, 1966).

Показанная в такого рода экспериментах потенциальная возможность межвидовых скрещиваний нередко реализуется и в природе. Помимо весьма многочисленных эпизодов так называемой «случайной гибридизации» имеет место также вполне регулярное скрещивание между симпатрическими видами. Например, среди гусеобразных в гибридизацию вступают относящиеся к разным родам канадская казарка *Branta canadensis hutchinsii* и белый гусь *Chen c. caerulescens.* К настоящему времени известно не менее 45 гибридов. В зимующих стаях канадской казарки они составляют 0,02—0,03%. К сожалению, взаимоотношения этих видов в период гнездования специально не исследовались. Тем не менее есть сведения о двух случаях успешного гнездования самцов-гибридов в парах с самками канадской казарки (Prevett, Maclnnes, 1972).

Гораздо более массовый характер принимает гибридизация между семисимпатрическими белым гусем *Chen c. caerulescens* и гусем Росса *C. rossi* в смешанных колониях этих двух видов. К 1979 г. было описано 160 гибридов. Они плодовиты при скрещивании друг с другом и при возвратных скрещиваниях (по крайней мере — с гусем Росса). Механизм определения пола у гибридов не нарушен, соотношение в численности самцов и самок у них не отклоняется от нормы. Гибридизация, судя по всему, носит интрогрессивный характер и продолжает углубляться, ставя под угрозу существование гуся Росса (менее многочисленного) как уникальной генетической системы. Этот вид первоначально мономорфен — в отличие

от белого гуся, имеющего два варианта окраски (белую и «голубую»)[6]. В конце 70-х гг. все чаще стали встречаться «голубые» гуси Росса. Предполагается, что это особи гибридного происхождения, несущие фактор «голубой» окраски, полученной от белого гуся (Trauger et al., 1971; McLandress, McLandress, 1979). Перед нами пример так называемого «гибридогенного полиморфизма» (Панов, 1989), становление которого может быть косвенным свидетельством достаточно интенсивного потока генов между родительскими формами. В таком аспекте этот случай особенно интересен, поскольку показывает возможность двухступенчатого «горизонтального переноса генов» у птиц в результате гибридизации: сначала от голубого к малому белому гусю (см. сноску), а затем от последнего — к гусю Росса.

Если говорить о потенциях гибридов в качестве агентов горизонтального переноса генов от одной формы к другой (о процессах интрогрессии), то здесь особенно интересны такие формы, которые, будучи в той или иной мере симпатричными, склонны сохранять свою автономность в силу существования достаточно эффективных прекопуляционных барьеров изоляции. Такие формы, весьма ограниченно гибридизирующие друг с другом, даже в системе понятий биологической концепции обладают статусом «видов». При этом выясняется, что гибриды между ними вполне жизнеспособны и плодовиты, так что увеличение их концентрации (по тем или иным причинам, см. ниже) поведет к интрогрессии и/или к слиянию видов.

Примером такой ситуации могут служить два вида поморников (южный *Catharacta maccormicki* и бурый *C. ionnbergi)*, симпатричные в области перекрывания их ареалов на тихоокеанском побережье Антарктики. Они различаются по окрасочным и размерным признакам (включая сюда пропорции конечностей и клюва), деталями демонстративного поведения, особенностями социальной организации и биологией питания. Количество смешанных пар в 4—10 раз меньше, чем можно было ожидать в случае отсутствия ассортативного скрещивания. Из находившихся под наблюдением 28 птенцов-гибридов *F*\ лишь один погиб, а 27 благополучно покинули гнезда. Последующая их выживаемость, по данным возвратов окольцованных особей, составляет 6%, при 3% для одного из родительских видов и 2% — для другого. Один из гибридов *F*\ в возрасте 8 лет гнездился в паре с С. *maccormicki* и вырастил двух жизнеспособных молодых (Parmelee, 1988).

Успешное размножение гибридов между семисимпатрическими и симпатрическими видами документировано во многих случаях— у представителей 6 отрядов (Gruiformes, Galliformes, Falconiiormes, Charadriiformes, Columbiformes,

---

[6] Предполагают, что полиморфизм у снежного гуся возник в результате гибридизации двух первоначально самостоятельных видов — голубого белого гуся *Chen (Anser) caerulescens* (северо-восток Неарктики) и малого белого гуся *C. (A.) hyperboreus* (северо-запад Неарктики) (Meise, 1975; Cramp, Simmons, 1980;

Passeriformes) и 14 семейств (Gruidae, Phasianidae, Tetraonidae, Falconidae, Laridae, Sternidae, Alcidae, Columbidae, Paridae, Turdidae, La-niidae, Parulidae, Ploceidae, Fringillidae) (Панов, 1989). Есть данные о многократном размножении одной и той же гибридной особи (например, у гибридов тонкоклювой *Uria aalge* и толсто-клювой *U. lomvia* кайр, вероятно, у речной *Sterna hirundo* и розовой S. *dougallii* крачек — см.: Hays, 1975; Birkhead et al., 1986). Самец-гибрид между американскими золотокрылой и синекрылой червеедками *(Vermivora chrysoptera, V. pinus,* Parulidae) участвовал в размножении на протяжении 6 лет (Short, 19696).

Особо следует рассмотреть вопрос о репродуктивных потенциях гибридов между парапатрическими формами, гибридизирующими вдоль фронтов противостояния, соприкосновения или слабого перекрывания их ареалов. В биологической концепции им, как правило, отказывают в статусе полноценных видов, относя эти формы к категории «пограничных случаев» (см. раздел 2). Обычно такого рода формы рассматривают в качестве «мегаподвидов» или «полувидов». При этом принято говорить о том, что мегаподвиды «почти достигают статуса видов» (Amadon, Short, 1976), а полувиды можно трактовать как «таксономические виды». Один из аргументов, привлекаемых в подтверждение этих трактовок, состоит в том, что степень морфобиологической дивергенции гибридизирующих форм в подобных случаях настолько значительна, что эффективная интеграция их генофондов неосуществима, т. е. гибриды должны обладать пониженной жизнеспособностью и плодовитостью. Этим в свою очередь объясняют узость гибридных зон на стыках ареалов мегаподвидов либо полувидов, считая, что она обусловлена «отбором против гибридов», их избирательной элиминацией.

Справедливость подобной позиции становится предметом эмпирического анализа лишь в самые последние годы. В. Мур и В. Кениг (Moore, Koenig, 1986) исследовали репродуктивный успех в разных вариантах скрещиваний на трансекте, пересекающем ареалы двух форм американских дятлов рода *Colaptes* (*auratus* и *cafer*) и находящуюся между ними гибридную зону. Оказалось, что в центре этой зоны, где до 95% особей имеют признаки гибридного происхождения, плодовитость не отличается от той, которая имеет место в ареалах родительских форм. Наблюдается лишь слабая тенденция к снижению репродуктивного успеха в парах типа «гибрид х гибрид». В целом речь может идти о «высоком репродуктивном успехе гибридов» (Moore, 1987). Отсюда напрашивается несколько важных следствий, одно из которых — реальная возможность эффективного объединения генофондов (по существу сингенеза) в случае гибридизации мегаподвидов, «почти достигших статуса видов».

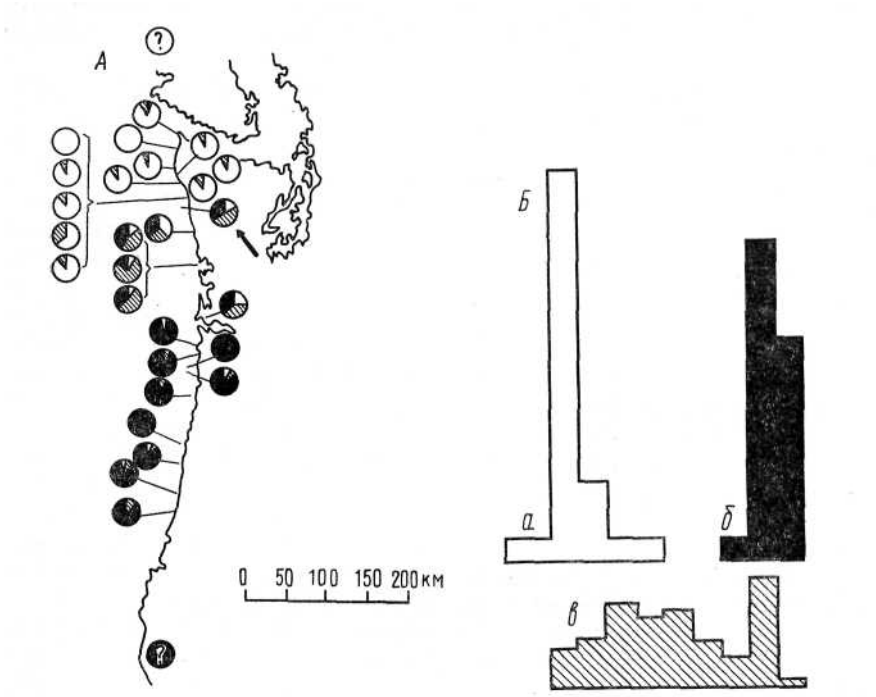

Рис. 4. Фенотипический состав гнездовых колоний в зоне гибридизации серокрылой *Larus glaucescens* и западной *L. occidentalis* чаек на северо-западе США (*А*) и частоты распределения экземпляров с разными значениями гибридного индекса в зоне гибридизации и за ее пределами (*Б*): *а* — фенотипы glaucescens (на гистограмме — значения гибридного индекса в Британской Колумбии, Канада); *б* — фенотипы occidentalis (на гистограмме — значения гибридного индекса в Калифорнии, США); *в* — гибридные фенотипы (на гистограмме — значения гибридного индекса в колонии, показанной стрелкой). Кружками со знаком «?» показаны места размещения колоний родительских видов, ближайшие к зоне гибридизации (их фенотипический состав не изучен) (по Hoffman et al., 1978, с изменениями)

Сходные результаты получены при изучении репродуктивного успеха в зоне перекрывания ареалов и гибридизации двух видов чаек—серокрылой *Larus glaucescens* и западной *L. occidentalis,* гнездящихся совместными колониями на северо-западе США (Hoffman, et al., 1978). До момента обнаружения гибридизации эти чайки рассматривались в качестве «хороших видов»: они вполне дифференцированы морфологически и тяготеют к разным местообитаниям. В зоне контакта, по мнению авторов, сохраняется тенденция к ассортативному скрещиванию, но при этом доля фенотипических гибридов[7] колеблется в разных колониях от 29,4 до 63,3% (рис. 4). Как видно из таблицы, показатели плодовитости в разных вариантах скрещиваний остаются примерно одинаковыми с тенденцией к увеличению репродуктивного успеха пар, включающих в себя гибридных особей. Все это дало повод к предложению (Ratti, 1984) объединить *L. glaucescens* и *L. occidentalis* в один вид, что вряд ли приемлемо, ибо в таком случае в состав этого вида следовало бы включить почти все виды палеарктических «крупных белоголовых чаек» (*L. argentatus, L. glaucoides, L. thayeri,*

[7] Следует помнить об условности этого подразделения гибридизации на «ограниченную» и «пространственно локализованную», поскольку возможны случаи ограниченной гибридизации в узко локализованной области.

