

АЛЛОПАТРИЧЕСКАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ
В КОМПЛЕКСЕ СЕРЕБРИСТАЯ ЧАЙКА–ХОХОТУНЬЯ–КЛУША
LARUS ARGENTATUS–CACHINNANS–FUSCUS
(AVES, CHARADRIIFORMES)

© 1996 г. Д. Г. Монзиков, Е. Н. Панов

Представлено академиком В.Е. Соколовым 04.11.95 г.

Поступило 13.11.95 г.

Взаимоотношения между таксонами внутри надвида “больших белоголовых чаек”, кругополярный ареал которого охватывает обширные пространства Голарктики, на протяжении десятков лет служат предметом пристального внимания орнитологов-эволюционистов [6, 11, 12]. В руководства по теории эволюции этот комплекс вошел как пример видеообразования по принципу “кольцевых ареалов”. Суть его в том, что даже при наличии геновых потоков между членами каждой пары соседних таксонов внутри цепи географически викарирующих форм крайние звенья такой цепи оказываются при вторичном пространственном контакте репродуктивно изолированными. Модель служит примером накопления количественных генетических различий с переходом их в качественные (видового уровня) по мере расхождения популяций в пространстве и во времени [1, 12].

Ситуация в Европейской России, на первый взгляд, укладывается в описанную схему. Вытянутые по широте вдоль побережья Северного Ледовитого океана ареалы форм *argentatus* и *heuglini* (= *antelius*), с одной стороны, и локализованный в Причерноморье и Прикаспии ареал *cachinnans* – с другой (рис. 1), традиционно рассматривают как противостоящие отрезки гигантского кольца, охватывающего Голарктику и замыкающегося в Западной Европе [1]. При этом предполагается, что какой-либо поток генов по долготе, поперек территорий, охваченных кольцом, полностью исключен. В противном случае принцип кольцевых ареалов оказывается неприменимым к рассматриваемой ситуации и может потребовать пересмотра в общем плане.

В предлагаемой работе мы попытаемся показать существование потока генов между северными

и южными популяциями серебристой и западносибирской чаек (*L. argentatus*, *L. heuglini*), с одной стороны, и южными популяциями хохотуньи *L. cachinnans* – с другой. Все три названные формы рассматриваются сегодня как самостоятельные виды [3, 4, 14]. Обмен генами идет через локальные популяции (колонии), которые рассредоточены в обширном пространстве между ареалами северных и южного представителей комплекса ([8], рис. 1). Эти колонии начали формироваться с начала 80-х годов нашего столетия [5]. Они имеют смешанный состав и формируются, как мы полагаем, иммигрантами из автохтонных ареалов *heuglini* и *cachinnans*, а также, вероятно, пришельцами с запада, из ареала *L. (argentatus?) omissus*.

Объектом исследований послужила колония чаек в Борском районе Нижегородской области, локализованная близ деревни Ситники на месте оставленных торфоразработок. Эти карьеры не превратились в обширный (около 15 га) водоем с разбросанными сплавинами. Первые три пары чаек загнездились здесь в 1982 г. [5]. В предлагаемой статье приводятся данные двухлетнего (1994, 1995 гг.) комплексного изучения популяции Ситниковских карьеров с применением методики индивидуального мечения чаек.

Большую часть населения колонии составляют чаики с мантией светло-серого цвета, с желтыми лапами и оранжевым кожистым кольцом вокруг глаза. По общему облику они могут быть отнесены как к хохотунье *L. cachinnans*, так и к форме *L. (argentatus?) omissus*. Анализ окраски первостепенных маховых перьев у 24 отловленных птиц показал, что по этому комплексу признаков выборка занимает промежуточное положение между названными таксонами. Помимо светло-серых чаек, в популяции присутствуют особи с фенотипами западносибирской чайки *L. heuglini* и клуши *L. fuscus* (соответственно, с темно-серой и черной мантией), а также птицы с мантией промежуточного “среднесерого” цвета.

