

Мензбирлік орнитологиялық қоғамы
Әл-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университеті
Қазақстан Республикасы БҒМ ҒК «Зоология институты» РМК

СОЛТҮСТІК ЕУРАЗИЯНЫҢ XIV ХАЛЫҚАРАЛЫҚ ОРНИТОЛОГИЯЛЫҚ КОНФЕРЕНЦИЯСЫ

(Алматы, 18-24 тамыз 2015 ж.)

II. Баяндамалар

Біздің демеушілеріміз:

«Мензбирлік орнитологиялық қоғамы»

«Қазақстанның ұлттық географиялық қоғамы (ҚҰГК)

«Қазақстан құстарының қорғау одағы қоғамдық бірлестігі»

«Казэкопроект»



Алматы 2015

Menzbier Ornithological Society
al-Farabi Kazakh National University
Institute of Zoology of the Committee of Sciences MES RoK

**XIV INTERNATIONAL
ORNITHOLOGICAL CONFERENCE
OF NORTHERN EURASIA
(Almaty, 18-24 August 2015)**

II. Oral presentations



Almaty 2015

Мензбировское орнитологическое общество
Казахский национальный университет им. аль-Фараби
РГП «Институт зоологии» КН МОН Республики Казахстан

**XIV МЕЖДУНАРОДНАЯ
ОРНИТОЛОГИЧЕСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ
СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ**
(Алматы, 18-24 августа 2015 г.)

II. Доклады



Алматы 2015

УДК 598.2/9

ББК

М

XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии. II. Доклады.
Алматы, 2015. 572 с.

ISBN 978-601-7287-18-4

Сборник включает полные тексты пленарных и секционных докладов, представленных на XIV Международной орнитологической конференции Северной Евразии (Алматы, 18-24 августа 2015 г.). Публикуемые материалы посвящены актуальным вопросам фундаментальной орнитологии (происхождение, эволюция и систематика птиц, фауна, зоогеография, морфология птиц), а также прикладным вопросам использования и охраны птиц, включая редкие виды, занесенные в Красные книги всех уровней.

Ответственный редактор: **А.Ф. Ковшарь**

Редакция: В.М. Галушин, Ф.Я. Дзержинский, Н.В. Зеленков, М.В. Калякин,
В.А. Паевский, Э.А. Рустамов, А.В. Белоусова (секретарь)

Солтүстік Еуразияның XIV Халықаралық орнитологиялық конференциясы.
II. Баяндамалар. Алматы, 2015. 572 бет.

Солтүстік Еуразияның XIV Халықаралық орнитологиялық конференциясында (Алматы, 18-24 тамыз 2015 ж.) ұсынылған баяндамалар жинағына кіреді. Фундаментальды орнитологияның өзекті мәселелеріне (шығу тегі, құстардың жіктелуі мен эволюциясы, фауна, зоогеография, құстардың морфологиясы мен физиологиясы), сондай-ақ құстарды қорғау туралы негізгі сұрақтарға (аңшылық және ауылшаруашылық орнитология, медициналық және авиациялық орнитология; әлеуметтік орнитология: білім және ағарту, орнитологиялық туризм) қатысты жарияланатын материалдар.

XIV International Ornithological Conference of Northern Eurasia. II. Oral presentations.
Almaty, 2015. 572 p.

This publication includes full texts of plenary and sectional presentations of the XIV International Ornithological Conference of Northern Eurasia (Almaty, 18-24 August 2015). The materials are dedicated to the current problems of fundamental ornithology (origin, evolution and systematics of birds, fauna, zoogeography, bird morphology and physiology), as well as practical questions of bird use and conservation, including rare species listed in the Red Data Books of all levels.

Editor-in-chief: **A.F. Kovshar**

Editorial board: V.M. Galushin, F.Y. Dzerzhinskiy, N.V. Zelenkov, M.V. Kalyakin,
V.A. Payevskiy, E.A. Rustamov, A.V. Belousova (secretary)

ISBN 978-601-7287-18-4

© Мензбирское орнитологическое общество, 2015
© Г.Н. Проскурина, вёрстка.

Хроника орнитологических конференций Северной Евразии (1956-2010)

А.Ф. Ковшарь¹, Я.А. Вискне², В.М. Галушин³

¹Казахстан, Алматы, Институт зоологии КН МОН РК,
e-mail: ibisbilkovshar@mail.ru

²Латвия, Рига, Латвийская Академия наук,
e-mail: ornlab@latnet.lv

³Россия, Москва, Московский педагогический госуниверситет,
e-mail: v-galushin@yandex.ru

Потребность в личных контактах у орнитологов 1/6 части земной суши, протянувшейся от Балтики до Тихого океана и от Арктики до пустынь Центральной Азии, ощущалась всегда и была столь велика, что уже через год после окончания Второй мировой войны, в ноябре 1946 г. Зоологический институт Академии наук СССР созвал в Ленинграде совещание, посвящённое изучению миграций птиц; там впервые прозвучали пожелания о необходимости регулярных встреч орнитологов. Сама традиция проведения таких конференций родилась в республиках Балтии, где по инициативе Э.Я. Тауриньша и Э.В. Кумари прошли Первая (Рига, 1951) и Вторая (Таллин, 1954) Прибалтийские орнитологические конференции. Здесь нельзя не выразить глубокого сожаления, что неизменный участник этих конференций, видный орнитолог и замечательный человек, соавтор настоящего доклада – Янис Арвидович Вискне, ушел из жизни в 2015 г., успев всё же включиться в его подготовку.

В резолюции Первой Прибалтийской конференции прямо сказано: «Необходимо практиковать каждые 3 года созыв всесоюзных орнитологических конференций для обмена опытом и координации работы». Надо сказать, что все прочитанные на обеих конференциях доклады впоследствии были полностью опубликованы в двух специальных сборниках: «Перелёты птиц на европейской территории СССР» (Рига, 1953) и «Труды II Прибалтийской орнитологической конференции» (М., 1957). В резолюции, принятой на Второй Прибалтийской конференции, выражено единодушное пожелание: «*Просить Президиум Академии наук СССР создать Общесоюзную орнитологическую кон-*

ференцию в Москве или Ленинграде в 1955 г., приурочив её к дате 20-летия со дня смерти М.А. Мензбира».

В итоге в октябре 1954 г. директор Зоологического института академик Е.Н. Павловский создал Оргкомитет по созыву Орнитологической конференции. В него вошли представители Москвы, Ленинграда, Сибири, Украины, республик Прибалтики, Казахстана и Средней Азии. По 900 адресам были разосланы информационные письма, причём особые приглашения были разосланы в республиканские Академии наук, во все крупные университеты, музеи и другие учреждения, где работали орнитологи. По просьбе зарубежных коллег Оргкомитет обратился в Академию наук СССР с просьбой об их приглашении, что и было сделано. Основная организационная нагрузка по подготовке конференции в течение всего 1955 года легла на плечи орнитологического отдела ЗИН, в котором работали такие выдающиеся орнитологи как А.И. Иванов (заведующий отделом), Л.А. Портенко, Б.К. Штегман, Е.В. Козлова, К.А. Юдин.

Большинство современных орнитологов, естественно, не участвовали в первых Конференциях, проходивших несколько десятилетий тому назад. Поэтому мы как ветераны этих Конференций сочли полезным более подробно охарактеризовать именно самые первые из них.

Первая Всесоюзная орнитологическая конференция открылась в Ленинграде 20 января 1956 г. От имени Британского союза орнитологов участников приветствовал прочувствованной речью секретарь союза Гюи Монфор. Приветствия поступили от Московского общества испытателей природы за подписью президента – академика В.Н. Сукачёва, от многих зарубежных и отечественных орнитологов.

В работе конференции приняли участие более 300 человек. На трёх её пленарных и 15 секционных заседаниях 22-24 января было заслушано свыше 100 докладов, полный перечень которых приведен в сборнике ЗИН СССР «Труды проблемных и тематических совещаний. Вып. IX. Первая Всесоюзная орнитологическая конференция, посвящённая памяти М.А. Мензбира» (М.-Л., 1960).

На первом пленарном заседании Л.А. Портенко прочитал блестящий доклад «Жизнь и научный подвиг М.А. Мензбира», дополненный не менее содержательным докладом И.И. Пузанова «М.А. Мензбир как зоогеограф и проблемы дальнейшего развития советской зоогеографии». Г.П. Дементьев сделал обстоятельный обзорный доклад «Орнитологические работы в СССР. Итоги и перспективы», а А.И. Иванов – «Итоги и задачи орнитофаунистических исследований на территории СССР». Завершил первое пленарное заседание доклад Г.С. Ше-

стаковой «Эколого-морфологические исследования птиц в Институте морфологии животных Академии наук СССР».

Среди множества других докладов отметим следующие: Е.В. Козлова «К методике изучения региональных орнитофаун»; С.В. Кириков «Размещение птиц в степной зоне и лесостепи в XVII-XVIII вв. (европейская часть СССР)»; К.А. Юдин «Задачи эколого-морфологических исследований в области орнитологии»; Л.П. Познанин «Об интенсивности эволюции в классе птиц»; Н.А. Гладков «Полёт птиц как биологическое явление»; Э.В. Кумари «Состояние и задачи изучения миграций птиц в СССР»; Ю.А. Исаков «Значение птиц в эпидемиологии болезней человека и задачи орнитологических исследований в этой области».

Тезисы не публиковались, но в упомянутом сборнике через 4 года были напечатаны 48 статей-докладов, в т.ч.: Орнитофаунистические исследования в СССР (А.И. Иванов); Орнитология в Британии (Гюи Монфор); К методике изучения истории региональных орнитофаун (Е.В. Козлова); Орнитофауна Среднего Урала и Зауралья и история её формирования (Н.Н. Данилов); Из результатов орнитологических исследований в Центральном Казахстане (И.А. Долгушин, А.А. Слудский) и др.



Рис. 1. Участники конференции в актовом зале ЗИН АН СССР. Ленинград, 20 января 1956 г. В передних рядах: Е.В. Козлова, Г.Х. Иогансен, С.С. Туров, А.К. Рустамов, Н.А. Гладков, Г.П. Дементьев, Л.А. Портенко, Е.Н. Павловский, В. Черни, И.А. Нейфельдт, А.И. Иванов, А.П. Кузякин и др.

Photo 1. Participants of the Conference in the Assembly Hall of Zoological Institute, USSR Academy of Sciences. Leningrad, 20th January, 1956. In front rows: E.V.Kozlova, G.Ch.Ioganzhen, S.S.Turov, A.K.Rustamov, N.A.Gladkov, G.P.Dementiev, L.A.Portenko, E.N.Pavlovsky, V.Cherny, I.A.Neifeldt, A.I.Ivanov, A.P.Kuzyakin and oths.

Главный результат этой Первой Всесоюзной конференции, – она заложила основы традиции, которой сегодня уже более полувека. И задала, как принято говорить, формат таких конференций: начиная от деления заседаний на пленарные и секционные, высоких требований к содержанию докладов и заканчивая дополнительными мероприятиями во время проведения конференций – такими как выставки орнитологической литературы, фотовыставки, демонстрация фильмов о птицах и т.д. 23 января состоялась выставка картин о птицах художников-анималистов В.А. Ватагина, А.Н. Комарова, Н.Н. Кондакова. На фотовыставке, смонтированной под руководством К.А. Юдина и И.А. Нейфельдт, были представлены 400 прекрасных фотографий, среди которых немало уникальных.

О международном значении этой конференции сказал в своём выступлении на заключительном банкете профессор Эрвин Штреземанн: «Среди нас, приехавших из Исландии, Англии, Германии, Венгрии, Чехословакии, Польши, Дании и Финляндии, нет никого, кто бы уже давно не горел желанием лично познакомиться с коллегами в этой стране. Когда снова стало возможным обмениваться литературой и письмами через границы, мы с изумлением узнали об оживлённой и многосторонней деятельности, которую развернули советские орнитологи со времени ужасной войны. Длинный ряд важных, превосходно иллюстрированных фаунистических трудов, прежде всего шеститомный труд о птицах Советского Союза, и изобилие содержательных статей по разного рода актуальным вопросам показали нам, что мы, чтобы попытаться извлечь пользу из этих успехов, должны приложить усилия для изучения работы наших советских коллег, как бы ни было это трудно для нас, ибо почти все старейшие из нас в этом отношении остаются невеждами». В конце своей длинной речи он выразил надежду на дальнейшую дружбу и взаимопонимание и высказал три главных пожелания: чтобы все русскоязычные статьи имели резюме на одном из европейских языков, чтобы был создан орнитологический журнал для концентрации большинства публикаций в одном месте и, в-третьих, чтобы была доработана и опубликована библиография для всех 6 томов сводки «Птицы Советского Союза» (1951-1954).

Вторая Всесоюзная орнитологическая конференция состоялась через три года. Она проходила в Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова с 18 по 25 августа 1959 г. Организаторами её стали орнитологи МГУ под руководством Г.П. Дементьева и Н.А. Гладкова. К открытию конференции были изданы сборники: «Вторая Всесоюзная Орнитологическая конференция. Тезисы



Рис. 2. А.Ф. Котс открывает II Всесоюзную конференцию. Справа – А.М. Судиловская, слева – Г.П. Дементьев, И.А. Долгушин, А.И. Иванов и Н.А. Гладков. *Фото А.Ф. Ковшаря.*
Photo 2. A.F.Kots opens the Second All-Union Conference. To the right of him is A.M.Sudilovskaya, to the left are – G.P.Dementiev, I.A.Dolgushin, A.I.Ivanov and N.A.Gladkov. *Photo by A.F. Kovshar.*

докладов». Всего в них опубликован 261 тезис, включая: Птицы и пространство (Н.А. Гладков), Некоторые современные проблемы систематики птиц (Г.П. Дементьев); Об эндемизме Крымской орнитофауны (И.Б. Волчанецкий); Современное состояние проблемы полового отбора: на орнитологическом материале (А.Б. Кистяковский); Изучение поведения птиц (Л.В. Крушинский); Орнитология и медицина (Ю.А. Исаков); Значение птиц в очагах клещевого энцефалита на Среднем Урале (С.А. Шилова с соавт.); Ку-лихорадка у диких птиц (Н.Н. Басова с соавт.); О некоторых причинах массовой гибели птиц на Каспийском море (Ю.В. Курочкин, А.А. Лавровский); Об изучении миграций птиц с помощью отлова большими ловушками (Л.О. Белопольский, А.А. Меженный и др.); О происхождении орнитофауны Антарктиды (Е.С. Короткевич) и ещё 4 доклада по птицам Антарктиды (Е.Е. Сыроечковский; В.И. Тарашук); Основные очаги формирования фауны птиц зональных степей Евразии (И.А. Долгушин) и др.