L. hyperboreus, L. schistisagus), связанные друг с другом потоками генов (Панов, 1989).

Таблица. Успех размножения в разных вариантах скрещиваний в гибридной популяции *Larus glaucescens* x *L. occidentalis*

Вариант скрещиваний*	O x O	O x H	H x H	H x G	G xG	O x G
Число пар	11	23	25	11	9	2
Средняя величина кладки	2.45	2.74	2.76	2.72	2.22	2.00
Доля яиц, давших птенцов	0.26	0.14	0.19	0.13	0.20	0.00
Величина выводка при вылуплении	1.82	2,35	2.24	2.36	1.78	2.00

* O – фенотип *occidentalis*, G – фенотип *glaucescens*, H – гибридные фенотипы

Не обнаружено снижения репродуктивного потенциала и в зоне гибридизации двух видов каменок (плешанки *Oenanthe pleschanka* и испанской *O. hispanica),* различающихся не только по окраске, но также деталями формы крыла, способами социальной организации и демонстративным поведением, — в частности особенностями песен (Панов, 1989). На этом примере удается реконструировать все стадии перерастания континуально изменчивой гибридной популяции в дискретно-полиморфную (с преобладанием особей одного из родительских фенотипов и с небольшой примесью фенотипов с признаками другого родительского вида).

5. Влияние ограниченной и (или) пространственно локализованной гибридизации на популяции родительских форм

Рассматривая влияние гибридизации на генетическую конституцию популяций родительских форм, имеет смысл разграничить два круга явлений. Под ограниченной гибридизацией я буду понимать здесь гибридизацию в зонах симпатрии родительских форм, оцениваемую по доле фенотипических гибридов в границах до (максимально) 10%. Пространственно локализованной я буду называть гибридизацию, имеющую самый различный размах (вплоть до полного исчезновения «чистых» родительских фенотипов) и локализованную при этом в узкой зоне вторичного контакта, несопоставимо малой по площади с ареалами родительских форм[8].

Принято считать, что в обоих случаях гибридизация не способна сколько-нибудь заметно повлиять на генофонды родительских форм (см. раздел 3, постулат 2) из-за пониженной жизнеспособности и (или) репродуктивной бесперспективности гибридов. До недавнего времени эти утверждения имели чисто декларативный характер, но сегодня мы располагаем некоторыми данными (пока, к сожалению, весьма

[8] Следует помнить об условности этого подразделения гибридизации на «ограниченную» и «пространственно локализованную», поскольку возможны случаи ограниченной гибридизации в узко локализованной области.

немногочисленными), которые позволяют усомниться в универсальности рассматриваемого тезиса.

Если говорить об ограниченной «симпатрической» гибридизации, то здесь показателен уже упоминавшийся нами случай обмена генетическими материалами между гусями *Chen c. caerulescens* и С. *rossi.* В смешанных колониях этих гусей ежегодно производится на свет около 1,5 тыс. гибридов, что составляет около 0,15% от общей численности смешанной популяции (порядка 1 млн особей, из которых лишь 3—4% приходятся на *C. rossi)* и около 4,5% от численности последнего вида (Trauger et al., 1971). При этом идет достаточно интенсивный процесс «встраивания» генов белого гуся в геном гуся Росса. По мнению авторов, производивших подсчет, речь может идти даже о поглотительной гибридизации, угрожающей генетической уникальности относительно немногочисленного гуся Росса.

Два вида североамериканских дятлов (мексиканский *Picoides scalaris* и Наттела *P. nuttallii*) ограниченно гибридизируют в узкой зоне перекрывания их ареалов площадью 160Х40 км. К началу 70-х гг. было известно 44 гибрида (из них 8 предположительно *F\,* прочие, возможно, потомки баккроссов и других вариантов скрещиваний). При этом, как полагает Л. Шорт (Short, 1971), даже столь ограниченная гибридизация оказывает заметное влияние на фенотипические характеристики популяций, находящихся за пределами зоны вторичного контакта. Влиянию гибридизации этот автор приписывает 10—30% изменчивости в аллопатрических популяциях мексиканского дятла и дятла Наттела.

Весьма показателен детально изученный случай гибридизации между средним *Geospiza fortis* и малым G. *fuliginosa* земляными вьюрками на о. Большой Дафне в Галапагосском архипелаге. Эти виды симпатричны на многих Галапагосских островах, но на о. Б. Дафне регулярно гнездится только *G. fortis,* а особи G. *fuliginosa* систематически эмигрируют сюда с соседнего острова Санта-Круса. Здесь последние изредка гнездятся конспецифическими парами (6 случаев), но чаще — в парах с местными G. *fortis* (21 случай). Кроме того, зарегистрировано гнездование 5 пар с участием гибридов F_x (как самцов, так и самок). Хотя успех размножения при возвратных скрещиваниях ниже (30,0—36,4%), чем у чистых пар эмигрантов (51,7%) и у смешанных пар *fortis* х *fuliginosa* (до 51,2%), процессы интрогрессии достаточно интенсивны, чтобы оказать заметное влияние на фенотип популяции G. *fortis,* населяющей о. Б. Дафне. Эта популяция, в отличие от популяций данного вида с других островов, явно уклоняется в сторону *G. fuliginosa.* Компьютерные имитации показали, что для такого сдвига достаточно 10-й гибридизации на протяжении 7 поколений (20—35 лет), либо 1%-й гибридизации за 70 поколений (Boag, Grant, 1984; Grant, 1986).

Разумеется, столь динамичное развитие процессов интрогрессии во многом обязано малому размеру популяции *G. fortis,* населяющей крошечный островок Б. Дафне (в разные годы — от 200 до 1400 особей — Boag, Grant, 1984). В этом отношении ситуация резко отличается как от рассмотренных в начале этого раздела случаев «ограниченной симпатрической» гибридизации, так и от ситуаций, складывающихся в парапатрических гибридных зонах («пространственно локализованная» гибридизация).

Классическим примером такой гибридной зоны является область массовой гибридизации американских дятлов рода *Colaptes* (формы *auratus* и *cafer* — см. раздел 4). Ареалы этих форм занимают почти весь североамериканский материк (рис. 5).

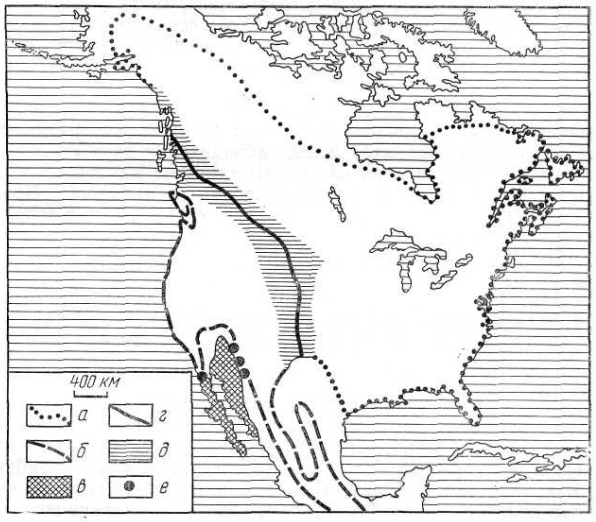

Рис. 5. Зоны контакта и гибридизации американских дятлов р. Colaptes: *а* — ареал формы auratus; *б* — ареал формы cafer; *в* — ареал формы chrysoides; *г* — центр гибридной зоны; *д* — полоса явной интрогрессии; *е* —скопления гибридов cafer×chrysoides (по: Short, 1972)

Уже упоминалось о том, что в центральной полосе гибридной зоны фенотипические гибриды составляют по 95% популяции, а по существу, вероятно, все 100% особей имеют гибридное происхождение. Промежуточные (гибридные) фенотипы вполне обычны также и за пределами собственно гибридной зоны — в полосе так называемой «явной интрогрессии» (Meise, 1975), простирающейся на 80—160 км в глубь ареала *auratus* и на 250— 1300 км в ареал *cafer.* Присутствие «чуждых» генов прослеживается на всем огромном пространстве ареалов обеих форм — до побережий Тихого и Атлантического океанов. Интересно, что признаки формы *auratus* выявляются даже у третьей формы *(chrysoides),* не контактирующей с *auratus,* но связанной потоками генов с формой *cafer.* Здесь мы вновь сталкиваемся со случаем своеобразной «двухступенчатой» гибридизации: (*auratus* x *cafer*) x *chrysoides,* несколько напоминающей ситуацию с белыми гусями и гусем Росса (см. раздел 4). Приблизительное представление о временных масштабах процессов интрогрессии в группе *auratus* — *cafer* — *chrysoides* дает гипотетический возраст становления

гибридной зоны между первыми двумя формами, оцениваемый в 7,5—13 тыс. лет (Short, 1965, 1972; полный обзор источников см.: Панов, 1989). Хотя согласно устоявшемуся мнению эта гибридная зона остается стабильной, есть свидетельства продолжающегося ее расширения в Канаде (McGil-livray, Biermann, 1987).

Аналогичная картина влияния узкой гибридной зоны на находящиеся за ее пределами популяции родительских форм описана для случая парапатрической гибридизации двух «проблемных видов» американских славок (Parulidae): миртового певуна *Dendroica coronata* и славки Одюбона *D. auduboni.* Предполагают, что 18—29% изменчивости в аллопатрических популяциях этих форм определяется потоком чуждых генов из гибридной зоны (Hubbard, 1969).