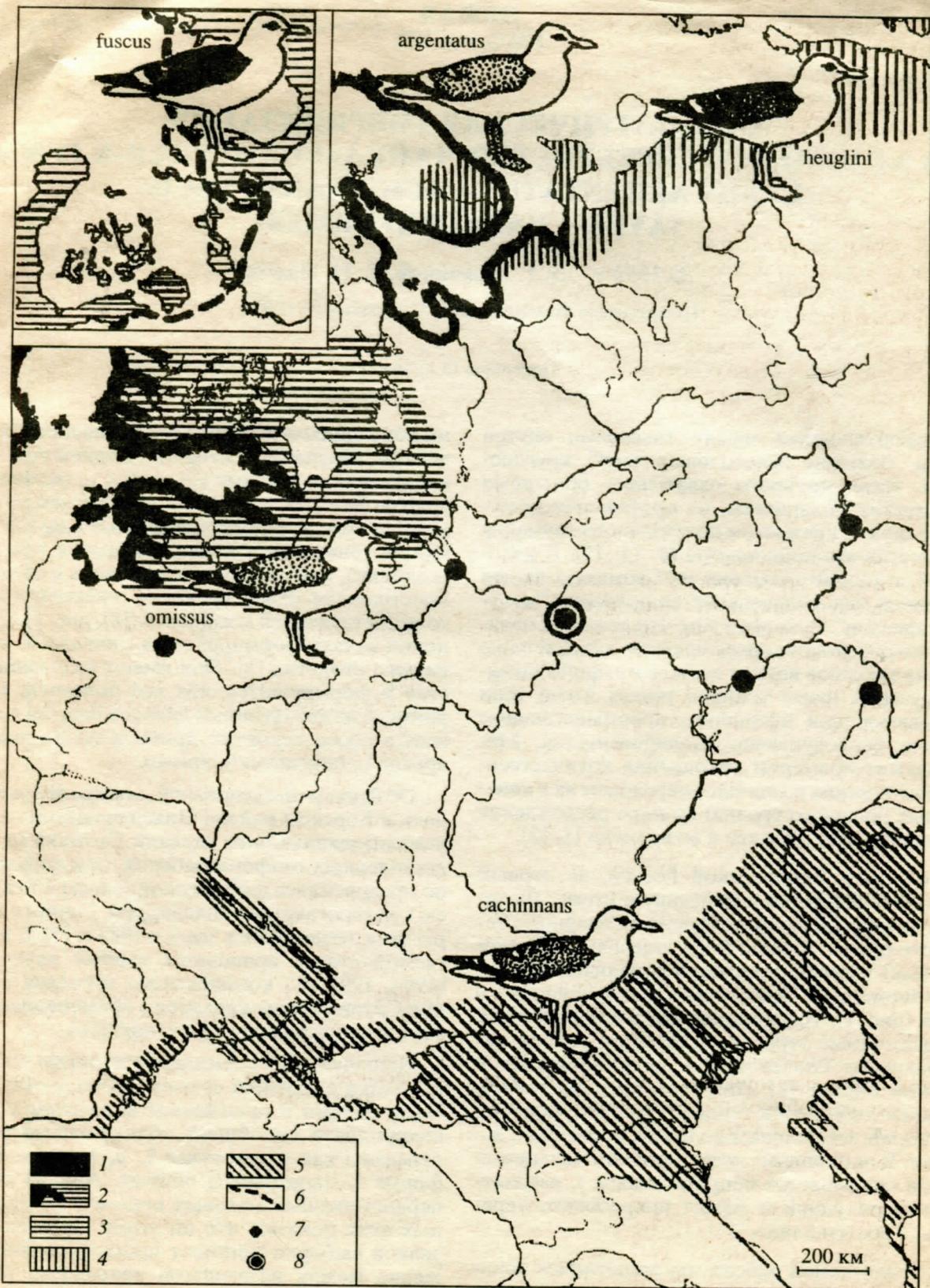


Рис. 1. Ареалы чаек комплекса *argentatus*—*cachinnans*—*fuscus* в Европейской части России и локализация пространственно изолированных колоний в межареальном пространстве. 1 – область гнездования *argentatus*, 2 – вселение *argentatus* в ареал материковых “желтоногих серебристых” чаек, 3 – ареал *omissus*, 4 – ареал *heuglini*, 5 – ареал *cachinnans*, 6 – северо-восточная граница ареала *fuscus*, 7 – колонии в межареальном пространстве, 8 – колония Ситниковских карполов. На силуэтах чаек точками показан розовый цвет лап, белым – желтый цвет лап.