Особо стоит упомянуть доклад старейшего украинского орнитолога Н.В. Шарлеманя «Пятидесятилетие первого объединения орнитологов нашей страны» (ч. III, с. 124-125). В нём шла речь о Киевском орнитологическом обществе имени К.Ф. Кесслера (1909-1915): председатель – В.М. Артоболевский, секретарь Н.В. Шарлемань, члены: М.А. Мензбир, П.П. Сушкин, А.М. Никольский, В.Л. Бианки, С.А. Бу-

турлин, Д.М. Россинский, А.Я. Тугаринов, Б.А. Домбровский, Г. Лоудон – всего более 100 человек! Общество издало 1 том Трудов, два выпуска «Материалов по фауне юго-запада России», Краткий путеводитель по Киеву и его окрестностям для естественно-исторических экскурсий; с 1910 г. при Обществе была создана Постоянная комиссия по охране природы. За выставку «Дневные хищные птицы и совы» на Всероссийской с/х выставке в Киеве в 1913 г. Общество было награждено большой золотой медалью. Распалось в связи с эвакуацией университета из Киева в Саратов. Остатки коллекций хранятся в Зоологическом музее Украинской Академии наук.

Всего на 24 секционных заседаниях было заслушано более 200 докладов (постеры тогда ещё не были приняты, они появились на следующей конференции). Часть докладов сделали зарубежные гости: Г. Монфор (Англия), Н. Боев (Болгария), К. Гентц, Г. Мауэрсбергер и Г. Шильдмахер (ГДР), К. Добровольский, З. Свирский и М. Юзефик (Польша), Я. Ганзак, О. Ферянц и В. Черни (Чехословакия).

В перерывах между заседаниями участники имели возможность познакомиться с художественной анималистической выставкой, фото-выставкой и орнитологическими публикациями, вышедшими в период между Первой и Второй конференциями. Вечерние секционные заседания завершались просмотром научно-популярных фильмов о птицах. Особый интерес вызвала демонстрация цветного документального фильма Е.К. и К.А. Вилкс о биологии размножения кукушки, а также фильма Л.О. Белопольского и С.М. Успенского о работе орнитологической станции в Рыбачьем. В таксидермической выставке участвовало более 20 мастеров, представлявших разные города и школы: Москву, Харьков, Тбилиси, Ригу, Фрунзе, Читу, Днепрпетровск, Омск, Псков, Свердловск и др. Вне конкурса были выставлены работы старых мастеров Ф.К. Лоренца и П.С. Николаева. Завершилась конференция экскурсией по Подмосквью – на Звенигородскую биостанцию и в Приокско-Тerrasный заповедник.

Ряд докладов этой конференции, в частности, доклад Н.А. Гладкова «Птицы и пространство» полностью напечатаны в третьем и следующих сборниках «Орнитология».

Третья Всесоюзная орнитологическая конференция проходила 11-17 сентября 1962 г. в древнем Львове, на базе Львовского университета. Подготовкой конференции занимался Оргкомитет из видных орнитологов страны: М.А. Воинственский (Киев), И.Б. Волчанецкий (Харьков), Н.А. Гладков и Г.П. Дементьев (Москва), И.А. Долгушин (Алма-Ата), А.И. Иванов (Ленинград), А.Б. Кистяковский (Киев),



Рис. 3. Общая фотография участников III Всесоюзной орнитологической конференции на фоне здания Львовского университета им. И. Франко. Сентябрь 1962 г.

Photo 3. A general view of participants of the Third All-Union ornithological conference in front of the Lvov University by I.Franko. September 1962.

Э.В. Кумари (Тарту), В.Ф. Ларионов (Москва), Л.А. Портенко (Ленинград), И.И. Пузанов (Одесса), А.К. Рустамов (Ашхабад), А.И. Янушевич (Фрунзе), Ф.И. Страутман, Н.А. Полушина (секретарь Оргкомитета) и Н.И. Черкащенко (все – Львов). Главным её организатором был проректор Львовского университета профессор Ф.И. Страутман, который в дни конференции как раз отмечал своё 50-летие.

К началу конференции изданы тезисы в двух книгах под названием «Материалы III Всесоюзной орнитологической конференции», без упоминания слова «тезисы». Сделано это было специально для того, чтобы напечатанные в них материалы считались публикациями (так как тезисы таковыми не являлись). С тех пор вместо термина «тезисы» всё чаще стали употреблять нейтральное «материалы», тем более, что и по содержанию они всё больше стали напоминать краткие сообщения, с конкретными фактическими данными. Эмблемой конференции, использованной в её изданиях, стала оляпка как символ Карпат.

В «Материалах III Всесоюзной орнитологической конференции» опубликовано 267 сообщений, в т.ч.: Понятие о жизненных формах и задачи экологической классификации (Г.П. Дементьев); К вопросу о значении птиц в очагах клещевого энцефалита в связи с задачами истребления клещей» (Н.Н. Горчаковская и С.П. Чунихин); Птицы как прокормители иксодовых клещей в лесных ландшафтах Северо-Восточного Алтая (Б.П. Доброхотов); Зимовка водоплавающих птиц

на внутренних водоемах Латвии (Я.А. Вискне); О типах суточной активности у некоторых воробьиных (М.Н. Денисова); о циклических изменениях биоэнергетического состояния птиц... (В.Р. Дольник); Размещение, состояние и судьба зимовок водоплавающих птиц в СССР (Ю.А. Исаков); Авифауна – одна из основ зоогеографического деления Антарктической области (Е.С. Короткевич); Ландшафтная орнитогеография (А.П. Кузьякин); Явление пересемешничества (А.С. Мальчевский); Особенности гнездования птиц на Памире (Р.Л. Потапов); Влияние климатических факторов на явления репродуктивного цикла у птиц (Е.С. Птушенко); Водопой некоторых птиц в пустыне (В.Е. Соколов); Критерии оценки роли пернатых хищников в природе и хозяйстве человека (В.М. Галушин); Электрофоретические исследование белков сыворотки крови различных видов птиц (Б.Ф. Сухомлинов, В.А. Кушнирук, Н.Д. Чугунов); К анализу плодовитости воробьиных птиц горных систем Европы и Азии (С.П. Чунихин); К экологии птиц высокогорных поясов Западного Тянь-Шаня (А.Ф.Ковшарь) и др.



Рис. 4. Группа участников Третьей конференции. Львов, сентябрь 1962 г. Сидят слева направо: Л.Ф. Назаренко, В.П. Теплов, И.И. Пузанов, Ф.И. Страутман, И.Б. Волчанецкий, Т.Б. Ардамацкая, А.Б. Кистяковский, В.С. Степанов, В.В. Стаховский, Н.М. Литвиненко. *Фото И.А. Кривицкого.*

Photo 4. A group of participants of the Third conference. Sitting from the left to right: L.F.Nazarenko, V.P.Teplov, F.I.Strautman, I.B.Volchanetsky, T.B.Ardamatskaya, A.B.Kistyakovsky, V.S.Stepanov, V.V.Stakhovsky, N.M.Litvinenko. *Photo by I.A. Krivitsky.*

Всего на конференции было заслушано 256 докладов, в т.ч. 23 пленарных. Из них два проблемных обзорных доклада (Г.П. Дементьева, Н.А. Гладкова и Ф.И. Страутмана) были изданы небольшим тиражом в виде брошюр и розданы участникам вместе с тезисами. Часть других докладов были рекомендованы к изданию в научные сборники – «Миграции животных», издаваемый АН СССР, и «Орнитология» (МГУ). Именно на Львовской конференции впервые часть сообщений была представлена в виде стендов, ныне часто называемых «постерами».

Спустя два года Львовский университет выпустил специальный сборник «Проблемы орнитологии», с подзаголовком «Труды Третьей Всесоюзной орнитологической конференции» (Львов, 1964), в котором помещены 34 доклада. Открывался сборник программной статьёй Г.П. Дементьева «Задачи экологической классификации птиц и понятие о жизненных формах», её продолжали статьи А.К. Рустамова «Ещё раз о понятии «жизненная форма» в экологии животных» и С.М. Успенского «Основные черты жизненной формы *арктическое животное* на примере авифауны Арктики и Субарктики». Другие интересные статьи в этом сборнике: О ландшафтной орнитогеографии и её антипode (А.П. Кузякин); О географической изменчивости наряда некоторых палеарктических птиц (И.Б. Волчанецкий); Птицы и яды (доклады Н.М. Чуркиной и А. П.Федоренко); Возраст и плодовитость у птиц (Н.С. Анорова); О гнездовом консерватизме и микропопуляциях у птиц (Е.М. Воронцов); два доклада по экспериментальному изучению территориального поведения птиц (К.Н. Благосклонов, К.А. и Е.К. Вилкс); Очерк фауны птиц Корякского нагорья (Л.А. Портенко), К орнитогеографии северной части Тихого океана (Е.Н. Курочкин), Направление и характер некоторых изменений в авифауне Северного Казахстана (В.Ф. Рябов) и другие.

Из зарубежных орнитологов на этой конференции присутствовали Н. Боев (Болгария), М. Клима (Чехословакия), проф. Шильдмахер, Курт Гентц и Бурхард Штефан (ГДР), проф. Рыдзевский (Польша) и др. Личное знакомство с ними способствовало тому, что в журналах «Der Falke» (редактор К. Гентц) и «Ring» (редактор Рыдзевский) вскоре стали появляться статьи молодых советских орнитологов.

Четвёртая Всесоюзная орнитологическая конференция проходила в столице Казахстана городе Алма-Ате с 1 по 7 сентября 1965 г. Подготовкой её официально также занимался Оргкомитет, однако основная нагрузка легла на проф. И.А. Долгушина. Несмотря на перенесенную перед этим операцию, он сумел привлечь к работе не только руководимую им лабораторию орнитологии, но и сотрудников всего

Института зоологии АН КазССР во главе с директором – академиком И.Г. Галузо. В результате, по отзывам многих её участников, эта конференция оказалась одной из наиболее запомнившихся. Прежде всего, своим составом: среди 263 участников этой конференции был представлен весь цвет советской орнитологической науки, что хорошо видно на общей фотографии.

Кроме того, помимо тезисов «Новости орнитологии» (300 сообщений, 451 с.), изданных на высоком, по тем временам, полиграфическом уровне, к началу конференции в соседнем г. Фрунзе были опубликованы отдельной книгой основные доклады «Современные проблемы орнитологии». Эмблемой конференции, изображённой на обоих изданиях, стал журавль-красавка как символ бескрайних казахстанских степей.

Всего опубликовано 12 докладов, они сгруппированы в 4 раздела:

- Систематика, видообразование и формообразование у птиц – три доклада: Систематика птиц: современное состояние и некоторые проблемы (Г.П. Дементьев); Учение о микроэволюции и теоретические вопросы систематики птиц (С.С. Шварц); Функциональная морфология и «неморфологические критерии современной систематики» (В.Д. Ильичёв).



Рис. 5. Общее фото участников IV Всесоюзной орнитологической конференции у входа в здание Президиума Академии наук Казахской ССР. Алма-Ата, 1965.

Фото Н.Н. Балацкого.

Photo 5. A general view of participants of the Forth All-Union ornithological conference at the entrance to a building of the Presidium, Academy of Sciences. Alma-Ata, 1965.

Photo by N.N. Balatsky.

- Птицы и культурный ландшафт – два доклада: Основные проблемы изучения птиц культурных ландшафтов (Н.А. Гладков, А.К. Рустамов); Культурные ландшафты и задачи орнитологических исследований (В.В. Строков).
- Практические аспекты изучения птиц – три доклада: Теоретические аспекты навигации перелётных птиц (Э.В. Кумари); Перелётные птицы и проблема арбовирусов (Г.И. Нецкий); Птицы в охотничьем хозяйстве (В.Ф. Гаврин).
- Задачи изучения фауны птиц СССР – 4 доклада: Современное состояние, уровень и задачи орнито-фаунистических исследований (Л.А. Портенко); Об изученности экологии птиц СССР (И.А. Долгушин); Первые итоги исследований по ландшафтной орнитогеографии СССР (А.П. Кузякин); О некоторых сторонах теоретической обработки количественных учётов птиц (П.П. Второв).

Очень точно этот аспект организации конференции охарактеризовал впоследствии в посвященном ей очерке Н.А. Гладков: «В отличие от предыдущих орнитологических конференций, работа которых велась в основном в секциях и которые обсуждали множество различных как по содержанию, так в значительной степени и по уровню докладов, четвёртая Конференция сосредоточила своё внимание на нескольких основных проблемах, которые обсуждались на так называемых симпозиумах. Последние представляли по существу общие заседания Конференции целевого назначения. При этом основные доклады симпозиумов были заказаны Оргкомитетом заранее и опубликованы в специальном сборнике к началу конференции. Таким образом, была создана возможность ознакомиться с содержанием докладов заранее, что позволяло сократить время докладчиков и направить внимание симпозиума на обсуждение проблемы. Как известно, на предыдущих конференциях для обсуждения докладов «не оставалось времени». Как развёртывались прения на этот раз, можно судить из следующих цифр. По второму симпозиуму выступило в обсуждении проблемы 12 человек, по четвёртому – 16. По другим симпозиумам прения были узкими, но всё же они были» (Орнитология, вып. 8, 1967, с. 401).

Для того, чтобы продемонстрировать весь объём орнитологической работы, которая ведётся в Советском Союзе, её уровень и разнообразие, в коридорах и вестибюле Академии наук Казахстана были организованы демонстрации 311 постеров. Кроме докладов и демонстраций Конференция обсудила отчёты общественных комиссий, созданных на предыдущей конференции во Львове.

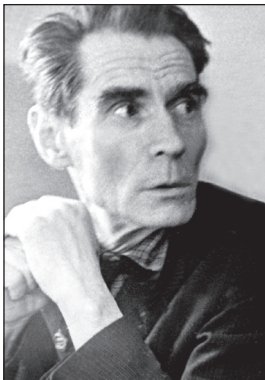


Рис. 6. И.А. Долгушин докладывает «Об изученности экологии птиц СССР».

Фото Д.Т. Увайсова.

Photo 6. I.A.Dolgushin presents the address "On knowledge of bird ecology in the USSR".

Photo by D.T. Uvaisov.