6. Реально ли ожидать «совершенствования» изолирующих механизмов в условиях начавшейся гибридизации?

Согласно третьему постулату, призванному в рамках биологической концепции вида оправдать логический парадокс «межвидовой гибридизации», такая гибридизация есть *временное* нарушение изолирующих барьеров. На следующей стадии гибриды, как полагают, избирательно элиминируются отбором, что должно привести к выработке изолирующих механизмов гораздо более эффективных, чем они были вначале.

Вместе с тем изучение реальных ситуаций показывает, что возможен совершенно иной сценарий развития событий. Замечательный пример быстрого углубления гибридизации, приведшего к локальному и, вероятно, необратимому слиянию видов,

дают хронологически документированные взаимоотношения серебристой чайки *Larus argentatus* и бургомистра *L. hyperboreus* в Исландии (Ingolfsson, 1970, 1987). Начало вселения первого вида на этот остров, в ареал *L. hyperboreus,* датируется 1927—1928 гг. Несмотря на резкие различия между этими видами в этологических характеристиках (в особенности в вокализации — Goente, 1982), уже менее чем через 40 лет, в 1964—1966 гг. фенотипические гибриды составляли в смешанных колониях этих видов от 77 до 97%. Данные, полученные на протяжении последующих 20 лет, свидетельствуют о том, что ситуация здесь практически не изменилась[9].

Можно полагать, что столь быстрое исчезновение границ между

---

[9] Согласно предварительным данным, величина кладки достоверно не различается при разных типах скрещиваний (как, вероятно, и размер выводка в момент вылупления). На основе данных по выживаемости птенцов в первые 1—4 недели сделано предположение о пониженном успехе птиц с фенотипом *«argentatus»* (гибридный индекс 6) и о повышенном — у особей с фенотипом *«hyperboreus»* (гибридный индекс 0). Нет указаний на снижение плодовитости и репродуктивного потенциала особей с промежуточными («гибридными») фенотипами. Средняя величина кладки у самок-«гибридов» (гибридные индексы 3—4) равна 2,8 (n = 10), у самок в парах с самцами тех же фенотипов — 2,7 (n = 17). Средняя величина выводка в первые дни после вылупления птенцов соответственно 2,2 (n = 10) и 2,0 (n = 17) (Ingolfsson, 1987).

видами объясняется в данном случае относительно замкнутым характером этой островной популяции чаек (о роли пространственной изоляции гибридных популяций в перерастании их в так называемые «скопления гибридов» см. ниже). Так или иначе здесь мы видим как бы конечное состояние процессов, начальные стадии которых можно наблюдать в других зонах симпатрии, не изолированных пространственно от основного массива родительских популяций. Единичные случаи гибридизации между *L. argentatus* и *L. hyperboreus* отмечены по всей области совместного обитания этих видов в северной Евразии (Ingolfsson, 1970; Кречмар, личное сообщение). Следующая стадия углубления гибридизации иллюстрируется ситуацией на севере Аляски, где фенотипические гибриды *L. argentatus smithsonianus* x *L. hyperboreus* составляют уже значимую часть смешанной популяции (4,4%, Spear, 1987). В Исландии эти процессы развития гибридизации достигают завершающей стадии «слияния видов».

Среди других ситуаций того же характера можно упомянуть о географической изменчивости размаха гибридизации двух видов гигантских буревестников *(Macronectes halli, M. giganteus;* Procellariiformes, Procellariidae) в Субантарктике. На островах Макуори и Марион эти виды, по существу, репродуктивно изолированы, хотя относительная малочисленность первого из них, казалось бы, благоприятствует межвидовой гибридизации. На о. Южная Георгия гибриды составляют уже 1,5%, тогда как на Фолклендских (Мальвинских) о-вах имеет место ситуация слияния видов (Burger, 1978; Johnstone, 1978; Cramp, Simmons, 1980; Hunter, 1987).

Пример с гибридизацией серебристой чайки и бургомистра в Исландии указывает на возможность очень быстрого перемешивания генофондов. Ярким примером тому может служить развитие гибридизации между кряквой *Anas platyrhynchos* и черной

уткой *A. rubripes* в Северной Америке (рис. 6).

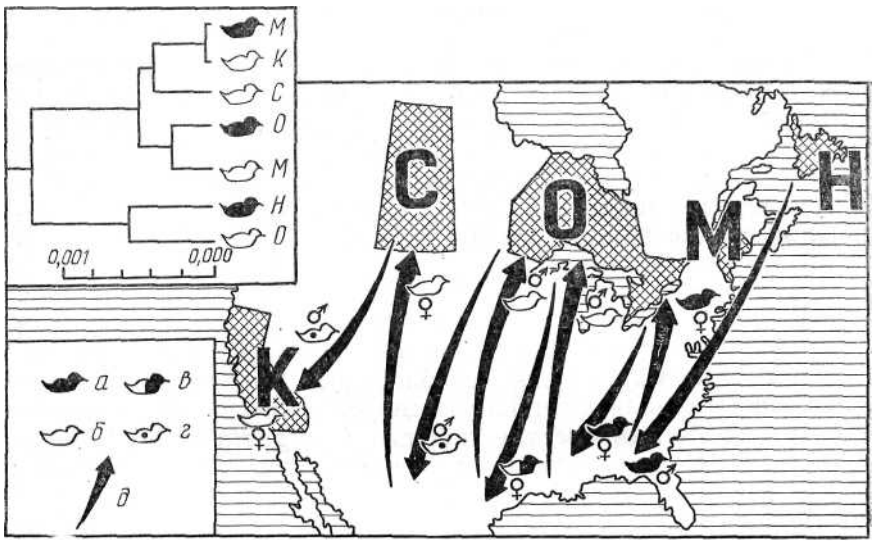

Рис 6 Механизмы интрогрессии при гибридизации кряквы *Anas platyrhynchos* и американской черной утки *A. rubripes* в Северной Америке. На врезке генетические дистанции (по Нею) для популяций из разных регионов (К — Калифорния, С — Саскачеван, О — Онтарио, М — Мэн, Н — Ньюфаундленд; *а* — фенотип *rubripes*; *б, г* — фенотип *platyrhynchos*; *в* — гибрид F^1; *г* — гибрид F^1 x *platyrhynchos* (многие из них имеют фенотип кряквы); *д*— пути миграций на зимовки и на места гнездования. Объяснения а тексте (по Ankney et al., 1986, с изменениями)

До конца XIX в. они были аллопатричны, но с 1900 г. началось быстрое расселение кряквы в ареал второй формы. Уже в 1964 г. кряква составляла в новых для нее районах восточных штатов 47% смешанной популяции. С 1964 г. до начала 80-х гг. доля гибридов в зоне симпатрии возросла с 2 до 55% (Панов,1989).

В силу того что у уток пары формируются на зимовках (Brodsky, Weatherhead, 1984), процессы интрогрессии охватывают не только зону симпатрии, но и те популяции, которые находятся далеко за ее пределами. На рис. 6 показано, каким образом гены из чистой популяции *A. rubripes* в Ньюфаундленде всего за 5 лет могут оказаться включенными в генофонд популяции *A. platyrhynchos,* населяющей Калифорнию. Самец первого вида формирует пару с самкой своего вида и летит вслед за ней гнездиться в Онтарио. Их дочь на зимовках находит партнера-самца *A. platyrhynchos.* Самка-гибрид из потомства этой пары гнездится с селезнем кряквы, и т. д. В результате процессов интрогрессии генетические дистанции между популяциями разных форм оказываются меньшими, чем между популяциями одной и той же формы (Ankney et al., 1986).

Обнаруженное в ряде случаев отсутствие (частичное или полное) ассортативности скрещиваний в зонах гибридизации, равно как и достаточно высокие репродуктивные потенции гибридов делают маловероятным сценарий вторичного совершенствования изолирующих механизмов (Short, 1969b; Meise, 1975; Moore, 1987). Высокая скорость обмена генами между репродуктивными демами у птиц (в

частности, в гибридных зонах — Grudzien et al., 1987[10]; Ingolfsson, 1987) теоретически должна способствовать разрастанию первоначальных очагов гибридизации. Косвенным, но весьма правдоподобным свидетельством неизбежности углубления гибридизации при достижении некоторой пороговой концентрации гибридов служит, на мой взгляд, существование категории так называемых «квазивидов» (формы, репродуктивно изолированные в одних районах совместного обитания и утрачивающие свои границы в других). Число «квазивидов» неуклонно растет по мере расширения наших знаний (Панов, 1989). Разумеется, процесс поступательного углубления гибридизации возможен лишь при отсутствии эффективных барьеров *пост копуляционной* изоляции, ибо именно они, а не прекопуляционные барьеры являются, как мы полагаем, критическим звеном репродуктивной изоляции у птиц. Стойкость посткопуляционных барьеров возможна лишь при существенном уровне генетической дифференциации, что, по всей видимости, не является правилом для близких видов птиц (см. раздел 10). Отсюда и достаточно высокая распространенность у птиц ситуаций, обозначаемых как «слияние видов».

7. Являются ли антропогенные факторы необходимой предпосылкой межвидовой гибридизации?

На этот вопрос, вероятно, следует ответить отрицательно, имея в виду довольно многочисленные случаи межвидовой гибридизации в Субантарктике и Антарктике, где сколько-нибудь существенное изменение человеком природных ландшафтов практически исключено. Речь идет об уже упоминавшейся гибридизации между поморниками *Catharacta maccormicki* и С. *lonnbergi* и между гигантскими буревестниками *Macronectes halli* и *M. giganteus.* Можно назвать и ряд других подобных ситуаций (Devillers, 1978; Devillers, Terschuren, 1978; Cox, 1980; Jouventin, Viot, 1985).

Особо стоит остановиться на случае своеобразной «множественной» гибридизации у китовых птичек рода *Pachyptila* (Pro-cellariidae), описанном Дж. Коксом (Cox, 1980). Распространенная циркумполярно голубиная китовая птичка *Pachyptila desolata* и обитающая на Фолклендских (Мальвинских) о-вах и на архипелагах Крозье и Кергелен тонкоклювая китовая птичка *P. belcheri* симпатричны в последних двух регионах. С о. Кергелен ранее имелись сведения о полиморфизме первого вида. По мнению Дж. Кокса, здесь (и только здесь) имеет место широкая гибридизация между названными видами, причем «тонкоклювая морфа» *desolata* есть не что иное, как особи гибридного происхождения. На о-вах Крозье *desolata* широко

[10] По данным этих авторов, скорость обмена между репродуктивными демами в зоне гибридизации дятлов *Colaptes auratusXcafer* составляют 1,9— 4,4 особи на генерацию.

