

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО
ОБРАЗОВАНИЯ СССР
АКАДЕМИЯ НАУК СССР

МАТЕРИАЛЫ У I ВСЕСОЮЗНОЙ ОРНИТОЛОГИЧЕСКОЙ
КОНФЕРЕНЦИИ

Москва - 1-5 февраля 1974 года

Ч А С Т Ь I

Издательство Московского университета

1974

ИЗОЛИРУЮЩИЕ МЕХАНИЗМЫ В МИКРОЭВОЛЮЦИИ ПТИЦ И ПУТИ ИХ ИЗУЧЕНИЯ

Е.Н.Панов (Москва)

Исследование механизмов становления и поддержания межвидовых разрывов, которые определяют дискретность существования живой материи на надорганизменном уровне - это одна из фундаментальных задач эволюционной биологии. Проблема чрезвычайно многогранна и, несомненно, имеет не только биологический, но и общеприродософский интерес, коренящийся в диалектическом единстве противоположностей между постепенностью, непрерывностью эволюционного процесса и его квантованностью. Это противоречие порождает определенные логические трудности в проведении границ между таксонами низших рангов, достигших лишь частичной генетической обособленности. Необходимость преодоления этих трудностей открывает широкое поле деятельности для практической таксономии.

Другой комплекс задач, тесно связанных с названными, возникает при детальном анализе зон вторичного контакта между популяциями, существенно дивергировавшими в предшествующий период географической изоляции, но не выработавших механизмов, способных о д н о з н а ч н о воспрепятствовать скрещиванию. В силу этого в подобных зонах возникает более или менее широкая гибридизация, исход которой может быть весьма различен. В одних случаях мы наблюдаем гибель или неплодовитость гибридного потомства - своего рода "репродуктивное самоуничтожение" (термин В.А.Заславского), в других случаях судьба гибридных популяций не столь пессимальна. Не исключено, что частичная генетическая несовместимость, наблюдаемая на первых этапах вторичного контакта и выражающаяся в некоторых нарушениях репродукции (например, сдвиг соотношения полов в пользу гомогаметного пола), впоследствии может нивелироваться, а гибридные популяции, миновав эту критическую стадию, получают экологические преимущества над родительскими. Все эти вопросы популяционно-генетического характера пока еще далеки от разрешения.

Не менее важный и интересный аспект проблемы связан с выяснением механизмов опознавания брачного партнера. Здесь мы сталкиваемся со многими нерешенными вопросами об относительной эффективности воздействия сигналов, поступающих к животному по разным каналам связи, о способах переработки этой сложной и подчас претиворечивой информации - одним словом, со многими принципиальными задачами, важными для решения проблемы распознавания образов.

Класс птиц относится к числу таксонов, наиболее основательно изученных в таксономическом и эволюционном плане. В силу этого птицы представляют собой благодатный объект для разработки названных проблем. Важно подчеркнуть, что величина и характер территории нашей страны, разнообразие ее орнитофауны и значительное число зон вторичного контакта между формами, находящимися на разных стадиях микроразвития эволюционного процесса, ставят советских исследователей в выгодное положение для развития этих исследований. К сожалению, до сих пор эти возможности использовались совершенно недостаточно.

Известны случаи, когда формы, видовой статус которых не вызывает ни малейшего сомнения у систематиков, способны к неограниченной гибридизации, приводящей в условиях совместного содержания к формированию полностью панмиктической лабораторной популяции (таковы кряква и шилохвость). В природных условиях репродуктивная изоляция между подобными видами может поддерживаться двумя разными категориями факторов. Первые, так называемые экологические факторы (или механизмы) действуют наподобие внешних, физических преград; хотя привязанность к разным типам местообитаний и приуроченность размножения к неодинаковым срокам имеют под собой несомненный генетический базис, норма этих реакций достаточно широка, что обуславливает обратимость дивергенции этих признаков и, тем самым, малую их надежность в качестве факторов изоляции. Напротив, этологические механизмы базируются на свойствах видов, жестко детерминированных генетически и обладающих относительно узкой нормой реакции. В ходе онтогенеза этологические особенности вида подкрепляются за счет запечатления и раннего обучения, что делает их еще более специфичными. Следовательно, дивергенция этологических факторов гораздо менее обратима, а их изолирующее действие гораздо эффективнее. Однако, эффективность действия этологических факторов во многих случаях усиливается за счет факторов экологического порядка.