Рис. 7. Группа «томичей». Слева направо: Е.И. Страутман, И.А. Долгушин, В.Н. Скалон, Ф.И. Страутман, Г.Х. Иогансен, И.В. Измайлов, В.В. Строков, А.А. Слудский, К.Т. Юрлов. *Фото Т.Н. Гагиной.*

Photo 7. A group of participants from Tomsk city, Siberia. From the left to right: E.I.Strautman, I.A.Dolgushin, V.N.Skalon, F.I.Strautman, G.Ch.Iogansen, I.V.Izmaylov, V.V.Strokov, A.A.Sludsky, K.T.Yurlov. *Photo by T.N. Gagina.*

На конференции в качестве гостей присутствовали зарубежные орнитологи: Ч. Вори (США), проф. Шильдмахер и д-р Штубе (ГДР), д-р Пшигода (ФРГ), д-р Черни (Чехословакия), проф. Г.Х. Иогансен (Дания). Некоторые из них сделали доклады: О физиологических изменениях в организме птиц, связанных с сезонными периодическими явлениями (Шильдмахер), Об авифаунистических исследованиях в Германской академии наук по изданию Атласа распространения палеарктических птиц (Штубе), О влиянии на фауну применения в сельском и лесном хозяйстве ядохимикатов (Пшигода).

В дни проведения конференции была представлена выставка орнитологической литературы, особенно по казахстанско-среднеазиатскому региону; а также фотовыставка птиц. Демонстрировались советские и зарубежные кинофильмы о птицах.

На последнем заседании Конференции было создано несколько новых общественных комиссий и подтверждены полномочия прежних. Новые комиссии созданы по унификации русских названий птиц, по составлению «официального» списка птиц СССР. Утверждён новый состав Постоянного орнитологического комитета СССР в составе 9 человек: Г.П. Дементьев (председатель), М.А. Воинственский,

Н.А. Гладков, И.А. Долгушин, А.И. Иванов, В.Ф. Ларионов, В.А. Попов, А.К. Рустамов, Ф.И. Страутман.

На этом же заседании общее собрание конференции постановило увеличить промежуток между конференциями до 4-х лет – с тем, чтобы они проходили накануне Международных орнитологических конгрессов, имеющих именно такой интервал.

После завершения официальной части участники конференции совершили две экскурсии в горы Тянь-Шаня: на знаменитое озеро Иссык, погибшее от селя в 1963 году, и на Большое Алматинское озеро, в места стационарной работы алматинских орнитологов в течение летних сезонов 1964-1965 гг. Последнее обстоятельство давало возможность, помимо характерной ландшафтной обстановки высокогорья и населяющих его птиц, увидеть также гнёзда редких высокогорных видов (арчовый дубонос, арчовая чечевица, расписная синичка, индийская пеночка, черногрудая красношейка, бледная и черногорлая завирушки и др.), за которыми ещё несколько недель назад орнитологи вели наблюдения. В этом смысле данная поездка была одной из самых информативных среди однодневных экскурсий.

Пятая Всесоюзная орнитологическая конференция состоялась 23-27 сентября 1969 г. в столице Туркменистана городе Ашхабаде и была посвящена памяти главы советской орнитологии Георгия Петровича Дементьева, ушедшего от нас всего за 5 месяцев до открытия конференции; ему была посвящена специальная фотовыставка. Организовал и блестяще провёл конференцию ученик Г.П. Дементьева, ректор Туркменского сельскохозяйственного института академик АН ТССР А.К. Рустамов.

Эмблемой конференции была избрана саксаульная сойка – эндемик среднеазиатских пустынь. Открылась конференция докладом А.К. Рустамова и Н.А. Гладкова «Памяти друга и учителя (Георгий Петрович Дементьев, 1898-1969 гг.)», отразившим весь жизненный путь учёного и его заслуги перед отечественной орнитологической наукой. Следуя примеру И.А. Долгушина, А.К. Рустамов сгруппировал доклады в русло всего трёх проблем: «Орнитология Средней Азии» (30 сообщений), общая и частная экология птиц (175), вопросы количественной характеристики птиц (более 50).

К началу конференции материалы её были изданы в двух книгах под названием «Орнитология в СССР» (Ашхабад, 1969). В первой, объёмом 216 с., опубликовано 18 докладов, сгруппированных в три раздела: • Орнитология Средней Азии – 6 докладов (Рустамов, Абду-салиямов, Янушевич, Степанян, Ташлиев); • Задачи и направления изу-



Рис. 8. Общее фото участников Пятой конференции у входа в Академию наук ТССР. Ашхабад, 1969.

Photo 8. A general view of participants of the Fifth conference at the entrance to the Turkmenian Academy of Sciences. Ashkhabad, 1969.

чения экологии птиц – 6 докладов (Данилов, Шварц; Кумари, Шилов; Мальчевский, Иноземицев, Крапивный, Бутьев); • Проблемы количественного изучения птиц – 5 докладов (Гладков, Успенский, Второв/Дроздов, Долбик, Равкин/Воронкова).

Во второй книге опубликовано в алфавитном порядке 256 тезисов. По техническим причинам в сборнике не были напечатаны латинские названия птиц, что породило неясности в работах по систематике птиц. Тем не менее, общий объём информации был очень велик и очень разнообразен по тематике, особенно по птицам Средней Азии и соседнего Казахстана.

Участники конференции с большим интересом ознакомились на экскурсиях с природой и птицами гор Центрального Копетдага и знаменитой пустыни Каракум.

Шестая Всесоюзная орнитологическая конференция проходила 1-5 февраля 1974 г. в Главном здании Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова. Её организовали московские орнитологи под руководством В.Д. Ильичёва и В.Е. Флинта, активное участие в организации принимал директор ЦНИЛ Главохоты В.Ф. Гаврин. К её открытию были изданы два тома тезисов «Материалы VI

Всесоюзной орнитологической конференции», где опубликовано 440 сообщений, сгруппированных в разделы (внутри – по алфавиту авторов):

- Пленарные доклады (24);
- Морфология, систематика, палеонтология (39);
- Экологическая физиология, биоакустика, поведение (39);
- Орнитогеография, фаунистика (52);
- Структура населения птиц и биоэкологические проблемы (35) [Конец части 1].
- Экология птиц (103);
- Миграции и ориентация (33);
- Авиационные и медицинские проблемы орнитологии (16);
- Ресурсы охотничьих птиц и их использование (47);
- Антропогенный ландшафт и охрана птиц (51);

Пленарные доклады: Новые методики и подходы – новые возможности в решении проблем орнитологии (В.Д. Ильичёв); Орнитология и охрана природы (Н.А. Гладков, А.К. Рустамов); Птицы и арбовирусы (Д.К. Львов); Птицы и авиация (А.В. Костюченко, В.Э. Якоби); Птицы и охотничье хозяйство (В.Ф. Гаврин); О направлениях и уровнях надвидовой систематики птиц (К.А. Юдин); Геносистематика и филогения птиц (А.С. Антонов, Б.М. Медников); Задачи и методы современной авифаунистики (И.А. Нейфельдт); Принципы и методы изучения ареала у птиц (Ю.А. Исаков); Принципы восстановления истории авифаун биогеографическим методом (А.А. Кищинский); Сравнительный анализ фауны и населения птиц в аридных областях Средней Азии, Северной Африки и Австралии (Н.Н. Дроздов); Фотопериодизм и эндогенные околородовые ритмы как основа адаптации птиц к сезонности климата (В.Р. Дольник); Степень постоянства и подвижности территориальных связей птиц как фактор эволюции (А.С. Мальчевский); Изолирующие механизмы в микроэволюции птиц и пути их изучения (Е.Н. Панов); Хищные птицы и современная среда: конспект проблемы (В.М. Галушин).

В 70-х гг. XX ст. в орнитологических кругах зрела идея проведения в СССР Международного орнитологического конгресса. Одним из шагов в этом направлении стало организованное В.Д. Ильичевым участие в VI Всесоюзной орнитологической конференции нескольких зарубежных орнитологов, как молодых, так и маститых, включая Президента Международного орнитологического комитета Жана Дорста (Франция) и главного редактора широко известной многотомной сводки “Птицы Западной Палеарктики” (Birds of the Western Palearctic)

Стэнли Крэмпа (Великобритания). Их полноценному включению в работу конференции способствовала действенная помощь студентов-волонтеров отделения «Биология и иностранный язык» Московского государственного пединститута. Каждого иностранца сопровождали по два студента, которые переводили выступления гостей, обеспечивали постоянное их общение с российскими участниками, помогали ориентироваться в университете, в музеях, на экскурсиях и даже в театрах. Этот визит зарубежных ученых во многом способствовал повышению престижа отечественной орнитологии за рубежом и принятию в 1978 г. официального приглашения провести XVIII Международный орнитологический конгресс в Москве, который с большим успехом состоялся в августе 1982 г. и стал определяющим этапом развития международных связей отечественной орнитологии. Впечатляющие итоги Конгресса позволили осуществить давнюю нашу мечту – создать уже в 1983 г. Всесоюзное орнитологическое общество, преобразованное в 1992 г. в Мензбировское орнитологическое общество – основного организатора нынешней XIV Орнитологической конференции Северной Евразии.

Седьмая Всесоюзная орнитологическая конференция прошла 27-30 сентября 1977 г. в Черкасском педагогическом институте (Украина). Основным организатором был коллектив орнитологов Института зоологии имени И.И. Шмальгаузена АН УССР под руководством профессора М.А. Войственского. В работе конференции приняли участие 325 орнитологов из всех республик Советского Союза, а также гости из ГДР и Болгарии. Эмблемой этой конференции украинские орнитологи избрали летящего чибиса.

На пленарных заседаниях и 11 симпозиумах (экология и биоценология; медицинская орнитология и паразитология; морфология и палеонтология; систематика, физиология и эмбриология; поведение и биоакустика; птицы в антропогенном ландшафте; фаунистика и орнитогеография; колониальные гнездовья околородных птиц; птицы и ядохимикаты; охотничье-промысловые птицы) заслушали и обсудили 107 докладов. В изданных до начала конференции двух книгах под названием «VII Всесоюзная орнитологическая конференция» (Киев, 1977) опубликовано 478 тезисов по разделам:

- Систематика, филогения, палеоорнитология (21);
- Фаунистика и орнитогеография (71);
- Морфология, физиология, эмбриология (44);
- Экология, птицы в биоценозах (134);
- Поведение, биоакустика (32);

- Ресурсы охотничьих птиц и их использование (15);
- Медицинские проблемы орнитологии, паразитология (25);
- Антропогенный ландшафт (81);
- Редкие виды птиц и их охрана (55).

Через три года в Ленинграде вышел сборник «Экология, география и охрана птиц» (1980), где опубликованы 14 пленарных докладов: Развитие прикладной орнитологии и её связь с фундаментальными исследованиями (В.Д. Ильичёв); Итоги и перспективы развития орнитологических исследований в Украинской ССР (М.А. Воинственский); Направления биоэнергетических адаптаций к сезонности климата у птиц (В.М. Гаврилов); Некоторые итоги и перспективы исследования морфофизиологических признаков птиц (Л.Н. Добринский); Морфологическая и биохимическая гетерогенность яиц одной кладки (А.М. Болотников и др.); Звуковая среда и голосовое поведение птиц (А.С. Мальчевский, Ю.Б. Пукинский); Формирование пространственной структуры населения птиц (Н.Н. Данилов); Понятие о гипоарктической и зоарктической авифаунах (А.А. Кищинский); О составлении орнитологического атласа Европы (Э.В. Кумари); Антропогенные изменения окружающей среды и птицы (А.К. Рустамов); Авифауна большого города и возможности её преобразования (К.Н. Благосклонов); Современное состояние численности дневных хищных птиц в Европейской части СССР (В.М. Галушин).

Во время работы конференции состоялось также Всесоюзное совещание по редким птицам, на котором был обсуждён и составлен список птиц для дополнительного включения в Красную книгу СССР и учреждён комитет по координации исследований и практических мероприятий, касающихся изучения и охраны малочисленных, редких и исчезающих видов птиц. На конференции был заслушан отчёт о деятельности Орнитологического комитета СССР и утверждён новый его состав, куда вошли 19 ведущих орнитологов страны: В.Д. Ильичев (председатель) М.А. Воинственский, В.М. Галушин, Н.Н. Данилов, В.Р. Дольник, Ю.А. Исаков, А.А. Кищинский, Э.В. Кумари, Е.Н. Курочкин, А.С. Мальчевский, Х.А. Михельсон, И.А. Нейфельдт, С.Г. Приклонский, А.К. Рустамов, Л.С. Степанян, В.Е. Флинт, И.А. Шилов, К.А. Юдин, К.Т. Юрлов.

Восьмая Всесоюзная орнитологическая конференция проходила 19-21 августа 1981 г. в городе Кишинёве, на базе Института зоологии АН Молдавской ССР. Организаторы: И.М. Ганя, Ю.В. Аверин и Г.А. Успенский. Тезисы опубликованы до начала конференции в сборнике под названием «Экология и охрана птиц» (Кишинёв, 1981). До-



Рис. 9. Общее фото участников VIII Всесоюзной орнитологической конференции. Кишинёв, 1981.

Photo 9. A general view of participants of the VIII All-Union ornithological conference. Kishinev, 1981.

клады не публиковались. 449 сообщений, опубликованных в алфавитном порядке, адекватно отражали широкий спектр орнитологических исследований в СССР: Состояние и перспективы орнитологических исследований в Молдавии (Ю.В. Аверин, И.М. Ганя, Г.А. Успенский); К проблеме онтогенеза акустической сигнализации у воробьиных птиц (И.Р. Бёме); Синантропные тенденции у чаек Севера (В.В. Бианки); Адаптивные черты поведения птиц большого города (К.Н. Благосклонов); Основные итоги и перспективы изучения миграций птиц в среднеазиатско-западносибирском регионе (Э.И. Гаврилов, А.И. Янушевич и др.); Роль птиц в экосистемах тундры (Н.Н. Данилов); Продукция и продуктивная энергия при откладке яиц у птиц (В.Р. и Т.В. Дольник); Полициклия и гипсоморфный эффект в размножении горных птиц (А.Ф. Ковшарь); О дестабилизации репродуктивного периода птиц в антропогенном ландшафте (И.А. Кривицкий); О количественной орнитогеографии (А.П. Кузякин); Вторичные сообщества и орнитогеография лесной зоны Евразии (Л.В. Кулешова); Нижнемеловые птицы из Монголии и их эволюционное значение (Е.Н. Курочкин); О средообразующей роли птиц в искусственных лесных насаждениях полупустынной зоны (Г.В. Линдеман); Взаимоотношения кукушки с её воспитателями на территории СССР (А.С. Мальчевский, А.Д. Нумеров); Динамика гнездовых ареалов птиц на Западно-Сибирской равнине и её анализ (С.С. Москвитин) О фаунистических циклах: вымирание – расселение – вымирание... на примере дендро-

фильной орнитофауны Восточной Палеарктики (А.А. Назаренко); Весенняя смертность как один из факторов регуляции численности некоторых певчих птиц Северо-Восточной Европы (В.А. Паевский); Эволюция семейства Tetraonidae (Р.Л. Потапов); экологическая стратегия у птиц и устойчивость экосистем (В.К. Рябицев); Определение общего состояния популяции птиц по численности их на местах зимовки (Б.В. Сабиневский); Всемирная стратегия охраны природы и задачи охраны птиц в СССР (В.Е. Флинт, М.В. Черкасова); Функциональные особенности и факторы эволюции кроветворного аппарата птиц (Л.П. Шкляров).