гибридизирует с третьим видом — ширококлювой китовой птичкой *P. vittata,,* распространенной циркумполярно в Субантарктике. Здесь сформировалась гибридогенная форма (*P.*) *salvini,* которая в свою очередь, по-видимому, гибридизирует с *P. belcheri* на о. Иль-дель-Ест. В результате всего этого на юге Индийского океана образовался гибридогенный комплекс с весьма широкой изменчивостью, затрагивающей в основном форму и размеры клюва (рис. 7).

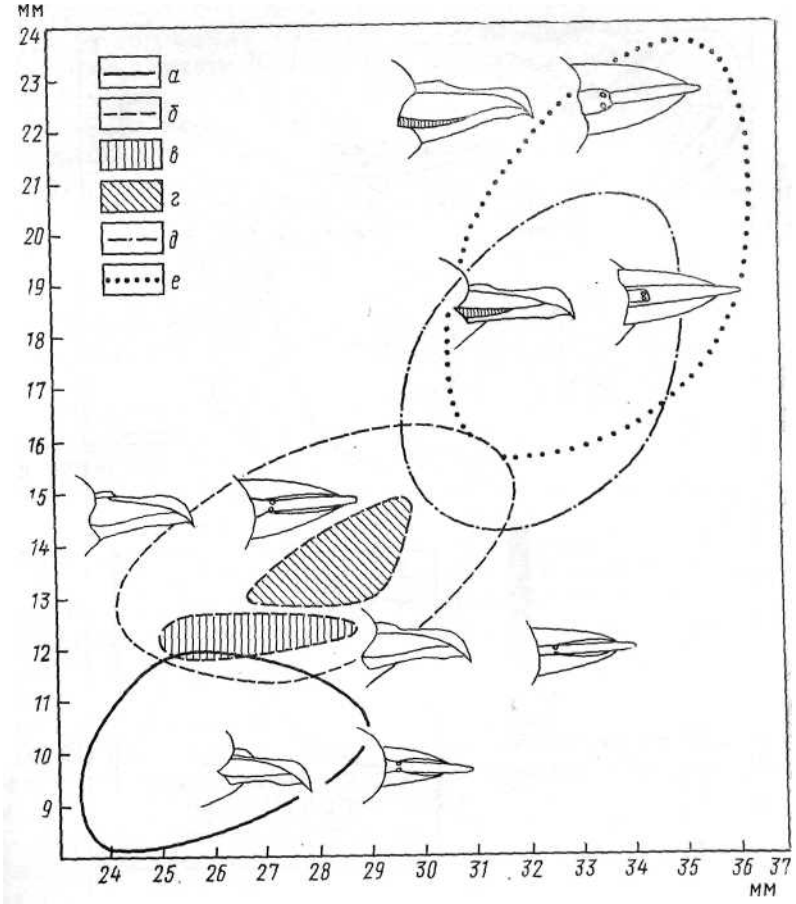

Рис. 7. Изменчивость величины и формы клювов внутри комплекса китовых птичек *Pachyptila* (Procellariiformes). По оси абсцисс — высота клюва, по оси ординат — ширина клюва. Размах изменчивости: *а* — *belcheri*, б — *desolata*, *в* — гибриды *belcherixdesolata* с о. Кергелен, *г* — птицы с того же острова, определяемые как типичные *desolata*, *д* — *salvini* (*desolatay* x *vittata*), *е* — *vittata* (по Cox, J980; Slater, 1970)

В этом и во многих других случаях гибридизация имеет место в результате расселения видов в ареалы родственных им форм, причем процесс этот обычно трудно связать с действием антропогенных факторов. Один из магистральных путей расселения видов проходит, в частности, от юго-восточной оконечности Азии (п-ов Малакка) через Зондские о-ва и Новую Гвинею к Австралии и Новой Зеландии. В этом регионе описано много зон вторичного контакта и гибридизации. Только в историческое время здесь документировано расширение ареалов нескольких форм, вступивших в интенсивную гибридизацию с родственными им автохтонными видами

(Braithwaite, ven Tets, 1975; Archibald, 1981; Pierce, 1984). В частности, как указывает П. Джонсгард (Johnsgard, 1983), журавль сарус *Grus antigone* начал вселяться из Новой Гвинеи в Австралию с 1964 г., а уже к началу 80-х гг. гибридизация его с австралийским журавлем *G. rubicundus* создала реальную угрозу генетической чистоте последнего вида.

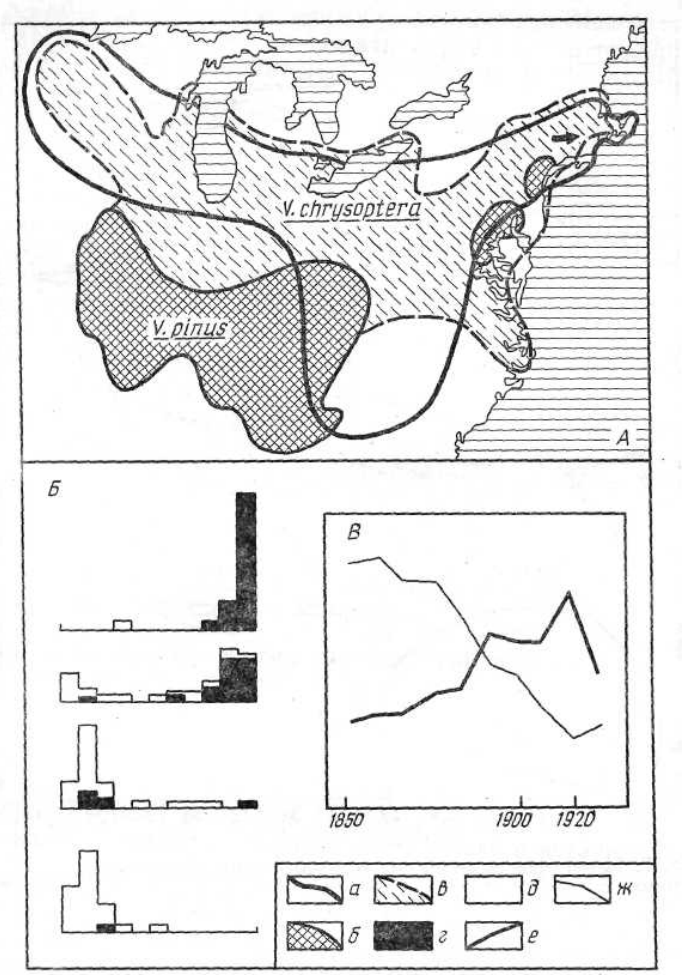

Рис. 8. Динамика взаимоотношений двух видов червеедок (Passeriiormes, Vermivora). А — увеличение зоны симпатрии в XX в.; *Б* — изменения в распределении значений гибридного индекса в популяциях северо-востока США (показаны стрелкой в позиции «А») в момент вселения *pinus* в ареал *chrysoptera* (верхняя гистограмма) и спустя 10, 35 и 45 лет; В — изменения местообитаний в штате Коннектикут (северо-восток США) в конце XIX — начале XX в. *а*— границы ареала *Vermivora chrysoptera; б* — ареал *V. pinus* до середины XIX в.; *в* — то же, в настоящее время; *г* — птицы с окраской головы, типичной для *chrysoptera; д* — то же, для *pinus; е* — площади, занятые редколесьем; *ж* — то же, с полями и пастбищами (по Gill, 1980, с изменениями и сокращениями)

Изменения ландшафтов человеком, строго говоря, не создают принципиально новых предпосылок гибридизации. Антропогенные воздействия лишь существенно ускоряют сукцессии ландшафтов и таким образом могут способствовать естественному процессу расселения видов со всеми вытекающими отсюда последствиями. Один из

хорошо документированных случаев такого рода раскрывает историю взаимоотношений двух видов американских червеедок — золотокрылой *Vermivora chrysoptem* с синекрылой *V. pinus* (американские славки Parulidae). Согласно материалам, обобщенным в работе Ф. Гилла (Gill, 1980), до середины прошлого века ареалы этих видов почти не перекрывались (рис. 8), но на рубеже XIX и XX веков началось быстрое расселение *V. pinus* в ареал *V. chrysoptera.*

Это был период становления крупных земледельческих хозяйств и разорения мелких фермеров. Брошенные разорившимися фермерами поля начали зарастать, что благоприятствовало расселению более лесолюбивой *V. pinus.* Увеличение области перекрывания ареалов сопровождалось гибридизацией, которая, однако, никогда не была массовой. Интенсивность ее оценивают в 5—10%, доля фенотипических гибридов не превышает 15%.

На гистограммах (рис. 8) показан фенотипический состав, популяций в штате Коннектикут в момент вселения сюда синекрылой червеедки и спустя соответственно 10, 35, 45 лет после начала гибридизации. Любопытным итогом этих процессов явилось как бы вытеснение синекрылой червеедкой второго вида. При этом синекрылая червеедка стала более изменчивой, включив в свой геном компоненты генома золотокрылой червеедки. Об этом говорит приобретение первым из этих видов полиморфизма по некоторым окрасочным признакам.

8. Разрушительные последствия искусственной интродукции видов в ареалы родственных им форм

Недооценка склонности птиц к межвидовой гибридизации ведет к преступной, по существу, практике интродукций. Именно она является тем антропогенным фактором, который создает угрозу существованию автохтонных видов как уникальных генетических систем. О возможных последствиях такого рода мероприятий легко судить на примере взаимоотношений австралийской черной утки *Anas superciliosa,* населяющей Австрало-Папуасскую область, с интродуцированной сюда кряквой *A. platyrhynchos.* В Австралию крякву интродуцировали во второй половине XVIII в. (не позднее 1789 г.). Здесь в настоящее время обитают в основном парковые популяции кряквы, которые тем не менее связаны потоком генов с «дикой» черной уткой. В начале 70-х гг. нашего века, по грубым подсчетам, последняя пока еще резко преобладала (83%) над кряквой (11%) и гибридами (6%) (Braithwaite, Miller, 1975).