Для изучения механизмов опознавания брачного партнера наиболее перспективны случаи частичного нарушения изоляции между формами, далеко дивергировавшими по одним признакам и сходными - по другим. Такие природные "эксперименты" позволяют оценить относительную роль тех или иных элементов коммуникативных систем в опознавании и выборе брачного партнера. В числе главных элементов коммуникативных систем следует назвать внешние морфологические особенности (видовые опознавательные признаки), двигательные реакции - повседневные неадресованные и ритуализованные (ситуационные), а также акустические сигналы дальнего действия (как правило, неадресованные) и ближнего действия (персонально адресованные сопернику или брачному партнеру). Видовая коммуникативная система ни в какой мере не является механической суммой этих элементов. Любое взаимодействие особей слага-

ется из ряда функциональных фаз. Для каждой фазы характерны те или иные двигательные реакции и скоординированные с ними звуковые сигналы. Взаимодействие самца и самки в конспецифической паре представляют собой преемственный процесс смены ключевых сигналов (стимулов) и готовности реагировать на них. Важно заметить, что взаимодействия в ходе каждой фазы носят скорее стохастический, нежели детерминированный характер. Последнее обстоятельство заставляет признать недостаточным широко распространенный статистический подход к изучению этологической изоляции, основанный на простом сопоставлении идеализированных этограмм близких видов.

С точки зрения динамического подхода, рассматривающего коммуникативную систему в качестве многоступенчатого стохастического процесса, гибридизация между близкими видами перестает быть нонсенсом. Мы видим ее причины в возможности генерализации реакций в ходе опознавания брачного партнера. Причины такой генерализации следует рассматривать отдельно для стадии образования гибридной пары и для последующих стадий ее существования.

На стадии образования пары генерализованный ответ особи на неспецифические стимулы обусловлен длительным отсутствием конспецифических брачных партнеров (в разреженной популяции), которое приводит к развитию избыточной мотивации. Это обуславливает возможность неадекватных сексуальных реакций на особей других видов (не только близких, но и относящихся к другим семействам) и даже на неодушевленные предметы. Процесс образования гибридной пары часто имеет необратимый характер: пара не распадается, даже если образовавшие ее особи впоследствии имеют возможность видеть и слышать сексуально активных партнеров своего вида. Такое положение вещей объясняется рядом причин, среди которых наиболее существенны следующие: 1) возможность разрядки мотивационного состояния за счет реакции на неспецифический стимул (и даже при реакциях вхолостую); 2) нестабилизированный характер многих видовых сигналов — и оптических (континуум поз) и, особенно, акустических; 3) количественный, а не качественный характер различий во многих коммуникативных сигналах у близких видов; 4) смена мотивационных фаз в ходе взаимо-

действия неконспецифических партнеров в гибридной паре; 5) стохастический характер взаимодействия партнеров в ходе каждой фазы; 6) привязанность самца и самки к их общей территории и агрессивность каждого из них к особям своего пола (интрасексуальная межвидовая территориальность).

Большой интерес для изучения этологических изолирующих механизмов представляет проблема запечатления и раннего акустического обучения в смешанных популяциях, состоящих из близких видов, потенциально способных к гибридизации. К сожалению, исследования по этой теме до сих пор крайне редки. Обсуждается также вопрос о возможности расчленения целостного образа брачного партнера на отдельные элементы - с тем, чтобы оценить их относительную значимость в едином комплексе стимулов.