Эти последние, вероятно, являются гибридами от скрещиваний светло-серых чаек с носителями фенотипов "heuglini" и "fuscus". Фенотипический состав колонии показан в табл. 1.

Как удалось установить, среди особей с фенотипами "heuglini" и "fuscus" преобладают самцы – в соотношении 16 : 6. Пары с участием разных фенотипов, как гомо-, так и гетерогамные, приступают к размножению в близкие сроки и гнездятся в целом весьма синхронно. Не отмечено уменьшения репродуктивного успеха у смешанных пар по сравнению с теми, что состоят из чаек одинаковой окраски (табл. 2).

Для выяснения таксономической принадлежности населения колонии мы сопоставили по 8 структурным признакам выборку по вокализации чаек Ситниковских карьеров с выборками соответствующих сигналов из автохтонных популяций *L. argentatus* (Айновские о-ва в Баренцевом море) и *L. cachinnans* (юг Каспийского моря). Кроме того, для сопоставлений были привлечены отдельные данные по вокализации *L. fuscus* (данные В.И. Грабовского с Соловецких о-вов, Белое море). На качественном уровне анализа выяснилось, что в изученной популяции присутствуют варианты, отвечающие видоспецифическим характеристикам сигнала "долгий крик" всех трех названных видов. Результаты дисперсионного анализа показали, что большинство долгих криков, записанных в Ситниковской колонии, соединяют в себе в разных сочетаниях признаки вокализации этих видов, и, возможно, *heuglini*, звуковые сигналы которой в целом сходны с таковыми клуши (Грабовский, личн. сообщ.).

Все полученные данные хорошо укладываются в гипотезу о гибридогенном характере изученной популяции. Мы полагаем, что ее основу составили чайки, вселившиеся и продолжающие вселяться сюда с северо-запада, из области гнездования формы *omissus* и с юга – из ареала хохотунь *L. cachinnans*. Менее значимую долю популяции составляют выходцы с севера, из ареала западносибирской чайки *L. heuglini*, которую ряд авторов [7] рассматривают как подвид клуши. В процесс гибридизации вовлечены также единичные особи с общим обликом номинативного подвида клуши *L. f. fuscus*.

Полученные результаты открывают новые перспективы в дискуссионной теме о происхождении формы *omissus*. По одной гипотезе, это подвид серебристой чайки *L. argentatus* [10], по другой – подвид хохотунь *L. cachinnans* [9]. Третья гипотеза предполагает гибридогенное происхождение *omissus* как результат встречного расселения *cachinnans* с юга и *argentatus* – с севера ([6]; см. также [14]). Приведенные в настоящей работе данные косвенно свидетельствуют в пользу последней гипотезы. Согласно предлагаемому

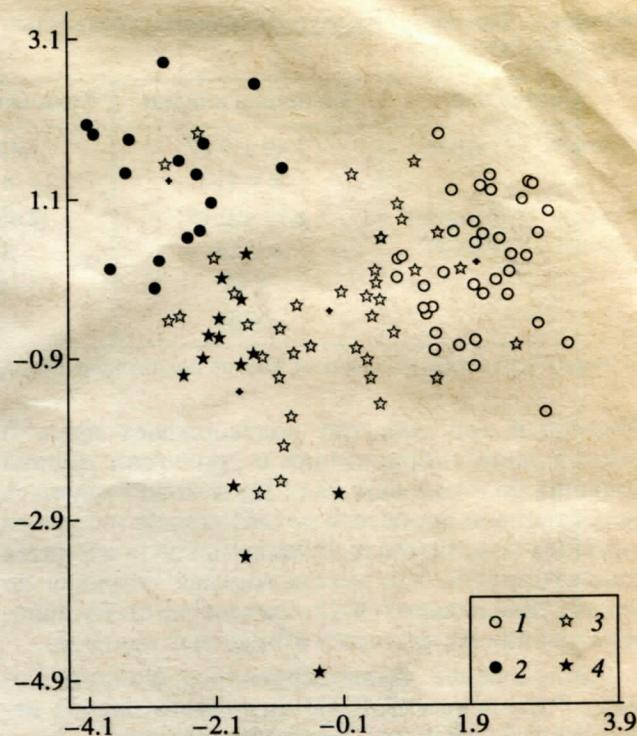


Рис. 2. Распределение точек, соответствующих фонограммам "долгого крика" из трех популяций, в пространстве двух первых дискриминантных функций. 1 – *argentatus* (Баренцево море), 2 – *cachinnans* (юг Каспийского моря), 3, 4 – Ситниковская колония (4 – типа "fuscus-heuglini").