По окончании конференции были организованы экскурсии на знаменитые молдавские виноградники и в дом-музей А.С. Пушкина, а также в заповедный буковый лес «Молдавские Кодры».

Девятая Всесоюзная орнитологическая конференция проходила 16-20 декабря 1986 г. в Зоологическом институте АН СССР (Ленинград), т.е. там же, где 30 лет назад состоялась самая первая из всесоюзных конференций. За три года до этого, в период между VIII и IX конференциями, 19 февраля 1983 года в Москве 212 членов-учредителей, представлявших 88 учреждений и организаций, создали Всесоюзное Орнитологическое общество. Президентом его был избран В.Д. Ильичёв, вице-президентами – В.Р. Дольник, Е.Н. Курочкин, А.К. Рустамов и В.Е. Флинт. Был избран Центральный Совет в составе 53 человек (см. Орнитология, вып. 19), из них ныне здравствуют 20 человек. ЦС МОО на своём заседании избрал Президиум в составе 14 человек, куда, помимо президента, вице-президентов и секретаря МОО В.А. Зубакина вошли: Р.Л. Бёме, В.М. Гаврилов, Э.И. Гаврилов, В.М. Галушин, Ю.А. Исаков, Э.В. Кумари, Р.Л. Потапов и С.Г. Приклонский. День 19 февраля было предложено считать **Днём орнитолога**.

Вместе с IX Всесоюзной орнитологической конференцией состоялся и I Съезд орнитологического общества, организаторами обоих выступили Зоологический институт АН СССР и Президиум Всесоюзного орнитологического общества. Основная работа легла на плечи Р.Л. Потапова, В.Р. Дольника и В.Д. Ильичёва. До начала конференции опубликованы две книги тезисов «Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование» (1986). Первая книга начинается с тезисов Пленарных докладов:

- Ильичёв В.Д. Оптимизация взаимоотношений человека с птицами – управление поведением птиц;
- Дольник В.Р. Точки роста современной орнитологии;

- Курочкин Е.Н. Происхождение и основные подразделения класса птиц;
- Потапов Р.Л. Задачи и проблемы систематики птиц на современном этапе;
- Флинт В.Е. Птицы третьего тысячелетия: предпосылки к долгосрочному прогнозированию.

Остальные 630 тезисов даны в алфавитном порядке авторов, без подразделения на темы. Эмблемой конференции было избрано изображение пухового птенца, заключённого в овоид яйца, с надписью по периметру: «IX Всесоюзная орнитологическая конференция. I съезд ВОО». На I съезде Всесоюзного орнитологического общества, состоявшемся в дни работы IX конференции, был вновь избран президент – В.Д. Ильичёв и вице-президенты: В.Р. Дольник, Е.Н. Курочкин, А.К. Рустамов и В.Е. Флинт.

Десятая Всесоюзная орнитологическая конференция проходила 17-20 сентября 1991 г. в городе Витебске на базе пединститута, проректором которого А.М. Дорофеевым была проведена подготовительная организационная работа. Это была *последняя* Всесоюзная орнитологическая конференция, поскольку уже тогда было ясно, что страна с названием Советский Союз перестала существовать. В работе конференции приняли участие 510 орнитологов из 15 суверенных государств (бывших союзных республик). Было заслушано 10 пленарных и 96 симпозиальных докладов, представлено более 300 стендовых сообщений, состоялось 27 круглых столов. В трех сборниках опубликовано 699 сообщений. Эмблемой конференции стало стилизованное изображение летящего чёрного аиста.



Рис. 10. Участники X Всесоюзной орнитологической конференции. Витебск, 1991.
Photo 10. Participants of the X All-Union ornithological conference. Vitebsk, 1991.

Пленарные доклады:

- Ильичёв В.Д. Оптимизация взаимоотношений человека с птицами – контролируемый баланс поведения.
- Флинт В.Е. Проблема биологического разнообразия и задачи орнитологов.
- Рустамов А.К. К вопросу изучения и сохранения биологического разнообразия.
- Вязович Ю.А., Дорофеев А.М., Шкляр Л.П. Итоги и перспективы орнитологических исследований в Белоруссии.
- Галушин В.М., Кузнецов А.В. Концепции жизненных стратегий птиц.
- Паевский В.А. Принципы сравнительной демографии птиц.
- Курочкин Е.Н., Карху А.А. Геохронологическая этапность в эволюции класса птиц.
- Держинский Ф.Я. О морфо-функциональных индикаторах трофических адаптаций птиц.
- Рябицев В.К. Полигиния у птиц тундры.
- Шишкин В.С. Факторы, обеспечивающие видовое разнообразие птиц и группировку их в сообщества

Из 96 симпозиальных докладов наибольшее внимание участников конференции привлекли: Факторы, определяющие у птиц соотношение полов в популяциях (Н.Н. Балацкий); К проблеме морфологических преадаптаций у синантропных птиц (Л.Н. Воронов); Жизненные формы мухоловок фауны СССР и закономерности их специализации (А.А. Вахрушев); О широком фронте пролёта и пролётных путях у птиц (А.В. Михеев); Генезис стайных построений птиц в полёте (А.В. Молодовский); Региональная орнитология: специфика и принципы (С.С. Москвитин); Орнитогеографическое районирование Средней Азии (А.К. Рустамов); Эволюция птиц и скелетный индекс (Л.П. Шкляр); Доминанты авифаунистического населения пустынь Казахстана (А.Ф. Ковшарь); Методические аспекты определения энергетических показателей птиц (М.Л. Яблонкевич).

В двух книгах стендовых сообщений опубликовано 603 тезиса. Среди них такие неординарные, как: О характере расселения некоторых видов птиц: виды – «выскочки» (В.В. Леонович); Массовые миграции птиц на мысе Лопатка, Камчатка (Е.Г. Лобков); Пространственная структура и организация зимнего населения птиц лесной зоны Западно-Сибирской равнины (Л.Г. Вартапетов); Урбанизация и орнитологический мониторинг (С.П. Гуреев); Исследования по высшей нервной деятельности птиц (З.А. Зорина) и др.

В тексте Резолюции, принятой на этой последней *Всесоюзной* конференции, были такие слова, обращённые ко всем орнитологам Северной Евразии: «...КОНФЕРЕНЦИЯ:

– единодушно констатирует и провозглашает **единство** орнитологов суверенных государств и республик Восточной Европы и Северной Азии;

– подтверждает высокую ценность и глобальную значимость птиц в биологическом разнообразии природных и антропогенно-трансформированных экосистем;

– рассматривает птиц как перспективную модель для самых разнообразных направлений фундаментальных биологических и экологических исследований;

– признает и подчеркивает, что птицы являются универсальным объектом профессиональных и любительских исследований на региональном, государственном и международном уровнях;

– отмечает разнообразие практического значения птиц во многих сферах производственной деятельности, культуры и образования человека;

– подчеркивает самую настоятельную необходимость охраны птиц и их местообитаний;

– обращается ко всем орнитологам Восточной Европы и Северной Азии поддержать дальнейшее сотрудничество в благородном деле изучения и охраны птиц»...

В наступившем последнем десятилетии XX в., когда в большинстве возникших на месте СССР новых государств шли коренные социально-экономические преобразования, всем было не до проведения общих орнитологических конференций, тем более, что и само Всесоюзное орнитологическое общество распалось на ряд региональных образований. Так распад огромной страны на целое десятилетие прервал сложившуюся традицию этих крупных орнитологических конференций. Однако, благодаря энтузиазму и усилиям орнитологов, – прежде всего, Евгения Николаевича Курочкина, возглавившего бывшее Всесоюзное орнитологическое общество уже под именем Мензбиревского, удалось всё-таки возродить эту традицию проведением в 2001 г. *международной* орнитологической конференции сначала под названием: «Восточной Европы и Северной Азии», которое позднее трансформировалось в более короткое «Северной Евразии».

XI Международная орнитологическая конференция Восточной Европы и Северной Азии прошла с 29 января по 3 февраля в морозной заснеженной Казани. Организована она была Мензби-

ровским орнитологическим обществом совместно с Казанским университетом и Казанским филиалом РАН. Руководили её подготовкой Е.Н. Курочкин и В.Е. Флинт, а в Казани главным организатором был И.И. Рахимов. Трудно удержаться, чтобы не привести обращение к орнитологам Оргкомитета конференции в предисловии к увесистому тому тезисов:

«Время не останавливается, жизнь идёт вперёд, многое меняется, но это не повод для отказа от традиций. Именно традиции составляют стержень истории, а в истории мы черпаем уверенность в будущем. Одной из таких традиций для нас, орнитологов бывшего Советского Союза, стали Всесоюзные орнитологические конференции. На этих конференциях оценивались итоги проведенных исследований, происходил обмен идеями, обсуждались планы на будущее, рождались новые направления развития науки. Всесоюзные конференции были могучим средством консолидации научной мысли орнитологического сообщества Советского Союза, механизмом координации исследований, основой делового научного сотрудничества в области изучения птиц и их охраны. И они всегда означали движение вперёд». Хотя под этими словами – подпись «Оргкомитет», сразу узнаётся стиль и «рука» Владимира Евгеньевича Флинта...

Эмблемой конференции избрана летящая деревенская ласточка. В конференции приняло участие около 400 орнитологов из большинства регионов России, а также Украины, Беларуси, Молдовы, Грузии, Казахстана, Туркменистана, Узбекистана, Кыргызстана, Эстонии, Латвии, Болгарии, Германии. На трех пленарных заседаниях и 16 симпозиумах было заслушано и обсуждено 95 докладов; 150 сообщений было представлено в виде стендовых демонстраций, работало 7 круглых столов.

К открытию конференцию опубликована книга «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии», в которую вошли 540 сообщений. Начинается она с тезисов пленарных докладов:

- Флинт В.Е., Курочкин Е.Н. Орнитология на рубеже веков.
- Большаков К.В. Итоги крупномасштабного исследования ночной миграции птиц в аридно-высокогорной зоне запада Центральной Азии (программа «Азия»).
- Галушин В.М., Зубакин В.А. Влияние современных социально-экономических преобразований на птиц.
- Гаранин В.И., Рахимов И.И. К истории орнитологических исследований в Республике Татарстан и на прилегающих территориях.

- Калякин М.В., Редькин Я.А., Томкович П.С. Коллекционное дело: состояние к 2001 г. и перспективы.
- Климов С.М. Некоторые аспекты эволюции формы и окраски яйца птиц.
- Коблик Е.А. Систематика птиц – некоторые итоги и перспективы.
- Ковшарь А.Ф. Орнитология в Казахстане: XX век.
- Курочкин Е.Н. Происхождение и филогения птиц.
- Носков Г.А. Рымкевич Т.А. Миграции в годовом цикле птиц.
- Рустамов А.К. Антропогенная зоогеография.
- Доржиев Ц.З. Механизмы становления и поддержания симпатрии у близких видов птиц.

Секционные выступления представлены в виде 527 тезисов, расположенных по алфавиту. Среди них обращают на себя внимание: Масштабные трансформации восточноевропейской авифауны в XX в. и их вероятные причины (В.П. Белик); Требуется разработка новой идеологии охраны птиц (В.Е. Борейко); Изменения численности озерной чайки и уток на озере Энгуре (Латвия) и их возможные причины (Я.Виксне и др.); О видах-двойниках у птиц и путях их формирования (Ц.З. Доржиев); Рассудочная деятельность врановых... (З.А. Зорина и др.); Взаимоотношения размножения и линьки в годовом цикле вьюрковых (Н.П. Иовченко); Закономерности эволюции окраски птиц и подходы к их изучению (Е.А. Коблик, А.А. Мосалов); Направления эволюции рисунка оперения певчих воробьиных (Е.А. Коблик); Закономерности формирования авифауны урбанизированных ландшафтов (В.М. Константинов); Акустическая сигнализация, структура сообществ лесных воробьиных птиц и проблемы учётов численности и Преадаптивность стратегии существования птиц в нестабильной среде и механизмы урбанизации (В.В. Корбут); Эволюция колониальности у птиц (А.И. Михантьев); Экотоксикологические исследования популяций птиц в России и сопредельных странах: итоги, перспективы (Н.В. Лебедева); Эволюция и роль в поведении птиц рисунка оперения (А.А. Мосалов); К вопросу о кречетоподобных соколах Алтая (В.Н. Мосейкин); Авидинамика центральной части Евразии (С.С. Москвитин); Популяционные параметры и прогноз состояния популяций птиц (В.А. Паевский); Изменения численности воробьиных птиц в Европе во второй половине XX в. (Л.В. Соколов и др.); Инвазии птиц как неразгаданное явление (Л.В. Соколов и др.); Новое в методике маршрутного учёта птиц (Н.Г. Челинцев); Актуальные проблемы экологии размножения и раннего онтогенеза птиц (А.И. Шураков и др.);

Экологические механизмы сосуществования разных видов жаворонков в Забайкалье (Б.О. Юмов, В.Д. Шаралдаева).

В конце 2001 г. в Казани отдельной книгой вышли Труды XI конференции под названием: «Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков». В этой книге опубликовано 35 работ (включая пленарные доклады), статьи в этом сборнике сгруппированы в разделы:

- Общие вопросы орнитологии (4 статьи);
- Происхождение, морфология и систематика птиц (8);
- Динамика численности и население птиц (8);
- Поведение птиц (2);
- Миграции птиц (3);
- Птицы и человек (5);
- Проблемы охраны птиц (5).

Помимо перечисленных выше, в этом сборнике опубликованы две очень интересные статьи: «Генные банки птиц» (Г.Ю. Максудов, Н.Н. Ротт) и «О критическом подходе к использованию международных критериев для выделения ключевых орнитологических территорий в условиях России» (А.Л. Мищенко).

По окончании конференции состоялась очередная Съезд Мензбирова орнитологического общества. Президентом общества переизбран Е.Н. Курочкин.

XII Международная орнитологическая конференция Северной Евразии прошла в городе Ставрополе с 31 января по 5 февраля 2006 г. Организовали её Ставропольский университет и Мензбировское орнитологическое общество. Руководил подготовкой и проведением президент МОО Е.Н. Курочкин, а в Ставрополе организатором была Л.В. Маловичко.