Гораздо тревожнее ситуация в Новой Зеландии, куда кряква была интродуцирована еще в прошлом веке. Уже в конце 50-х гг. нашего столетия она превышала местную черную утку по численности, а в период с 1977 по 1981—1982 гг. произошло резкое углубление гибридизации. Сейчас в районах, охваченных иссле-

дованиями, свыше 50% смешанной популяции составляют гибриды, а на долю фенотипов черной утки приходится менее 5% (Gillespie, 1985). Не исключено, что и эти последние в действительности также представляют собой отдаленных потомков гибридных скрещиваний, и в этом случае автохтонный вид практически прекратил свое существование в Новой Зеландии.

С 1964 г. особи с обликом кряквы и гибридов стали появляться примерно на одну тысячу километров южнее Новой Зеландии, на о. Макуори, где также обитает *A. superciliosa.* Число таких иммигрантов быстро увеличивается. Здесь в гибридизацию оказался втянутым еще один автохтонный вид — серый чирок *A. gibberifrons.* Наблюдали пару, состоявшую из самца — тройного гибрида и самки, объединяющей признаки кряквы и черной утки. Интересно, что эта пара имела при себе птенцов (Norman, 1986).

Все это, к сожалению, ничему не научило любителей «обогащения фаун». В последние годы крякву интродуцировали в Южную Африку, где началась гибридизация этого вида с местной желтоклювой уткой *A. undulata* (Milstein, 1979). Непоправимый вред генетической уникальности британской каменной куропатке *Alectoris rufa* нанесен ее гибридизацией с неоднократно ввозившимся в Англию кекликом *A. graeca* (Goodwin, 1986). Завезенная в Европу из Северной Америки канадская казарка *Branta canadensis* скрещивается здесь с местным серым гусем *A. anser* (Панов, 1989). Перечень такого рода случаев бездумного отношения к судьбе генофондов можно было бы продолжить.

Неожиданно оказалось, что угрозу генофонду природных популяций могут представлять облигатно синантропные популяции, насыщенные мутациями и гибридизирующие с местными домашними породами. Например, в восточном Казахстане городские популяции голубей, представляющие собой пеструю смесь сизого голубя *Columba livia* с разнообразными одомашненными линиями, связаны интенсивными потоками генов с дикими популяциями сизого голубя. В итоге в этом регионе фактически уже не осталось генетически чистых популяций дикого сизого голубя. В результате гибридизации этого вида со скалистым голубем C. *rupestris* разрушается также и генофонд последнего (Березовиков, Щербаков, 1990).

9. Влияние пространственной изоляции на ход процессов сингенеза

В ходе ретикулярной эволюции очередной процесс формирования синтетической (гибридогенной) популяции может завершиться лишь при условии прекращения потока генов между ней и родительскими формами. Необходимая для этого пространственная изоляция между дочерней и родительскими популяциями (формами) может быть обеспечена в островных рефугиумах — будь то резко обособленные по

своим условиям ландшафты (например, биоты высокогорий) или достаточно удаленные от других участков суши острова.

На рис. 9 показаны две разные стадии формирования гибридогенных популяций, условно именуемых «скоплениями гибридов» (Short, 1969а) в высокогорных ландшафтах.

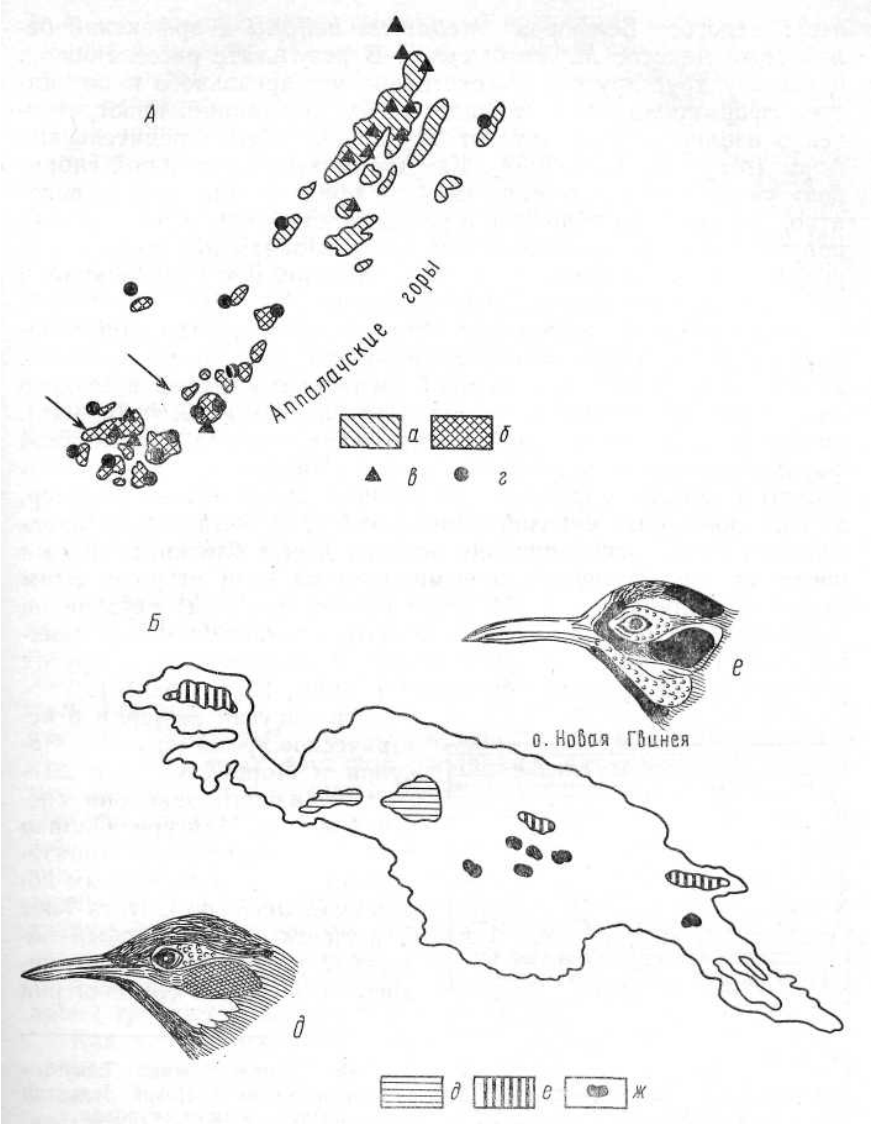

Рис. 9. Формирование локальных скоплений гибридов в высокогорьях при гибридизации синиц р. *Parus* в Северной Америке (*А*) и медососов р. *Melidectes* в Новой Гвинее (*Б*): *а* — высоты порядка 1 тыс. м над ур. моря; *б* — то же, 1,5 тыс. м над ур. моря; *в* — находки *Parus carolinensis* в гнездовое время; *г* — то же, *P. atricapillus* (гибридные популяции показаны стрелками); *д* — ареал *Melidectes belfordi* (изображение слева внизу); *е* — ареал *M. leucostephes* (изображение справа вверху; точками показаны голые участки кожи); *ж* — скопления гибридов (по Tanner, 1952 (*А*), Mayr, Gilliard, 1952 (*Б*)

Первый пример иллюстрирует локальную гибридизацию двух видов североамериканских синиц *(Parus atricapitlus, P. carolinensis)* в результате нарушения их биотопической сегрегации. Эти виды гнездятся в норме в разных высотных поясах. Проникновение связанной с меньшими высотами каролинской гаички P. *carolinensis* в

верхний пояс леса ведет к становлению здесь локальных гибридных популяций с промежуточными морфологическими и поведенческими признаками (Tanner, 1952).

В высокогорьях Новой Гвинеи обитают две резко различные аллопатрические формы медососов *(Passeriformes,* Meliphagidae): медосос Белфорда *Melidectes belfordi* и арфакский белобровый медосос *M. leucostephes.* В результате расселения их навстречу друг другу в высокогорьях межареального пространства сформировалось 6 гибридогенных популяций, пространственно изолированных друг от друга и от обеих родительских форм (Mayr, Gilliard, 1952). Каждое из этих «скоплений гибридов» уникально фенотипически. Они представляют собой, вероятно, генетические общности с разными комбинациями задатков, полученных от родительских форм. Эти изоляты можно рассматривать уже в качестве достаточно автономных образований с собственными эволюционными потенциями.

Формирование генетически уникальных гибридогенных популяций на островах может происходить, как мы уже видели, за счет регулярной ограниченной иммиграции особей пришлого вида в ареал автохтонного (*Geospiza fuliginosa* x *G. fortis* — см. раздел 5) или массированной иммиграции нового для местной фауны вида *(Larus argentatus* x *L. hyperboreus* — раздел 6). Возможны и другие варианты островного сингенеза — например, за счет повторных инвазий (Baker, 1975). Особый случай представляет собой реколонизация острова двумя близкими видами после их предшествующего вымирания на этом острове. Этим путем шло слияние на о. Мангере (Чатемские о-ва) двух видов попугаев *(Cyanoramphus auriceps* и *C. novaezelandiae),* практически полностью репродуктивно изолированных в других районах их совместного обитания[11] (Taylor, 1975; рис. 10).

Эти попугаи вымерли в историческое время на о-вах Ма-куори и Лорд-Хау, а в 20— 30-х гг. нашего века они исчезли и с о. Мангере. Однако в 1961 г. началась реколонизация острова золотоголовым попугаем С. *auriceps.* Спустя 7 лет *C. auriceps* и краснолобый попугай *C. novaezelandiae* гнездились на острове в соотношении 1:4, но большую часть смешанной популяции составляли гибридные фенотипы. По имеющимся данным сходный фенотипический состав

[11] Единичные случаи гибридизации описаны на о-вах Окленд.