нами сценарию, *omissus* ныне расселяется на юго-восток по бассейну Волги и вступает во вторичный контакт с *cachinnans*, расселяющейся к северу. В итоге схема гибридизации во времени выглядит следующим образом: (*cachinnans* × *argentatus* = *omissus*) × *cachinnans* × *heuglini* × *fuscus*.

Таблица 1. Состав гнездящихся пар и их численное соотношение в колонии Ситниковских карьеров (в скобках %)

Фенотип половых партнеров	1994 г.	1995 г.
"серые" × "серые"	78 (88.6)	74 (88.1)
"серые" × "heuglini"	7 (8.0)	5 (5.9)
"серые" × "fuscus"	3 (3.4)	3 (3.6)
"heuglini" × "heuglini"	–	1 (1.2)
"fuscus" × "fuscus"	–	1 (1.2)
Всего пар:	88 (100.0)	84 (100.0)

Примечания. 1. В категорию "серых" входят светло- и среднесерые чаек, которых не всегда удается надежно разграничить при визуальных наблюдениях. 2. Поскольку особи с фенотипами *heuglini* и *fuscus* могут иметь гибридное происхождение, видовые названия взяты в кавычки. То же в табл. 2.

Таблица 2. Показатели репродуктивного успеха гомогамных и гетерогамных пар в колонии Ситниковских карпиров (1994, 1995 гг.)

Состав пар	Величина кладки	Величина выводка*	Длина яиц, мм	Ширина яиц, мм
“серые” × “серые”	2.49 ± 0.07 <i>n</i> = 112	2.42 ± 0.09 <i>n</i> = 45	71.80 ± 0.34 <i>n</i> = 262	49.70 ± 0.11 <i>n</i> = 262
“серые” × “heuglini”, “серые” × “fuscus”	2.77 ± 0.10 <i>n</i> = 18	2.40 ± 0.30 <i>n</i> = 10	70.83 ± 0.50 <i>n</i> = 45	48.64 ± 0.29 <i>n</i> = 45
<i>t</i>	2.33	0.06	1.61	3.41
<i>p</i>	<0.05	н. д.	н. д.	<0.01

* Учитывались только выводки, еще не покинувшие гнезда либо его ближайших окрестностей.

Подобный ход событий подтверждает идею о важной роли гибридизации в эволюции группы больших белоголовых чаек [6] и может служить иллюстрацией процессов ретикулярной эволюции у высших позвоночных. В заключение приходится констатировать, что рассмотренная ситуация не вполне укладывается в классическую схему видообразования по принципу кольцевых ареалов.

Исследование финансировалось Фондом Сороса, Российским фондом фундаментальных исследований и Фондом “Биоразнообразие”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: Мир, 1947. С. 502.
2. Панов Е.Н. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука, 1989. С. 510.
3. Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., Грабовский В.И. // Зоол. журн. 1990. Т. 69. № 12. С. 73–89.
4. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука, 1990. С. 724.
5. Юдин К.А., Фирсова Л.В. В кн.: Птицы СССР. Чайковые. М.: Наука, 1988. С. 126–146.
6. Barth E. // Ornis scand. 1975. V. 6. P. 49–63.
7. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa / S. Cramp Ed. Oxford Univ. Press, 1983. V. 3. P. 913.
8. Filchagov A.V. // J. Ornithol. 1994. Bd. 135. Sonderheft. S. 44.
9. Haffer J. In: Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Wiesbaden: Vogelzug Verlag, 1982. Bd. 8. S. 502–514.
10. Mierauskas P., Greimas E., Buzun V. // Acta Ornithol. Lituanica. 1991. V. 4. P. 3–26.
11. Stegmann B.K. // J. Ornithol. 1934. Bd. 72. S. 340–380.
12. Stresemann E., Timofeeff-Ressovsky N. // Biol. Zentralbl. 1947. Bd. 66. S. 57–76.
13. Voipio P. // Acta soc. fauna et flora fenn. 1954. V. 71. P. 1–56.
14. Yesou P. // Ibis. 1991. V. 133. P. 256–263.