Эмблемой конференции избран стрепет, стилизованный профиль которого красуется на обложке и титуле сборника «Орнитологические исследования в Северной Евразии», где опубликованы тезисы 12 пленарных докладов и ещё 452 сообщений, расположенных по алфавиту. Пленарные доклады:

- Дровецкий С.В. Сравнительная филогеография кавказской и европейской авифаун.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации.
- Курочкин Е.Н. М.А. Мензбир и актуальные направления орнитологии в России.

- Лебедева Н.В. Птицы и загрязнение среды: исследования в России и сопредельных странах.
- Митропольский О.В. Использование птиц как биологических индикаторов состояния экосистем.
- Москвитин С.С. Функциональное разнообразие птиц – формы, структура и содержание.
- Никифоров М.Е. Аспекты орнитофауногенеза Центральной Европы в позднем плейстоцене и голоцене.
- Носков Г.А. Кочёвки как форма миграционной активности птиц.
- Паевский В.А. Проблемы изучения механизма динамики численности птиц: регуляция или популяционное лимитирование?
- Рябицев В.К. «Узкие места» популяционной экологии птиц.
- Соколов Л.В. Влияние изменения климата на сроки сезонных явлений у воробьиных птиц.
- Сыроечковский Е.Е.-мл. Перспективы развития природоохранной орнитологии в России.

Среди тезисов наиболее общие вопросы рассмотрены в следующих: Демография птиц: современное состояние (В.Г. Высоцкий); Гнездование чайковых птиц и куликов на крышах в Латвии (Я.А. Виксне); Пуховые наряды птенцов (В.Ю. Ильяшенко); Критический анализ существующих гипотез устройства магнитного компаса птиц и возможные альтернативные модели (К.В. Кавокин); Унифицированная система форм птичьих яиц (И.С. Митяй); К вопросу о таксономическом статусе алтайского кречета (В.Н. Мосейкин); Об адаптациях птиц к условиям песчаных пустынь Центральной Азии (О.С. Сопьев, М.Б. Аманова). Впервые озвучена тема: «О развитии спортивной орнитологии в России» (Ю.А. Буйволов, Н.А. Егорова).

XIII Международная орнитологическая конференция Северной Евразии прошла в городе Оренбурге, на базе Оренбургского государственного университета, с 30 апреля по 6 мая 2010 г. под общим руководством президента МОО Е.Н. Курочкина, а подготовкой конференции на месте занимался А.В. Давыгора. Эмблемой конференции избран чёрный жаворонок. Токующий в полёте самец этого вида помещён на титуле сборника материалов конференции «Орнитология в Северной Евразии», в котором опубликовано 398 сообщений, в т.ч. 12 тезисов пленарных докладов:

- Галушин В.М., Костин А.Б. Толерантная орнитология.
- Давыгора А.В. Н.А. Зарудный в Оренбургском крае: к 150-летию юбилею.

- Зорина З.А. Новые данные о мозге и высшей нервной деятельности птиц.
- Коблик Е.А., Лаппо Е.Г., Редькин Я.А., Томкович П.С., Калякин М.В. Прикладная ареалогия – наше слабое звено.
- Ковшарь А.Ф. Птицы Тянь-Шаня: состав, распределение, изученность.
- Курочкин Е.Н. История палеорнитологии в России.
- Носков Г.А. Изменчивость параметров годового цикла сезонных явлений в микроэволюционном процессе птиц.
- Паевский В.А. Тенденции развития орнитологических исследований за семьдесят лет (1940-2009) в СССР и странах СНГ: анализ авторефератов диссертаций.
- Рябицев В.К. О биоценологических проблемах орнитологии.
- Савченко А.П. Место и роль орнитологических исследований в профилактике гриппа А на примере Центральной Сибири.
- Соколов Л.В. Современная телеметрия – новые возможности в орнитологии.
- Харитонов С.П. Пространственно-этологическая структура колоний околородных птиц.

Из остальных 386 тезисов обращают на себя внимание сообщения, посвящённые общим вопросам: Основные тенденции динамики авифауны центра Русской равнины в XX веке (С.В. Бакка); Пути и механизмы происхождения антропогенной авифауны Евразии (В.И. Воронцовский); Особенности энергетики и полёта воробьиных птиц и освоение ими лесных биоценозов (В.М. Гаврилов); Динамика фауны и населения птиц Даурии в ходе многолетних климатических изменений (О.А. Горошко); К проблеме эндемизма в орнитофауне степей и пустынь Внутренней Азии (В.И. Забелин, Т.П. Арчимаева); Гемиплазии в эволюции птиц (Н.В. Зеленков); Структура и эволюция рекламной вокализации птиц с раздельной и слитной манерой исполнения (В.В. Иваницкий); Значение структуры пуховых покровов в экологических адаптациях птиц (В.Ю. Ильяшенко); Морфо-функциональные особенности ротового аппарата певчих воробьинообразных птиц как компонент их трофических адаптаций (М.В. Калякин); Коллекции Зарудного и Мензбира – открытие век спустя (Е.А. Коблик, В.Ю. Архипов, Я.А. Редькин); Географическая изменчивость сезонных аспектов населения птиц Северной Евразии (С.Г. Ливанов); Мигрирующие птицы Сибири – жертвы неблагоприятия южноазиатских зимовок (В.В. Рябцев); Иностранские книги с включением работ орнитологов Северной Евразии (Е.Э. Шергалин) и др.

Поскольку до начала конференции доклады опубликованы не были, часть из них после конференции были напечатаны в Зоологическом журнале, а 27 – в «Трудах Мензбирова орнитологического общества. Том 1» (Махачкала, 2011), целиком посвящённого материалам XIII орнитологической конференции.

В Конференции приняли участие 245 орнитологов из России, Казахстана, Украины, Латвии, Эстонии, Узбекистана, Туркменистана, Великобритании и Польши. Общие фотографии участников этой и двух предыдущих конференций приведены на цветной вклейке.

На 4 пленарных сессиях и 22 симпозиумах было заслушано более 120 докладов. Проведены дискуссии на 9 круглых столах и две постерные сессии (32 сообщения). Конференция подвела итоги орнитологических исследований в Северной Евразии за период после Ставропольской конференции по широкому кругу вопросов изучения и охраны птиц. Было показано, что орнитология продолжает развиваться, но условия для этого, в первую очередь финансовые, оставляют желать лучшего, в частности, в использовании новейших технических средств и в финансировании полевых исследований. Отмечена высокая активность орнитологов по изданию различного рода журналов, монографий и других печатных работ, развитию международной кооперации в исследованиях, в т.ч. с использованием новейших технических разработок, вовлечению в орнитологическую науку молодежи и любителей птиц. Для современного этапа развития орнитологии в Северной Евразии характерно продолжение фундаментальных и прикладных исследований, активная деятельность по охране птиц. В дни работы конференции проведён Съезд Мензбирова орнитологического общества, президентом которого был избран А.Ф. Ковшарь, а также рабочие встречи коллективов, занимающихся подготовкой томов серии «Птицы России и сопредельных регионов», фотоконкурс и фотовыставка; 5–6 мая участники Конференции на трех полевых экскурсиях познакомились с природой степного Оренбуржья.

Проведенные за прошедшие почти 60 лет **13** орнитологических конференций оказали весьма существенное влияние на развитие орнитологии в Северной Евразии. В 26 сборниках материалов этих конференций опубликовано более 5 тыс. сообщений, включая полные тексты 161 доклада. Большое значение имели возможность публично доложить результаты своих исследований, узнать мнение коллег



Рис.11. Обложки тезисов и других изданий всех 13 конференций.

Fig.11. Cover of Abstracts and other publications of all 13 conferences.

о них, получить бесценные консультации у опытных специалистов и даже просто общение орнитологов, изучающих птиц в самых разных частях огромного региона. Неоценимой, особенно в годы «железного занавеса», была возможность встретиться на конференциях с зарубежными коллегами, в т.ч. со «звездами» первой величины.

Помимо заслушивания докладов и сообщений на каждой конференции были организованы выставки орнитологической литературы и фотографий, после заседаний демонстрировались фильмы о птицах, об экспедициях орнитологов. Неотъемлемой частью почти каждой конференции были полевые экскурсии, предоставляющие участникам отличную возможность познакомиться с новыми для них ландшафтами и населяющими их птицами. Всё это, вместе взятое, – убедительные свидетельства незаменимости этих научных форумов даже в наш век неограниченных возможностей виртуального общения.

Очередная XIV Международная орнитологическая конференция состоится 18-24 августа 2015 г. в городе Алматы, Казахстан, где ровно 50 лет назад проходила IV Всесоюзная конференция, и это – хороший повод оценить, что удалось и что не удалось сделать за прошедшие

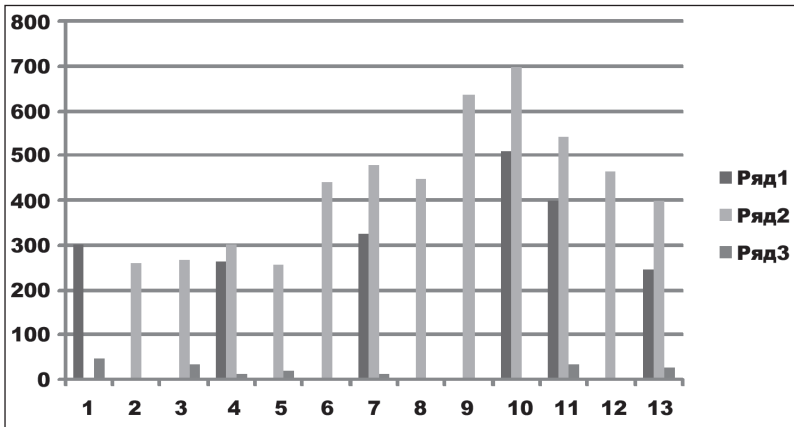


Рис.12. Количество участников (1), опубликованных тезисов (2) и докладов (3) по каждой из 13 конференций.

Fig. 12. A number of participants (1), abstracts (2) and presentations (3) at which of 13 conferences.

полвека. Её программа традиционно включает пленарные доклады и симпозиумы, дискуссионные «круглые столы» и стендовые сообщения, а также экскурсии для знакомства с достопримечательностями, ландшафтами и птицами Казахстана.

Литература

(в хронологическом порядке)

Труды проблемных и тематических совещаний. Вып. IX. Первая Всесоюзная орнитологическая конференция, посвящённая памяти академика М.А. Мензбира. Ленинград, 20-24 января 1956 г. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1960. 382 с.

Вторая Всесоюзная орнитологическая конференция. 18-25 августа 1959 г. Тезисы докладов. М., МГУ: 1959. Часть 1. 94 с. Часть 2. 111 с. Часть 3. 128 с.

Ларионов В.Ф. Вторая Всесоюзная орнитологическая конференция// Орнитология, вып. 3, М., МГУ, 1963. С. 475-478.

Материалы III Всесоюзной орнитологической конференции. 11-17 сентября 1962 г. Львов, ЛГУ: 1962. Книга первая, 176 с. Книга вторая, 273 с.

Проблемы орнитологии. Труды третьей Всесоюзной орнитологической конференции. Львов, ЛГУ: 1964, 224 с.

Новости орнитологии. Материалы Четвёртой Всесоюзной орнитологической конференции. 1-7 сентября 1965 г. Алма-Ата: изд. «Наука» КазССР, 1965. 451 с.

Современные проблемы орнитологии. Четвёртая Всесоюзная орнитологическая конференция. Фрунзе: Илим, 1965. 243 с.

Гладков Н.А. Четвёртая Всесоюзная орнитологическая конференция// Орнитология, вып. 8, М., МГУ, 1967. С. 401-402.

Орнитология в СССР. Ашхабад, 1969. Книга первая, 217 с. Книга вторая, 782 с.

Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции. Москва, 1-5 февраля 1974. М., МГУ: 1974. Часть I. 316 с. Часть II. 388 с.

VII Всесоюзная орнитологическая конференция. Тезисы докладов, Киев, 1977. Ч. 1. 347 с. Ч. 2. 252 с.

Вониственский М.А., Спюхин В.Д. Седьмая Всесоюзная орнитологическая конференция//Орнитология, выпуск 14. М., МГУ, 1979. С. 227.

Экология, география и охрана птиц. Под ред. И.А. Нейфельдт. Л., ЗИН АН СССР, 1980. 168 с. [Пленарные доклады VII Всесоюзной орнитологической конференции].

Экология и охрана птиц (Тезисы докладов VIII Всесоюзной орнитологической конференции). Кишинёв: Штиинца, 1981. 276 с.

Зубакин В.А. О создании Всесоюзного орнитологического общества// Орнитология, вып.19, М., МГУ, 1984. С.220.

Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Тезисы докладов I съезда Всесоюзного орнитологического общества и IX Всесоюзной орнитологической конференции 16-20 декабря 1986 г. Л., 1986. Часть 1. 364 с. Часть 2. 379 с.

Материалы 10-й Всесоюзной орнитологической конференции». Минск, 1991. Часть 1. Пленарные доклады и сообщения на симпозиумах. 174 с. Часть 2. Стендовые сообщения (книга 1, 336 с.; книга 2, 314 с.).

Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии (XI орнитологическая конференция, Республика Татарстан, 29 января – 3 февраля 2001). Казань, 2001. 720 с.

Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. Труды Международной конференции «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии», Республика Татарстан, 29 января – 3 февраля 2001 г. Казань: «Магариф», 2001. 551 с.

Орнитологические исследования в Северной Евразии. Тезисы XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии 31 января – 5 февраля 2006 г. Ставрополь, 2006. 602 с.

Орнитология в Северной Евразии. Материалы XIII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. (Оренбург, 30 апреля – 6 мая 2010 г.). Оренбург: изд. ОГПУ, 2010. 360 с.

XIII Международная орнитологическая конференция Северной Евразии// Selevinia-2010. С. 222-224.

Труды Мензбировского орнитологического общества. Том 1. Материалы XIII Международной орнитологической конференции Северной Евразии (Оренбург, 30 апреля – 6 мая 2010 г.). Махачкала, 2011. 356 с.

Summary

Kovshar A.F., [Viksne Ja.A.], Galushin V.M. Survey of ornithological conferences of Northern Eurasia (1956-2010)

Characteristics are given for all 13 ornithological conferences which concern birds of the former USSR territory – from the Baltic to Pacific coasts and from the Arctic to mountains in Middle and Central Asia. The first 10 of them have been called All-Union conferences (AUC) while names of the last 3 included indication of the North-Eurasian region (NEC). Places and years of the above conferences were following: **I** AUC – January **1956**, Leningrad; **II** AUC – August **1959**, Moscow; **III** AUC – September **1962**, Lvov; **IV** AUC – September **1965**, Alma-Ata; **V** AUC – September **1969**, Ashkhabad; **VI** AUC – February **1974**, Moscow; **VII** AUC – September **1977**, Cherkassy; **VIII** AUC – August **1981**, Kishenev; **IX** AUC – December **1986**, Leningrad; **X** AUC – September **1991**, Vitebsk; **XI** NEC – January **2001**, Kazan; **XII** NEC – February **2006**, Stavropol; **XIII** NEC – April-May **2010**, Orenburg; **XIV** NEC is envisioned for Almaty in August **2015** г.