сохранялся до 1973 г. По мнению Р. Тейлора, сейчас на острове идет поглотительная гибридизация, грозящая полным исчезновением местного *C. a. forbesi.*

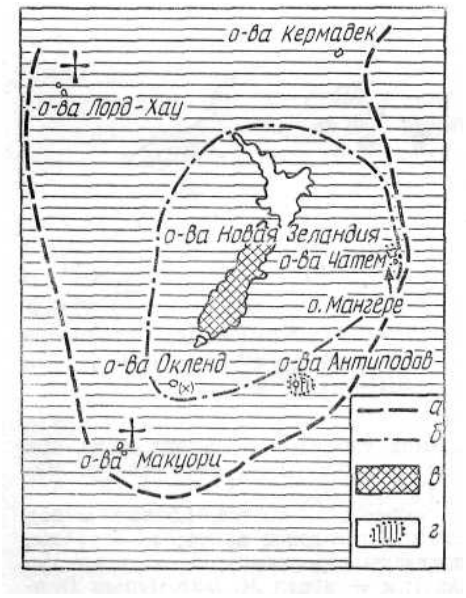

Рис. 10. Распространение попугаев р. *Cyanoramphus* в Новой Зеландии и на прилежащих островах: *а* — ареал *C. auriceps; б* — ареал *C. novaezelandiae* (крестами показаны острова, где оба вида вымерли, крестиком в скобках — район, откуда известны единичные гибриды между ними); *в, г* — ареалы близких им видов *C. malherbi* и *C. uni-color.* Объяснения в тексте (по Taylor, 1975)

Разумеется, при интерпретациях дальнейшей судьбы островных гибридогенных популяций необходимо учитывать возможность непрекращающегося ограниченного потока генов извне, со стороны чистых популяций пришлого родительского вида (см. Grant, 1986; Ingolfsson, 1987). Иными словами пространственная изоляция в этих случаях никогда не может быть абсолютной, хотя поток генов, вероятно, сдерживается в подобных случаях в большей степени, чем потоки генов между «скоплениями гибридов» и их родительскими формами на материке. Впрочем, строго говоря, почти все здесь относится к области гипотез, требующих эмпирической проверки.

10. Объективные предпосылки межвидовой гибридизации у птиц

До недавнего времени межвидовая гибридизация у птиц представлялась нонсенсом по двум основным причинам. Во-первых, отсутствовали конкретные данные о степени генетической дифференциации близких видов, которая a priori предполагалась (по аналогии с другими группами животных) достаточно высокой. Во-вторых, сильно преувеличивалась эффективность прекопуляционных барьеров изоляции — экологических (например, сегрегация по разным местообитаниям) и этологических. Предполагалось, что прекопуляционные барьеры уже сами по себе дают почти полную гарантию нескрещиваемости близких видов в природе, а при их «выходе из строя» генетическая несовместимость взаимодействующих видов быстро приводит к ситуации

«репродуктивного самоуничтожения гибридов». Обе эти позиции, основополагающие для биологической концепции вида (и для синтетической теории эволюции в целом), в настоящее время требуют существенного пересмотра.

Как уже упоминалось ранее, экологические и этологические прекопуляционные барьеры между близкими симпатрическими видами не способны обеспечивать надежную репродуктивную изоляцию сколь угодно долго в отсутствие основательной генетической несовместимости этих видов (исключающей, например, плодовитость гибридов *F*\ в обоих вариантах возвратных скрещиваний, а также фертильность потомков от этих скрещиваний). Данные, получаемые методом вычисления генетических дистанций, наводят на мысль, что это условие зачастую может не соблюдаться. Оказалось, в частности, что размах вариаций генетических дистанций в выборках по «хорошим видам» существенно перекрывает области варьирования генетических дистанций между подвидами и между локальными популяциями (рис. 11).

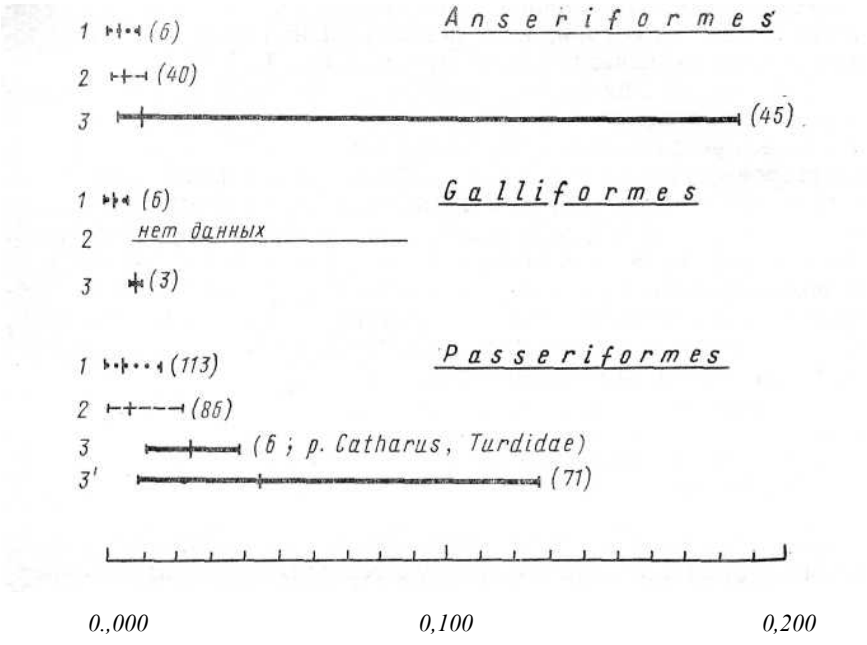

Рис. 11. Значения генетических дистанций (по Нею) для локальных популяций *(1),* подвидов (2) и видов (3) в трех отрядах птиц (по Ankney et al., 1986; Van Wagner, Backer, 1986)

При условии, что получаемые нами данные о величине генетических дистанций адекватно отражают степень генетической дифференциации между теми или иными популяциями (таксонами), указанное обстоятельство предсказывает возможность широкой гибридизации между формами ранга видов. Приведенные выше примеры хорошо подтверждают это предсказание.

Интересно отметить также отсутствие однозначного соответствия между величиной генетических дистанций, разделяющих членов тех или иных

анализируемых пар, и таксономическими рангами, присваеваемыми этим генетическим общностям (рис. 12).

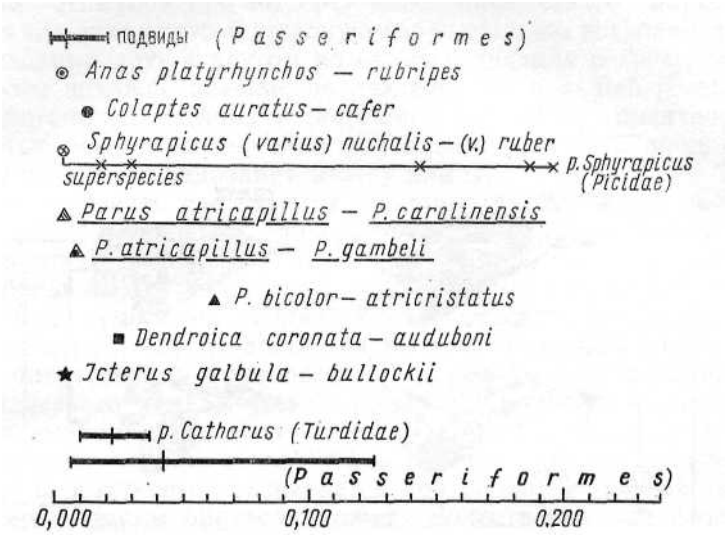

Рис. 12. Генетические дистанции (по Нею) для некоторых пар форм, гибридизирующих в зонах вторичного контакта. Подчеркнуты формы, для которых в общепринятых таксономических перечнях сохранен статус видов. Прочие рассматриваются как полувиды либо (мега)подвиды (по Barrowclough, 1980; Braun, 1984; Ankney et al., 1986; Grud-zien, Moore, 1986; Braun, Robbins, 1986; Van Wagner, Backer, 1986)

Даже в том случае, когда таксономические ранги выводятся в соответствии с едиными формальными правилами (шкала концентрации гибридов с «точками перегибов» на уровне 10 и 95% — Short, 1969a; раздел 2), оказывается, что генетическая дистанция между подвидами-мегаподвидами (например, *Colaptes auratus — cafer, Dendroica coronata — auduboni)* может быть выше, чем между «хорошими» (локально гибридизирующими) видами, такими как *Parus atricapitlus* и *P. carolinensis.*

В этой связи особо следует остановиться на единственном достаточно изученном в интересующем нас плане роде дятлов — сокоедов *Sphyrapicus* (Johnson, Zink, 1983; Johnson, Johnson, 1985; рис. 13).

Он включает в себя 4 хорошо дифференцированные формы: 3 парапатрические, слагающие надвид, и 1 симпатрическую по отношению к ним. Генетические дистанции между членами надвида малы, тогда как дистанции между каждым из них и симпатричным по отношению к ним видом неизмеримо больше (рис. 12, четвертая строка сверху). Минимальная дистанция разделяет наиболее несходные между собой формы, которые широко гибридизируют друг с другом. Хотя доля фенотипических гибридов достаточно высока (18% пар с участием гибридов), а генетическая дистанция соответствует среднему по подвидам у *Passeriformes,* эти две формы предложено

считать видами, поскольку наблюдается ассортативность скрещиваний (76% гомогамных пар и только 6% смешанных). Этот пример еще раз демонстрирует отсутствие строгих критериев вида. Одним из частных следствий этого оказывается несоответствие между значениями генетических дистанций и таксономическими рангами.