Collections of materials of the above conferences have been published as 26 books including abstracts of over 5 thousand notes and full texts of 161 basic papers. The conferences provided also very significant possibilities for personal scientific contacts between ornithologists who studied birds in various parts of the huge region, for presentations of their research results for public discussion and consultations with experience colleagues. Well known foreign ornithologists also participated in many conferences; scientific discussions with them were beneficial for extending of our knowledge. Apart from scientific program at which conference new ornithological literature and bird photography's were exposed as well as films on birds and expeditions were demonstrated. The conferences were accompanied by field excursions which offered chances to be acquainted with new landscapes and their birds.

Авифауны Азии в мезозое и кайнозое (история становления современных сообществ птиц)

Н.В. Зеленков

*Россия, Москва, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН,
e-mail: nzelen@paleo.ru*

Приведен обзор известного ископаемого разнообразия птиц Азии с раннего мела по плейстоцен. Отмечены главные этапы становления современных фаун: веерохвостые птицы становятся разнообразны в позднем мелу, в палеоцене – олигоцене авифауны составлены почти исключительно из представителей архаичных линий. Современные семейства начинают доминировать в авифаунах Азии только в миоцене; к концу миоцена завершается формирование современных родов. Современные виды (или комплексы видов) птиц возникают в плиоцене или, скорее, в плейстоцене. Отмечены основные палеобиогеографические события, влияющие на формирование птичьих сообществ континента. Многие временные отрезки эволюции фаун птиц Азии, а также достаточно обширные территории, до сих пор остаются практически не изученными.

Азиатский континент представляет собой огромный массив суши, на просторах которого сменяется множество природных зон и различных ландшафтных обстановок. Сходная картина наблюдалась и в предыдущие геологические эпохи, поэтому не удивительно, что именно с этим континентом связывают происхождение многих групп и даже некоторых фаун (например, арктической; Deng et al., 2011) позвоночных животных.

Современные сообщества птиц Азии очень разнообразны, а вопросы истории их формирования закономерно привлекали внимание не одного поколения исследователей. К сожалению, до недавнего времени данные об ископаемых птицах Азиатского континента оставались весьма фрагментарными и поэтому едва ли могли служить источником сведений об истории формирования современных сообществ. Однако в последние десятилетия произошел колоссальный прорыв в палеорнитологии, и накопленные к настоящему времени фактические данные о былом разнообразии птиц Азии уже не могут не учитываться при исследовании эволюции авифаун континента. При этом последний исчерпывающий обзор по ископаемым птицам Азии был опубликован почти тридцать лет назад (Rich et al., 1986) и чрезвычайно устарел. Частично заполнить имеющийся пробел призвана настоящая статья, представляющая, главным образом, обзор ископаемых птиц континентальной Азии. Здесь не приводится обзор находок с терри-

тории современной Японии, откуда известны, в основном, морские птицы (напр., Rich et al., 1986; Ono, Sakomoto, 1991; Davis, 2003). В настоящей работе граница между Европой и Азией в Кавказском регионе принимается по северной государственной границе Турции. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 14-04-01223.

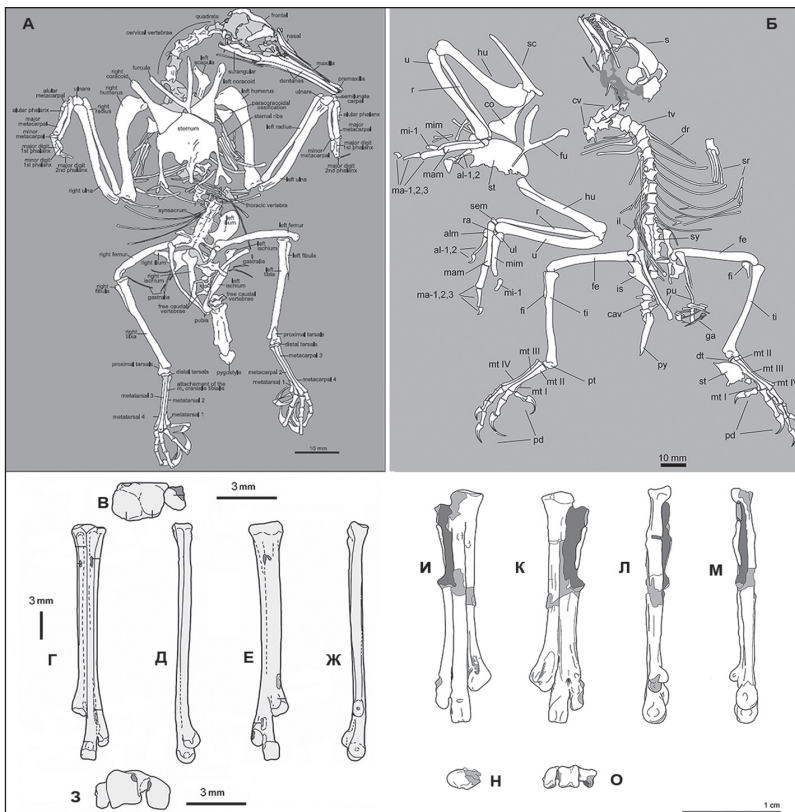


Рис. 1. Некоторые раннемеловые птицы Азии: А – *Rapaxavis pani* (Enantiornithes, Longipterygidae), голотип DNHMD2522 (по: O'Connor et al., 2011, fig. 3); Б – *Parabohaiornis martini* (Enantiornithes, Bohaiornithidae), голотип IVPP V 18691 (по: M. Wang et al., 2014a, fig. 1); В–З – *Mystiornis cyrili* (Mystiornithiformes), голотип ПМ ТГУ 16/5–45 (по: Kurochkin et al., 2011, fig. 2); И–О – *Eugenavis nobilis* (?Confuciusornithes), голотип ZIN PH 1/154 (по: O'Connor et al., 2014; fig. 1).

Fig. 1. Selected Asian Early Cretaceous birds: А – *Rapaxavis pani* (Enantiornithes, Longipterygidae), holotype DNHMD2522 (after O'Connor et al., 2011, fig. 3); Б – *Parabohaiornis martini* (Enantiornithes, Bohaiornithidae), holotype IVPP V 18691 (after M. Wang et al., 2014a, fig. 1); В–З – *Mystiornis cyrili* (Mystiornithiformes), holotype ПМ ТГУ 16/5–45 (after Kurochkin et al., 2011, fig. 2); И–О – *Eugenavis nobilis* (?Confuciusornithes), holotype ZIN PH 1/154 (after O'Connor et al., 2014; fig. 1).

Обзор ископаемых комплексов

Ранний мел. Птицы появляются в палеонтологической летописи в первой половине мелового периода. Древнейшая известная авифауна этого возраста относится к ныне знаменитой биоте Жэхэ (иногда также называемой Джехольской; около 130–120 млн. л.), известной главным образом из Северо-Восточного Китая. В самых древних слоях с биотой Жэхэ, имеющих возраст около 130 млн. лет, пока известны представители двух крупных эволюционных линий – конфуциусорнисы (*Confuciusornithes*) и энантиорнисы (*Enantiornithes*). Обе линии представляют тупиковые ветви ранней эволюции птиц и не имеют потомков в современной фауне. Конфуциусорнисы – средних размеров животные с необычайно примитивным устройством скелета (зачастую напоминающим таковой динозавров), но уже имеющие укороченный костный хвост и настоящий беззубый клюв с рамфотеккой. В более поздних слоях с остатками биоты Жэхэ конфуциусорнисы представлены сотнями (если не тысячами) образцов, в основном, принадлежащих хорошо изученному виду *Confuciusornis sanctus* (Chiappe et al., 1999; O'Connor et al., 2011).

Другая группа, известная из самых древних слоев с биотой Жэхэ – энантиорнисы («противоположные птицы»). Такое название эти животные получили за то, что характерный птичий план строения тела у представителей этой филогенетической линии был достигнут, в общем, параллельно; по многим деталям морфологии энантиорнисы, действительно, противоположны современным птицам. Это приводило некоторых исследователей к заключению, что энантиорнисы и настоящие птицы не могут происходить от единого предка, но в действительности представляют результат параллельной «орнитизации» неродственных групп рептилий (Курочкин, 2006). Такая точка зрения выглядит обоснованной в том случае, если принимать во внимание только типичных представителей обеих групп, однако недавно открытые примитивные энантиорнисы (*Protopteryx*, *Pengornithidae*) имеют гораздо больше сходства с настоящими птицами, чем классические представители *Enantiornithes* (Zhou et al., 2008a; Hu et al. 2014; X. Wang et al., 2014b). Немаловажно, что открытые в последнее время наиболее примитивные настоящие птицы по ряду морфологических деталей также сходны с энантиорнисами (Clarke, Norell, 2002; S. Zhou et al., 2012), из сего следует, что, скорее всего, наблюдаемые различия между настоящими птицами и энантиорнисами обусловлены их дивергентной эволюцией, возможно, связанной с адаптацией к различным экологическим нишам. Установлено, что все известные раннеме-

ловые энантиорнисы были в той или иной мере древесными птицами (O'Connor et al., 2011), что следует из строения их стопы, имеющей сильно загнутые когти и противопоставленный первый палец. Настоящие птицы, наоборот, в раннем мелу представлены исключительно наземными или околоводными формами (см. также ниже).

Наибольшего разнообразия энантиорнисы достигают на более поздних этапах развития биоты Жэхэ (124-120 млн. л.). Из этих отложений описано множество родов, включая как очень мелкие длиннорылые формы с редуцированным озублением (Longipterygidae, Longirostravidae; рис. 1), так и крупные (с ворону) – с мощными зубами, похожими на зубы дуорофагов (Bohaiornithidae; рис. 1; M. Wang et al., 2014a). Вместе с энантиорнисами в этих же слоях присутствуют многочисленные представители эволюционной линии настоящих «орнитурных» птиц (Ornithurae, или Ornithuromorpha). Большинство из них (например, *Yixianornis*, *Yanornis*) имеют посткраниальный скелет вполне современного типа, но еще сохраняют зубы (O'Connor et al., 2011). Интересны находки раннемеловых водоплавающих форм, таких как *Gansus*. Одна примитивная раннемеловая китайская птица (род *Schizoura*), несмотря на общую «орнитурную» морфологию, имеет весьма характерный энантиорнисовый признак – робустную Y-образную вилочку (S. Zhou et al., 2012). Следует отметить, что все раннемеловые китайские орнитурные птицы более примитивны, чем современные представители класса *Aves*, и на филогенетическом дереве помещаются базальнее современной радиации птиц.

Еще одна группа птиц, известная из биоты Жэхэ, – сапеорнитиды. Эти необычайно примитивные и очень крупные (с грифа) беззубые и короткохвостые формы могут в действительности относиться к овирапторозаврам (J.K. O'Connor, личное сообщение), которые, в свою очередь, имеют множество птичьих признаков (например, пигостиль) и могут считаться птицами (Feduccia, 2012; см. также Balanoff et al., 2014). Примечательно, что у сапеорнитид обнаружены следы присутствия зоба.

Иногда считается, что богатое разнообразие птиц экосистемы Жэхэ представляет результат автохтонной эволюции, однако этому противоречит тот факт, что некоторые представители этой биоты известны и за пределами Китая. Род *Ambiortus* был описан из раннего мела Монголии как древнейшая палеогнатная птица (Курочкин, 1982), однако переизучение его морфологии показывает, что эта форма очень близка китайским раннемеловым орнитурным птицам из биоты Жэхэ и не может относиться к Palaeognathae (O'Connor, Zelenkov, 2013).

К монгольскому *Ambiortus* и китайскому *Gansus* может оказаться близок *Horezmavis eocretacea*, описанный по фрагментарному тарзо-метатарзусу из раннего мела Узбекистана (Несов, Боркин, 1983). Для *Horezmavis*, как и для *Gansus*, характерна асимметрия проксимальной части цевки, как у водоплавающих птиц. Совсем недавно из раннего мела Западной Сибири нами был описан конфуциусорнитид (род *Eugenavis*; рис. 1; O'Connor et al., 2014). Раннемеловые энантиорнисы, очень похожие на китайских, известны из Монголии и даже из Западной Европы. Особенно интересна недавняя находка в раннем мелу Западной Сибири особой группы птиц, отнесенных к новому отряду *Mystiornithiformes* (рис. 1; Kurochkin et al., 2011). Мистиорнис известен только по одной цевке, которая при этом имеет совершенно удивительное сочетание признаков орнитурных и примитивных птиц. Мы считаем, что мистиорнис может быть представителем отдельной эволюционной линии, близкой настоящим птицам (Зеленков, Курочкин, 2015).

Поздний мел. В Азии в позднем мелу сосуществовали представители только двух крупных филогенетических линий: веерохвостых и энантиорнисов. Обе группы имеют корни в раннемеловой биоте Азии, однако несомненных близких родственников раннемеловых форм среди птиц позднего мела пока не обнаружено.

Самая древняя представительная фауна позднемеловых птиц, известная из отложений коньякского века (86–90 млн. л.) Узбекистана, включает несколько родов и видов мелких и очень мелких энантиорнисов (Пантелеев, 1998; Зеленков, Курочкин, 2015). К сожалению, систематика большинства таксонов, установленных из мела Узбекистана, слабо проработана (см. Зеленков, Курочкин, 2015). Многие формы даже не удастся с уверенностью отнести к определенному семейству (там же). Не исключено, что помимо энантиорнисов, в коньяке Узбекистана жили также представители и некоторых других групп примитивных птиц (Несов, Ярков, 1989; Зеленков, Аверьянов, 2011). Очень мелкий (длина плюсны около 1 см) энантиорнис *Parvavis chuxiongensis* был недавно описан по плохо сохранившемуся неполному скелету из отложений первой половины позднего мела южного Китая (M. Wang et al., 2014b) – это пока единственная находка позднемеловых энантиорнисов в Китае.

Ближе к окончанию мелового периода (кампанский и маастрихтский века) фауна энантиорнисовых птиц в Азии, по-видимому, существенно изменилась. В это время энантиорнисы представлены здесь довольно специализированными формами: семейством *Gobipteygidae*

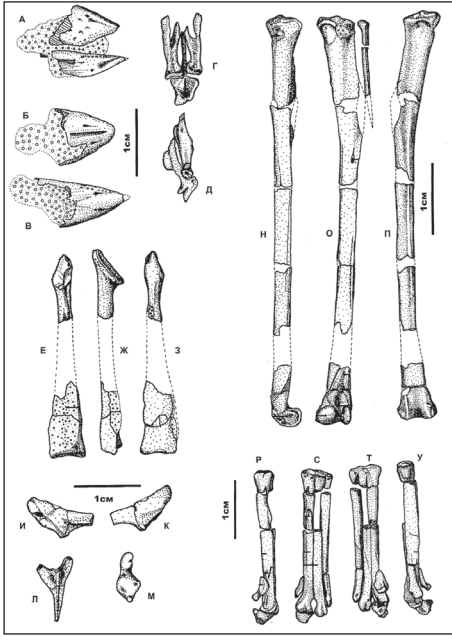


Рис. 2. Элементы скелета позднемелового *Nanantius valifanovi* (Enantiornithes; Gobipterygidae), голотип ПИН, №4492/1:

А – рostrумы надклювья и подклювья сбоку, Б – верхняя челюсть сверху, В – нижняя челюсть снизу, Г – костное небо снизу, Д – костное небо сбоку, Е–З – левый коракоид, И, К, М – левая лопатка, Л – фрагмент вилокки с каудальной стороны, Н–П – кости голени, Р–У, кости стопы с медиальной (по: Kurochkin, 1996, fig. 2, 5, 10, 11, с изменениями).

Fig. 2. Selected elements of the skeleton of the Late Cretaceous *Nanantius valifanovi* (Enantiornithes; Gobipterygidae), holotype ПИН, №4492/1: А – upper and lower beak rostra in lateral views, Б – premaxilla in dorsal view, В – mandibular in ventral view, Г, Д – bony palate, Е–З – left coracoid, И, К, М – left scapula, Л – furcular fragment in caudal view, Н–П – bones of the crus, Р–У, bones of the foot (modified after Kurochkin, 1996, fig. 2, 5, 10, 11).

современных палеогнат (Elzanowski, 1974), однако потом стала ясна его энанциорнисовая принадлежность. *Gobipteryx minuta* известен по нескольким черепам, но родственный ему другой беззубый энан-

и родами неясного систематического положения *Gurilynia* и *Elsornis*. Монгольский *Elsornis* – средних размеров птица с несомненно редуцированной способностью к полету (Chiappe et al., 2007). Другой род, *Gurilynia*, описанный по частичному скелету из маастрихта Монголии, – один из самых крупных известных энанциорнисов, размером с гуся (Курочкин, 1999). Считается, что *Gurilynia* была способной к активному полету (Курочкин, 1999), однако для подтверждения этой гипотезы необходимы находки дистальных элементов передней конечности – ведь именно они редуцируются у *Elsornis*.

К позднемеловому семейству Gobipterygidae мы относим некрупных (с галку или мельче) мелкоголовых и беззубых энанциорнисов с характерным срастанием рострумов верхнечелюстной и нижнечелюстной костей (как у веерохвостых птиц). Первый описанный представитель этой группы, *Gobipteryx minuta* из кампана Монголии, был первоначально помещен в

циорнис «*Nanantius*» *valifanovi* описан по уникальному практически целому и частично сочлененному скелету трехмерной сохранности (рис. 2; Kurochkin, 1996). Первоначальное отнесение *N. valifanovi* к роду *Nanantius*, несомненно, ошибочно и было основано на строении тибиятарзуса, который довольно однообразно устроен у примитивных птиц и поэтому слабо диагностичен. В последнее время *N. valifanovi* считают младшим синонимом *Gobipteryx minuta* (Chiappe et al., 2001), однако заметные различия в строении роострумов челюстей позволяют относить их к различным родам в составе одного семейства (Зеленков, Курочкин, 2015). Из кампанских отложений Монголии также известны уникальные эмбрионы беззубых энанциорнисовых птиц, некоторые из которых недавно были отнесены к новому роду *Gobipipus* (Kurochkin et al., 2013). Изучение этих эмбрионов показало, что развитие у *Gobipterygidae* шло по выводковому типу.

Что касается настоящих орнитурных птиц, то их позднемеловая летопись до сих пор остается необычайно бедной – не только в Азии, но и по всему миру. На рубеже раннего и позднего мела жили примитивные гесперорнисообразные *Enaliornithidae*, однако их остатки известны пока только из Европы. Позднее, в начале позднего мела (около 95 млн. л.) в палеонтологической летописи появляются ихтиорнисообразные, однако эта группа ограничена своим распространением Северной Америкой, а все предполагаемые находки ихтиорнисов в Азии теперь относят к энанциорнисам или даже вовсе к хищным динозаврам (см. Зеленков, Курочкин, 2015). Известное разнообразие веерохвостых птиц увеличивается в кампанском веке позднего мела (83.6–72 млн. л.); в Азии в палеонтологической летописи этого времени появляются представители отрядов *Hesperornithiformes* и *Apsaraviformes*.

Гесперорнисообразные – крупные или очень крупные зубастые водные птицы с сильно редуцированной передней конечностью и мощными задними лапами. Степень адаптации гесперорнисов к водному образу жизни, по-видимому, значительно превышала таковую современных гагар. Наиболее примитивное семейство, *Brodavidae*, представлено в Монголии относительно некрупными (с гагару) формами, еще слабо специализированными к нырянию и, как следствие, возможно, сохранявшими способность к полету (Martin et al., 2012). Семейство *Vaptornithidae* объединяет более крупных но еще умеренно специализированных к нырянию гесперорнисов – в Азии они известны по отдельному роду *Judinornis*, описанному по единственному позвонку (Несов, Боркин, 1983; см. также Зеленков, Курочкин, 2015).

Более продвинутое семейство Hesperornithidae, включающее очень крупных птиц с редуцированным скелетом кисти, в Азии представлено родом *Asiahesperornis*, описанным из позднего мела Казахстана (Dyke et al., 2006).

Из позднего мела (маастрихта) Монголии известна еще одна необычная птица, *Apsaravis ukhaana*, которую мы выделяем в отдельный отряд Apsaraviformes (Зеленков, Курочкин, 2015). *Apsaravis ukhaana* известен по единственному относительно полному скелету и имеет смесь признаков, характерных как для примитивных веерохвостых птиц, так и для энанциорнисов (Clarke, Norell, 2002). *Apsaravis* был первой формой, заставившей специалистов задуматься о возможности морфологических переходов между энанциорнисами и веерохвостыми. К сожалению, филогенетическое положение этой позднемеловой птицы и ее взаимоотношения с другими ископаемыми таксонами остаются не до конца ясными.

В самом конце позднего мела, в маастрихтском веке (72–66 млн.л.), веерохвостые птицы вдруг становятся относительно обычны в палеонтологической летописи и даже в некоторых случаях начинают доминировать в авифаунах (Longrich, 2009; Longrich et al., 2011). К этому времени современные птицы (клада Neornithes) уже претерпели некоторую базальную радиацию: из маастрихта известны формы, похожие на современных Galliformes, Anseriformes, Phoenicopteriformes, Charadriiformes, Gaviiformes, Pelecaniformes s.l. и Procellariiformes (Kurochkin, 1995; Hope, 2002; Kurochkin et al., 2002; Mayr, 2009). Представители отрядов Anseriformes, Procellariiformes и Pelecaniformes s.l. указаны, в том числе, из маастрихта Монголии (Kurochkin, 1995; Kurochkin et al., 2002), однако консенсуса относительно филогенетического положения (и, следовательно, отрядной принадлежности) позднемеловых веерохвостых у исследователей пока нет. Проблема заключается в том, что многие маастрихтские таксоны птиц установлены по изолированным и фрагментарным остаткам посткраниального скелета, а теперь нам известно, что ранние представители практически всех современных отрядов имели мозаичную морфологию (см. подробнее Olson, 1985; Зеленков, 2015a). Последнее обстоятельство очень затрудняет корректное отнесение фрагментарных остатков меловых и раннепалеогеновых птиц к современным отрядам. Например, примитивные гусеобразные Presbyornithidae были долгое время известны по фрагментарным остаткам посткраниального скелета; на основании этих костей их относили или к фламингообразным, или к примитивным ржанкообразным. Только с находкой полных скелетов

стало ясно, что у этих длинноногих птиц, в общем схожих с шилоклювковыми, был клюв почти как у современных уток (рис. 3). Основываясь на известной мозаичности ранних представителей современных птиц, С. Олсон (Olson, 1985) отнес несколько форм, первоначально описанных в составе отрядов Phoenicopteriformes, Charadriiformes, Gruiformes и Pelecaniformes, к одному переходному семейству Graculavidae, от которого, по его мнению, берут начало многие современные эволюционные линии птиц. Если это действительно так, то отнесение этих находок к современным отрядам не обосновано (см. Mayr, 2009).

Некоторая уверенность у части современных исследователей имеется только относительно отряда Anseriformes. Из маастрихта Антарктического полуострова известна предполагаемая гусеобразная птица *Vegavis iaai* (Clarke et al., 2005), а еще одна форма гусеобразных, *Teviornis gobiensis*, описана по фрагментарному скелету крыла из маастрихта Монголии (Kurochkin et al., 2002). Монгольская форма, действительно схожа с современными гусеобразными строением кисти, но я считаю, что это сходство может быть примитивным – поскольку у древнейших курообразных кисть также имела похожее строение. Поэтому не исключено, что *Teviornis* в действительности представляет базального представителя клады Galloanseres, т.е. еще до дивергенции современных отрядов Anseriformes и Galliformes (см. подробнее Зеленков, 2014, 2015а). Отнесение *Vegavis* к гусеобразным также остается под большим вопросом (Mayr, 2013; наши данные).

Ранний палеоген (палеоцен – средний эоцен). Отсутствие несомненных представителей многих современных отрядов птиц в отложениях мелового периода позволило палеонтологам прийти к заключению, что взрывная радиация Neornithes имела место позднее,

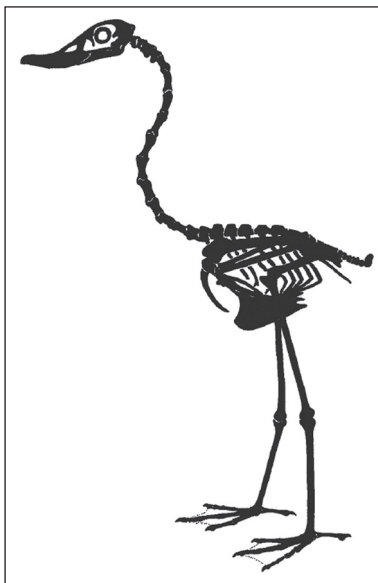


Рис. 3. Реконструкция скелета раннепалеогенового гусеобразного *Presbyornis* (Olson, Feduccia, 1980).

Fig. 3. Reconstruction of the skeleton of the early Paleogene anseriform *Presbyornis* (Olson, Feduccia, 1980).

в самом начале кайнозоя (Feduccia, 2003). Действительно, в палеоцене (66–56 млн. л.) уже известны такие морфологически и филогенетически удаленные группы, как бескилевые, гусеобразные, пингвины и совообразные (Maug, 2009; Зеленков, 2014). Молекулярные данные долгое время указывали на происхождение современных отрядов в меловом периоде, однако новейшие калибровки филогенетического дерева птиц по геномным данным позволяют сдвинуть происхождение большинства отрядов в начало кайнозоя (Jarvis et al., 2014), что вполне соответствует палеонтологической летописи.

Палеоценовые птицы во всем мире изучены необычайно плохо, а в Азии к этой эпохе относятся и вовсе единичные находки. Из среднего палеоцена Китая описан *Qianshanornis rapax* – представитель отдельного семейства неорнисовых птиц, возможно родственного кариамообразным (Mauret al., 2013b). Из позднего палеоцена Казахстана описаны примитивный фазтон *Zhylgaia aestiflua*, предполагаемый буревестник *Eopuffinus kazachstanensis* и птица неясного отрядного положения *Tshulia litorea* (Несов, 1988; Зеленков, Курочкин, 2015). К пограничным палеоцен-эоценовым отложениям Монголии относятся находки примитивных гусеобразных Presbyornithidae и курообразных неясного систематического положения (Hwang et al., 2010; Kurochkin, Dyke, 2010).

Геологически более молодые ранне- и среднеэоценовые птицы Европы и Северной Америки относительно хорошо изучены. Известные фауны этого времени (56–38 млн. л.) были составлены, в основном, из ископаемых семейств или даже отрядов (Maug, 2009; Зеленков, 2014). В Азии летопись птиц раннего и среднего эоцена включает пока довольно небольшое число таксонов (примитивные гусеобразные, трубконосые, журавлеобразные, аистообразные, совообразные). Необходимо отметить присутствие в эоцене Центральной Азии ложнозубых птиц – крупных и очень крупных морских парильщиков с зубовидными выростами на челюстных костях, а также примитивных голенастых гусеобразных из семейства Presbyornithidae и необычных зигодактильных Vastanavidae, по-видимому близких попугаям (Аверьянов и др., 1991; Kurochkin, Dyke, 2010; Maug et al., 2010, 2013a). В среднем эоцене в Центральной Азии впервые появляются представители семейства Eogruidae – довольно крупные «журавлеобразные» птицы, родственные связи которых остаются не до конца ясными. Эогруиды характеризовались прогрессирующими адаптациями к наземной локомоции, и у наиболее специализированных из них (обычно выделяемых в семейство Ergilornithidae) был полностью

редуцирован внутренний палец стопы, как у современных страусов (см. Курочкин, 1981). Примечательно присутствие в палеогене Азии гигантских нелетающих *Gastornithiformes* (к ним относится хорошо известная диатрима), также известных из эоцена Европы и Северной Америки (Buffetaut, 2013).

Поздний палеоген (поздний эоцен – олигоцен). В середине эоцена климат и палеогеография Евразии претерпели существенные изменения, последствия которых особенно сильно отразились на биотах бартонского (41.3–38 млн. л.) и особенно приабонского (38–33.9 млн. л.) веков. На климаты и природные обстановки Азии в позднем эоцене сильно повлияли коллизия индийского субконтинента с гималайским регионом и закрытие тургайского пролива, до этого соединявшего Северный Океан с крупным Туранским морем, располагавшимся на большей части современного Казахстана и сопредельных территорий. Общее похолодание, начавшееся еще в раннем эоцене, наиболее сильно проявилось в конце эоцена и особенно в олигоцене. Во внутренней Азии в конце эоцена и в олигоцене возросла континентальность климата, и получили широкое распространение аридные ландшафты.