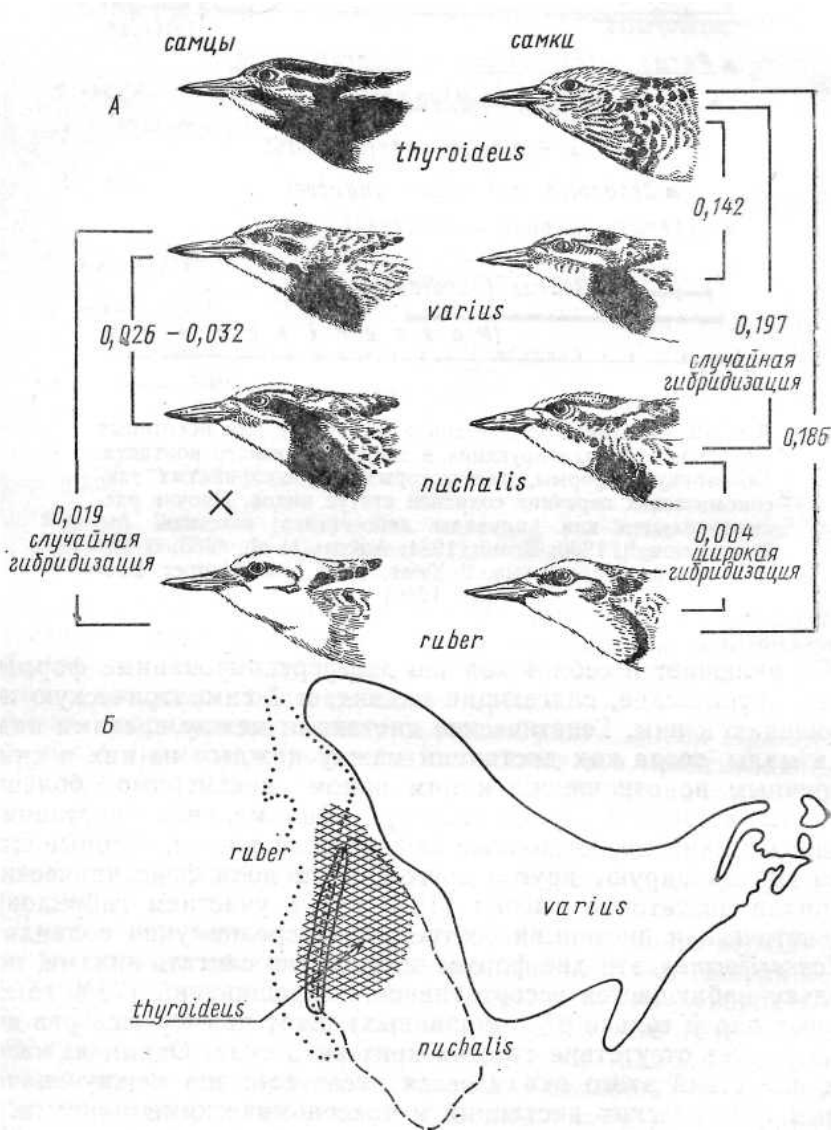

Рис. 13. Особенности окраски, генетическая дифференциация *(А)* и распространение (5) дятлов-сокоедов р. *Sphyrapicus* в Северной Америке. Зона гибридизации между формами nuchalis и ruber зачернена. Объяснения в тексте (по Howell, 1952; Johnson, Zink, 1983; Johnson, Johnson, 1985)

Случай с дятлами-сокоедами хорошо иллюстрирует и другую мысль, высказанную в начале этого раздела — о нестойкости этологической изоляции, сколь бы эффективной она не представлялась из общих соображений. Казалось бы, окраска оперения, определяющая весь облик пернатого, должна быть одним из главных

стимулов при выборе конспецифического партнера. Однако мы видим, что в широкую гибридизацию вступают весьма несходные друг с другом по окраске *nuchalis* и *ruber,* тогда как более похожие внешне, но разделенные большей генетической дистанцией *nuchalis* и *thyroideus* остаются практически полностью репродуктивно изолированными (известны лишь единичные случаи гибридизации между ними).

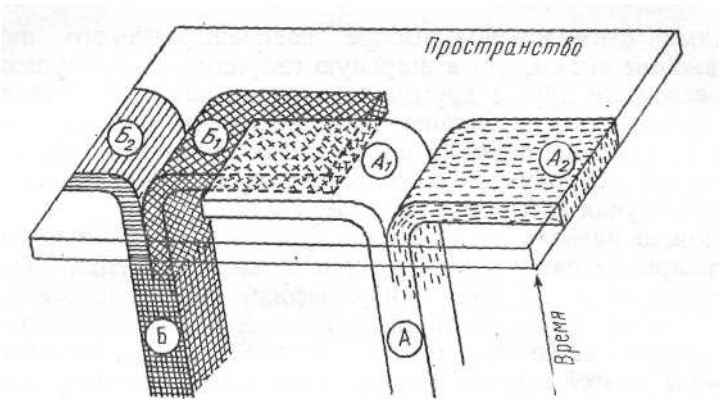

Рис. 14. Различия между ситуациями одномерного (непротяженного) вида (Майр, 1968, с. 29) и политипического вида-надвида. Два эволюционных вида (А и Б) с течением времени распадаются на 2 филума каждый. Возникают 4 формы ($А_1$, $А_2$, $Б_1$, $Б_2$). Только в отношение вторично симпатричных форм $А_1$ и $В_1$ можно с достоверностью утверждать, что перед нами «хорошие биологические» виды (ситуация одномерного вида). Формы $А_1$ и $А_2$, $Б_1$ и $Б_2$ по отношению друг к другу являются на начальных этапах дивергенции эволюционными (либо филогенетическими) видами, даже если они не заслуживают статуса «видов» по критериям биологической концепции вида

Можно назвать две главные причины относительной нестойкости прекопуляционных барьеров изоляции у птиц. Экологические преграды нестойки в силу высокой экологической пластичности большинства видов птиц, позволяющей нескольким близким видам занимать общие местообитания. Этологические барьеры в этой группе зиждятся на двух основных модальностях — оптической и акустической, которые (в отличие, скажем, от химического канала связи) допускают широкую вариабельность в эманации и в восприятии коммуникативных сигналов. Это особенно заметно в отношении акустической сигнализации, которая в онтогенезе развивается под сильным воздействием обучения и, таким образом, может существенно модифицироваться по принципу переадресованного импринтинга. Все эти вопросы подробно разобраны в другой работе (Панов, 1989).

В заключение хочется привести процитированные еще Ч. Дарвином слова крупнейшего систематика прошлого Альфонса Декандоля. «Ошибаются те, — писал он в 1862 г., — кто продолжает считать, что большинство наших видов строго разграничено и что сомнительные виды составляют ничтожное меньшинство. Это могло показаться верным, пока какой-нибудь род был недостаточно известен, а его виды,

установленные на основании небольшого числа экземпляров, имели, так сказать, предварительный характер. Но как только наши сведения начинают разрастаться, промежуточные формы всплывают одна за другой, а с ними растут и сомнения относительно границ вида» (цит. по: Дарвин, 1939. С. 307).

Хотя сказанное относится к растениям, оно ничуть не менее справедливо и в отношении птиц. Чтобы убедиться в этом, достаточно вспомнить, что самые банальные виды нашей фауны (такие как домовой воробей, большая синица, серая ворона, галка), видовая самостоятельность которых не вызывает у нас никаких сомнений, оказываются типичными «проблемными видами» по отношению к их близким родичам — таким, например, как испанский воробей, бухарская синица, черная ворона и даурская галка. Такая двойственность в трактовках таксономического статуса великого множества популяций высоких рангов, имеющая прямое отношение к сакраментальному вопросу о реальности вида, схематически отображена на рис. 14.

Литература

Березовиков Н. Н., Щербаков Б. В. Голуби (Columbae, Columbidae) в восточном Казахстане//Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 1. С. 99— 105.
Гайсинович А. Е. Зарождение и развитие генетики. М., 1988.
Грант В. Эволюция организмов. М., 1982.
Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. М.; Л.,. 1939. Т. 3. С. 253—678.
Кун Т. Структура научных революций. М., 1975.
Любищев А. А. К логике систематики//Проблемы эволюции. Новосибирск. 1972. Т. 2. С. 45—68.
Любищев А. А. О некоторых противоречиях общей таксономии//Проблемы формы систематики и эволюции организмов. М., 1982. С. 84—112.
Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М., 1947.
Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968.
Милль Дж. С. Система логики силлогистической и индуктивной. М., 1914.
Панов Е. Н. Перспективы изучения гибридных популяций//Методы исследования в экологии и этологии. Пущино, 1986. С. 224—242.
Панов Е. Н. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М., 1989.
Рьюз М. Философия биологии. М., 1977.
Степанян Л. С. Вид в пространстве и во времени//Теоретические проблемы современной биологии. Пущино, 1983. С. 50—57.
Amadon D., Short L. L. Treatment of subspecies approaching species status//Syst. Zool. 1976. Vol. 25. P. 161—167.
Ankney C. D. et al. Low genie variation between black ducks and mallards// Auk. 1986. Vol. 103. P. 701—709.
Archibald G. W. Introducing the sarolga//Crane research around the world. Baraboo (Wisconsin), 1981. P. 213—215.
Baker A. J. Morphological variation, hybridization and systematics of New Zealand oystercathers (Charadriiformes, Haematopidae)//J. Zool. 1975. Vol. 175. P. 357—390.
Barrowclough G. F. Genetic and phenotypic differentiation in a wood warbler (genus *Dendroica*) hybrid zone//Auk. 1980. Vol. 97. P. 665—667.
Birkhead T. R., Johnson S. D., Nettleship D. N. Field observations of a possible hybrid murre *Uria aalge* x *Uria lomvia*//Canad. Field-Natur. 1986. Vol. 100. P. 115—117.
Boag P. T., Grant P. R. The classical case of character release: Darwin's finches (Geospiza)

on Isla Daphne Major, Galapagos//Biol. J. Linn. Soc. 1984. P. 243—287.
Braithwaite D. H., Van Tets G. F. The taxonomy and nomenclature of New Zealand spur-winged plovers//Emu. 1975. Vol. 22. P. 180—181.
Braithwaite L. W., Miller B. The mallard, *Anas platyrhynchos*, and mallard — black-duck, *Anas superciliosa rogersi*, hybridization//Austral. Wildlife Res. 1975. Vol. 2. P. 47—61.
Braun D., K it to G. B., Braun M. J. Molecular population genetics of tufted and black-crested forms of Parus bicolor//Auk. 1984. Vol. 101. P. 170—173.
Braun M. J., R o b b i n s M. B. Extensive protein similarity of the hybridizing chickadees *Parus atricapillus* and P. *carolinensis//*Auk. 1986. Vol. 103. P. 667—675.
Brodsky L. M., Weatherhead P. J. Behavioral and ecological factors contributing to American black-duck — mallard hybridization//J. Wildlife Manag. 1984. Vol. 48. P. 846—852.
Burger A. E. Interspecific breeding attempt by *Macronectes giganteus* and *M. halli//Emu.* 1978. Vol. 78. P. 234.
Cooke F., Perkin D. T., Rockwell R. F. Evidence of former allopatry of two color phases of lesser snow geese (*Chen caerulescens caerulescens*)// //Auk. 1988. Vol. 105. P. 467—479.
Cox J. B. Some remark on the breeding distribution and taxonomy of the prions (Procellariidae: Pachyptila)//Rec. South Austral. Mus. 1980. Vol. 18. P. 91—121.
Cracraft J. Species concept and speciation analysis//Current Ornithol. N. Y., 1983. Vol. 159—187.
Cramp S., Simmons K- E. L. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North America. The birds of the Western Palearctic. Oxf.-Lnd. N. Y., 1980. Vol. I.
Devil lers P. Distribution and relationships of South American squas//Gerfaut. 1978. Vol. 68. P. 374—417.
Devillers P., Terschuren J. A. Relationships between the blue-eyed shags of South America//Gerfaut. 1978. P. 53—-78.
Eck S. Intraspezifische Ausformugen im Flügel — Schwanzbaum bei Würger — Formenkreisen der Gattung Lanius *(Aves,* Laniidae)//Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden, 1973. Bd. 32. S. 75—119.
Gill F. B. Historical aspects of hybridization between blue-winged and golden-winged warblers//Auk. 1980. P. 1—18.
Gi1lespie G. D. Hydridization, introgression, and morphometric differentiation between mallard *(Anas platyrhynchos)* and gray duck *(Anas superciliosa)* in Otago, New Zealand//Auk. 1985. Vol. 102. P. 459—469.
Goethe F. V. Die Rufe der Eismove *(Larus hyperboreus)* und der Silbermove *(Larus argentatus),* ein Vergleich//Vogelwarte. 1983.
Goodwin D. Further notes on chukar and hybrid partriges in Britain and Europe//Avicalt. Mag. 1986. Vol. 92. P. 157—160.
Grant P. Ecology and evolution of Darwin's finches. Princeton Univ.. Press., 1986.
Gray A. Bird hybrids. Alva, 1958.
Grudzien T. A., Moore W. S. Genetic differentiation between the yellow-shafted and red-shafted subspecies of the Northern flicker//Biochem. Syst. and Ecol. 1986. Vol. 14. P. 451—453.
Grudzien T. A. et al. Genie population structure and gene flow in the Northern flicker *(Colaptes auratus)* hybrid zone//Auk. 1987. Vol. 104. p. 654—664.
Haffer J. Superspecies and species limits in vertebrates//J. Zool. Syst. Evolut.-forsch. 1986. Vol. 24. P. 169—190.
Hays H. Probable common x roseate tern hybrids//Auk. 1975. Vol. 92. P. 219— 234.
Hoffman W., Wiens J. A., Scott I. M. Hybridization between gulls *(Larus glaucescens* and *L. occidentalis)* in the Pacific Northwest//Auk. 1978. Vol. 95. P. 441—485.
Howell T. R. Natural history and differentiation in the yellow-bellied sapsuker//Condor. 1952. Vol. 54. P. 237—282.
Hubbard J. P. The relationships and evolution of the *Dendroica coronata complex*//Auk. 1969. Vol. 86. P. 393—432.
Hunter S. Species and sexual isolating mechanisms in sibling species of giant petrel

Macronectes//Polar Biol. 1987. Vol. 7. P. 295—301.
Ingolfsson A. Hybridization of glaucous gull *Larus hyperboreus* and herring gull *L. argentatus* in Iceland//Ibis. 1970. Vol. 112. P. 340—362.
Ingolfsson A. Hybridization of glaucous and herring gulls in Iceland// //Studies in Avian Biology. 1987. N 10. P. 131—140.
Johnsgard P. A. Cranes of the world. Lnd. Canberra: Groom Helm, 1983.
Johnson N. K., Johnson C. B. Speciation in sapsukers *(Sphyrapicus)*. II. Sympatry, hybridization, and mate selection preference in S. *ruber daggetti* and S. *nuchalis/l*Auk. 1985. Vol. 102. P. 1—15.
Johnston N. K-, 2 ink R. M. Speciation in sapsukers *(Sphyrapicus)*. I. Genetic differentiation//Auk. 1983. Vol. 100. P. 871—884.
Johnstone G. W. Interbreeding by *Macronectes halll* and *M. glganteus* at Macquarie Island//Emu. 1978. Vol. 78. P. 235.
Jouventin P., Viot Ch.-R. Morphological and genetic variability of snow-petrels Pagodroma *nivea*//Ibis. 1985. Vol. 127. P. 430—431.
Mayr E., Gilliard E.T. ltitudinal hybridization in New Guinea honeyeaters//Condor. 1952. P. 325—337.
McGillivray W. B., Biermann G. C. Expansion of the zone of hybridization of Northern flickerrs in Alberta//Wilson Bull. 1987. Vol. 99. P. 690—692.
McLandress M. R., McLandress I. Blue-phase Ross' geese and other blue-phase geese in Western North America//Auk. 1979. Vol. 96. P. 544— 550.
Maise W. Naturlische Bastardpopulationen und Speziationprobleme bei Vogeln//Abh. und Verk. Naturwiss. Ver. Hamburg. 1975 (NF). 18/19. S. 187— 254.
Milstein P. le S. The evolutionary significance of wild hybridization on South African Highveld ducks//Ostrich (suppl.). 1979. N 13. P. 1—48.
Moore W. S. Random mating in the Northern flicker hybrid zone: implications for the evolution of bright and contrasting plumage pattern in birds//Evolution. 1987. Vol. 41. P. 539—546.
Moore W. S., Koenig W. D. Comparative reproductive success of yellow-shafted, red-shafted, and hybrid flickers across a hybrid zone//Auk. 1986. Vol. 103. P. 42—51.
Morgan R. P. et al. Frequency of mallard — black duck hybrids along the Atlantic coast determined by electrophoresis and plumage analysis//Biochem. Syst. Ecol. 1984. Vol. 12. P. 125—128.
Norman F. I. The ducks of Macquarie island//ANARE Res. Notes. 1987. N 42. P. 1—22.
Panow E. N. Die Würger der Paläarktis. Wittenberg — Luterstadt, 1983. N 557.
Parmelee D. F. The hybrid squa: a Southern Ocean enigma//Wilson Bull. 1988. Vol. 100. P. 345—356.
Picozzi N. Hybridization of carrion and hooded crows *Corvus c corone* and *Corvus c cornix,* in northeastern Scotland//Ibis. 1976. Vol 118. P. 254—257.
Pierce R. J. Plumage, morphology and hybridization of New Zealand stilts *Hlmantopus* spp.//Notornis. 1984. Vol. 31. P. 106—130.
Prevell J. P., MacInnes C D. Onservations on wild hybrids between Canada and blue geese//Condor. 1973. Vol. 75. P. 124—125.
Ratti J. T. Selected avian systematic problems in the Northwest: the 1983 A. O. U. check-list//Northwest Sci. 1984. P. 573—576.
Scherer S., Hilsberg T. Hybridisierung und Verwandtschaftsgrade in-nerhalb der Anatidae — eine systematische und evolutions-theoretische Betrachung//J. Ornithol. 1982. Vol. 123. S. 357—380.
Sharpe R. S., Johnsgard P. A. Inheritance of behavioural characters in F_2 mallard x pintail *(Anas platyrhynchos L.* x *Anas acyta* L.) hybrids//Behavior. 1966. Vol. 27. P. 259—272.
Short L. L. Hybridization in the flickers (*Colaptes*) in North America//Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1965. Vol. 129. P. 307—428.
Short L. L. Taxonomic aspects of avian hybridization//Auk. 1969a. Vol. 86. P. 84—105.
Short L. L., Jr. «Isolating mechanisms» in the blue-winged warbler — golden-winged warbler complex//Evolution. 1969*b*. Vol. 23. P. 255.

Short L. L. Systematics and behavior of some North American woodpecker, genus Picoides//Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1971. Vol. 145. P. 5—118.
Short L. L. Hybridization, taxonomy and avian evolution//Ann. Missouri Botan Gard. 1972. Vol. 59. P. 447—453.
Simpson G. G. The species concept//Evolution. 1951. Vol. 5. P. 285—298.
Slater P. A field guide to Australian birds. Non-passerines. Adelaide - Sydney, 1970.
Spear L. B. Hybridization of glaucous and herring gulls at the Mackenzie Delta, Canada//Auk. 1987. Vol. 104. P. 123—125.
Tanner J. T. Black-caped and Carolina chickadess in the southern Appalachian mountains//Auk. 1952. Vol. 69. P. 407—424.
Taylor R. H. Some ideas on speciation in New Zealand parakeets//Notornis. 1975. Vol. 22. P. 110—121.
Trauger D. L., Dzubin A., Ryder J. P. White geese intermediate between Ross' geese and lesser snow geese//Auk. 1971. Vol. 88. P. 856—875.
Van Wagner C. E., Baker A. J. Genetic differentiation in populations of Canada geese *(Branta canadensis)*//Can. J. Zool. 1986. Vol. 64. P. 940—947.
Vaurie Ch. Systematic notes on Palearctic birds. N 17. Laniidae//Amer. Mus. Novit. 1955. N 1752. P. 1—19.

SPECIES LIMITS AND HYBRIDIZATION IN BIRDS

Although the word combination «interspecific hybridization» have long been in broad use in biology, within the framework of modern biological species concept it appears to be out of place. According to this concept, species limits are deliminated by the genetical independence, so idea of successful interspecific hybridization must be here a logical nonsense. On the other hand, as far as situations of «species fusion» type are allowed, the «morphological» view of species also in use. However, the latter is present in biological species concept in concealed (implicit) form. It means that morphological point of view is unremovable in principle (despite of all declarations and definitions) because it is inpossible for any classification to be construed without structural criteria (including the cytological, anatomical, behavioral and other characters in our case).

The practice of combined use of two sets of different and incongruent criteria (extent of genetic differentiation of taxa and their morpho-biological dissimilarity), so characteristic for the biological species concept, results inevitably in numerous inconsistencies in taxonomic nomenclature. To remove these inconsistencies («anomalies» of T. Kuhn) the adherents of biological concept use additional hypotheses post hoc, wich acquire the status of postulates and axioms not demanding to be proved. In present paper an attempt is-made to show that these postulates can not be viewed as the universal rules.

Since the idea interspecific hybridization is alien to biological species concent, the phenomena of syngenesis and reticular evolution remain beyond its Interests. Programme of investigation of these phenomena is more compatible with other species concepts such as the evolutionary and phylogenetical ones.

Using selected demonstrative examples the development of interspecific hybridization processes and their influence on genetical constitution of parental forms, as well as hybridogenous role of natural transgressions of species' distribution, spatial isolation of mixed populations, and human activity are discussed.