Начиная с позднего эоцена в палеонтологической летописи появляются многие современные семейства птиц, которые в это время обычно представлены стволовыми представителями¹ (Мауг, 2009; Зеленков, 2014). Г. Майр (Мауг, 2009) предполагает, что с закрытием Тургайского пролива в Европу попали многие азиатские группы птиц, что сделало европейскую фауну более современной. И хотя о фаунах птиц позднего эоцена и олигоцене Азии пока известно очень немного, имеющиеся данные, действительно, указывают на сходство фаун морских и околводных птиц Европы и Азии в течение этого интервала. Из позднего эоцена Китая описан довольно крупный (с гуся) представитель *Anatidae*, отнесенный к ископаемому подсемейству *Romainvillinae*, ранее известному из олигоцене Европы (Stidham, Ni, 2014). Из олигоцене Ирана описан *Diomedeooides babaheydariensis* (Peters, Namedani, 2000) – представитель ископаемого семейства *Diomedeooididae*, достаточно хорошо представленного в олигоцене

¹ В современной филогенетической номенклатуре термином «стволовой таксон» (stem taxon) обозначают форму, которая на филогенетическом дереве располагается базальнее современных представителей. Так, стволые представители современных отрядов – это формы, располагающиеся базальнее современных семейств, а стволые представители современных семейств – это формы, занимающие на филогенетическом дереве базальное положение по отношению к современным родам. – *Примечание автора.*

Европы. Diomedeoididae остеологически сходны с современными качурками из семейства Oceanitidae, однако ряд признаков указывают на базальное положение этих олигоценых трубконосых по отношению к представителям современной радиации (De Pietri et al., 2010). В среднем-позднем эоцене Узбекистана известны ложнозубые птицы (Аверьянов и др., 1991), имевшие в палеогене практически всеевропейское распространение. Несколько таксонов птиц было описано из олигоцена Казахстана и Монголии (Курочкин, 1968а, 1968б); переизучение их систематического положения (Зеленков, Курочкин, 2015) показывает, что некоторые из них также относятся к широко распространенным в олигоцене родам (мелкая гагара *Colymboides harundinea*; примитивный баклан *Limicorallus saiensis*).

Однако для позднего эоцена – олигоцена Азии также характерен ряд специфических эндемичных форм. Так, здесь продолжают существовать и, по-видимому, достигают в это время наибольшего разнообразия журавлеобразные Eogruidae и Ergilornithidae (роды *Eogrus*, *Sonogrus*, *Ergilornis*), известны необычная сова *Heterostrix tatsinensis*, а также журавлеобразная птица неясного систематического положения *Eocrex tagusevae* (Курочкин, 1981; Пантелеев, 2001; Курочкин, Дайк, 2011). Из позднего эоцена – олигоцена Индонезии описана необычная олушеобразная птица *Protoplotus beauforti*. Неясно систематическое положение азиатских фламинго, описанных из олигоцена Казахстана как *Agnopterus turgaiensis* и «*Cygnopterus*» *lambrechti* (см. Zelenkov, 2013b).

В позднем эоцене, олигоцене и миоцене северной Пацифики существовали крупные или очень крупные нелетающие Plotopteridae, по общему плану строения и деталям остеологии конвергентные пингвинам (см. Maug, 2009). Родственные связи этих птиц пока остаются не до конца ясными, а их вымирание могло быть связано с расцветом морских млекопитающих (в первую очередь, зубатых китов; Ando, Fordyce, 2014).

Миоцен. Судя по палеонтологическим данным, авифауна Азии приобрела свой современный облик в миоцене. Именно в это время происходит смена примитивных родов на современные, однако детали этого процесса пока остаются очень слабо изученными. Для территории Азии это в первую очередь обусловлено небольшим числом разбросанных по громадной территории местонахождений и обычно бедностью представленной в них авифауны.

Ранний миоцен. В раннем миоцене (23–16 млн л.) сообщества птиц Евразии хорошо представлены только в Западной и Центральной Европе (Mlíkovský, 2002). В результате их недавней переоценки

(см. Mourer-Chauviré et al., 2013) стало понятно, что фауны птиц раннего миоцена Европы были очень похожи на позднеолигоценовые. Новые исследования показывают, что раннемиоценовые фауны птиц были составлены в основном из представителей ныне вымерших филогенетических линий. Так, например, мелких чаек, первоначально описанных в составе рода *Larus*, теперь выделяют в отдельное семейство Laricolidae (De Pietri et al., 2011), а обычный в раннем миоцене Европы ибис *Plegadis paganus* оказался представителем радиации Threskiornithidae, ныне сохранившейся только в Новом Свете (De Pietri, Mayr, 2014a). Примечательно, что в раннем миоцене Европы найдено множество тропических форм (птицы-секретари, попугаи, птицы-мыши, трогоны, древесные удоы; Mourer-Chauviré et al., 2013).

Насколько широко были распространены раннемиоценовые фауны птиц, описанные с территорий современных Франции, Германии и Чехии, пока остается неясным, поскольку во всей Восточной Европе и практически во всей Азии раннемиоценовые птицы изучены очень плохо. Только из верхов раннего миоцена восточного Китая (Шанваньские фауны) описано несколько таксонов: ибис *Platalea tiangangensis*, утка *Sinanas diatomas*, дневные хищники *Qiluornis taishanensis* и *Mioaegyptius gui*, фазановые *Shandongornis shanwangensis*, *Palaeolectoris songlinensis* и *Linguornis gigantis*, а также предполагаемый пастушок *Youngornis gracilis* (Zhou et al., 2008b). Из Казахстана описано два таксона – утка «*Anas*» *oligocaena* и эргильорнитид *Urmiornis brodkorbi* (Тугаринов, 1940; Карху, 1997), а из раннего миоцена Монголии указаны неопределимые остатки дневного хищника и фазановой птицы (Зеленков, Курочкин, 2010, 2011). К сожалению, систематическое положение раннемиоценовых птиц из Китая практически неясно: недавно было отмечено, что *Mioaegyptius* может оказаться примитивнее всех современных ястребиных птиц, а *Qiluornis* – скорее всего, представляет примитивных Aegypiiinae (Manegold et al., 2014). Что касается казахстанских птиц, то эргильорнитиды были типичной азиатской группой, имеющей корни еще в эоценовой фауне. Переизучение «*Anas*» *oligocaena* показало, что эта утка ближе всего современным древесным уткам *Aix* (Зеленков, Курочкин, 2012). Ни древесные утки, ни эргильорнитиды пока в Европе не найдены, из чего можно заключить, что в общих чертах азиатские фауны птиц раннего миоцена существенно отличались от европейских.

Средний миоцен. Птицы среднего миоцена (16–11.6 млн. л.), как и раннего, долгое время были лучше всего изучены для Западной и

Центральной Европы (Mlíkovský, 2002), однако теперь для этого интервала имеются репрезентативные авифауны и из Азии. В первой четверти среднего миоцена в Евразии продолжали существовать типичные раннемиоценовые сообщества млекопитающих (т.н. Шанваньские фауны в Китае), которые сменяются среднемиоценовыми фаунами около 15 млн. л. н., причем эта смена произошла, по-видимому, почти одновременно как в Западной Европе, так и в Китае (X. Wang et al., 2013). Еще недавно Шанваньские фауны птиц были известны для Азии только по нескольким формам из раннемиоценовых формаций Shanwang и Xiacaowan (см. выше), однако в последнее время многочисленные остатки птиц этого возраста были собраны на Тагайском местонахождении на острове Ольхон (Байкал). Предварительное изучение богатых сборов по птицам из Тагая, включая сборы 1950-х гг., показало большую важность этого местонахождения для реконструкции эволюции птиц Азии в миоцене (табл. 1; Зеленков, Мартынович, 2012, 2013; Горобец, 2013). К настоящему времени из Тагая известно несколько десятков видов птиц, среди которых интересны находки фазановых из рода *Palaeortyx*, обычных в раннем и среднем миоцене Европы (Тесаков и др., 2014), но ранее в Азии не отмечавшихся. В Тагае также обнаружены остатки мелкой и очень примитивной поганки из рода *Miobaptus*, ранее известного только из раннего миоцена Чехии (Зеленков, 2015б). Примитивное строение скелета этой поганки позволяет предполагать, что *Miobaptus* были слабее адаптированы к водному образу жизни, чем современные представители семейства, но зато, по-видимому, обладали более маневренным полетом (Зеленков, 2015б). Находки родов *Palaeortyx* и *Miobaptus* в Прибайкалье впервые показывают сходство фаун птиц на огромных пространствах Евразии на рубеже раннего и среднего миоцена.

О фаунах птиц второй половины среднего миоцена в Азии мы можем судить по богатому сообществу из местонахождения Шарга в Западной Монголии (Зеленков, Курочкин, 2011), а также по менее представительной фауне птиц из местонахождения Ли Мэ Лонг в Тайланде (Cheneval et al., 1991). Шарга (также известная как «высота 1080») первое время считалась плиоценовым местонахождением, и во многом поэтому первые описанные отсюда птицы были в основном отнесены к плиоценовым видам (Курочкин, 1985). Однако изучение ископаемых рыб и млекопитающих из Шарги (Сычевская, 1989; Зажигин, Лопатин, 2001) позволило значительно удревнить возраст

Таблица 1. Наиболее богатые комплексы неогеновых птиц Центральной Азии. Исключаемые семейства выделены жирным шрифтом. Символ † после названия семейства означает, что в фауне присутствуют ископаемые роды птиц. **Table 1.** The richest Neogene avian faunas of Central Asia. Fossil families are in bold. The symbol † after family name means that fossil genera of birds are present in the corresponding fauna.

Возраст (био-зона млекопитающих)	Конеч раннего миоцена – начало среднего миоцена (MN 4–5)	Конеч среднего миоцена (MN 7–8)	Конеч позднего миоцена (MN 13)	Ранний плиоцен (MN 14–15)	Поздний плиоцен (MN 16)
Место-нахождения	Тагай (Байкал)	Шарга (Монглия)	Хиргис-Нур 1 и 2; Явор (Монголия)	Чоно-Хариах 1 и 2; Дзосо-Хайрхан и др. (Монголия)	Шамар (Монголия), Беретовая, Толгой (Забайкалье)
Литература	Горобец, 2013; Зеленков, Мартынович, 2012, 2013; Тесаков и др., 2014; Зеленков, 2015б	Курочкин, 1985; Зеленков, 2009а, 2010, 2012; Зеленков, 2011а, б, 2012а; Зеленков, 2013б; Elzapowski, Zelenkov, 2015	Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2009б, 2010, 2012б; Zelenkov, 2013b	Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2009б, 2010, 2010; Zelenkov, 2013b	Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2009б, 2015, Zelenkov, Kurochkin, 2012
Список таксонов (в скобках – число форм)	Phasianidae (4)† Anatidae (9)† Podicipedidae† Ardeidae (2)† Gruidae† Rallidae (2)† Charadriiformes †fam. ?Pandionidae† Strigidae† Passeriformes indet. (3)	Phasianidae (4)† Anatidae (10)† † Palaelodidae Pelecanidae† Ardeidae (3)† Ciconiidae Otididae Rallidae (6) † † Ergilornithidae Scolopacidae Laridae (2) Pterocidae Tytonidae† Upupiformes† Passeriformes†	Struthionidae Phasianidae (3) † Anatidae (11) † Podicipedidae Phalacrocoracidae (2) Ardeidae Ciconiidae Otididae Gruidae (2) Rallidae (2) † † Ergilornithidae Scolopacidae (2) Pteroclididae Accipitridae Corvidae	Struthionidae Phasianidae (2) Anatidae (10) Podicipedidae Phalacrocoracidae (2) Ardeidae Ciconiidae Otididae Gruidae Rallidae (2) † † Ergilornithidae Scolopacidae Charadriidae Laridae (2) Pteroclididae Accipitridae (2)	Struthionidae Phasianidae (2) Anatidae (2) Otididae Scolopacidae (4) Accipitridae Falconidae Hirundinidae Alaudidae (2) Motacillidae Turdidae Muscicapidae Sittidae Paradoxornithidae Sturnidae Fringillidae (2) Calaenidae (2) † Emberizidae Corvidae

местонахождения, которое теперь относят к концу среднего миоцена (13.6–11.8 млн. л.).

Ревизия ранее описанных материалов и изучение новых остатков птиц из Шарги выявила богатую фауну, включающую около 40 форм из 15 семейств (Зеленков, Курочкин, 2011; см. табл. 1). На сегодняшний день лучше всего изучены фазановые (Зеленков, Курочкин, 2009а, 2010), утиные (Зеленков, 2011а, 2012а; Зеленков, Курочкин, 2012), цапли (Зеленков, 2011б; Elzanowski, Zelenkov, 2015), а также фламингообразные (Zelenkov, 2013а). Примечательно, что фазановые в Шарге представлены эндемичным родом *Tologuica*, возможно, являющимся отдаленным родственником перепелов (Зеленков, 2009, Зеленков, Курочкин, 2009а). Стоит заметить, что из близкого по возрасту местонахождения Наран-Булак в Западной Монголии описан крупный фазан, также отнесенный к эндемичному роду *Lophogallus* (Зеленков, Курочкин, 2010). Цапли известны по трем формам, пока также не обнаруженным в других местонахождениях: одна из них, описанная по квадратной кости, была большеголовой птицей, морфологически промежуточной между современными *Nycticorax* и *Tirgisoma* (Elzanowski, Zelenkov, 2015); более крупная цапля из Шарги, известная по коракоиду, имеет морфологию, промежуточную между *A. alba* и другими современными *Ardea* (Зеленков, 2011б). Примечательна находка в Шарге крупных журавлеобразных из семейства *Ergilornithidae* (Зеленков, Курочкин, 2011). Все эти эндемичные формы указывают на некоторую провинциальность сообществ птиц Центральной Азии в конце среднего миоцена.

В отличие от эндемичных центральноазиатских фазановых и эргильорнитид, водоплавающие птицы, найденные в Шарге, имели довольно широкие ареалы в среднем миоцене и известны из близких по возрасту местонахождений Европы. Так, в Шарге присутствуют очень мелкие, мельче современного чирка-свистунка, утки «*Anas*» *soporata* Kurochkin и *Mioquerquedula minutissima* Zelenkov et Kurochkin, 2012 – очень близкие к ним формы (возможно, конспецифичные) обнаружены в среднем миоцене Франции (Зеленков, Курочкин, 2012; Зеленков, 2013а). Еще одна довольно крупная примитивная утка из Шарги была описана в составе ископаемого рода *Chenoanas*; близкий вид этого рода найден в среднем миоцене Франции (*Chenoanas sansaniensis*; Зеленков, 2012а, 2013а). Из Шарги также описано три ископаемых рода и вида нырковых уток (Зеленков, 2011а), один из которых (*Nogusunna conflictoides*) обнаружен нами в среднемиоценовом местонахождении Штайнхайм в Германии (наши данные). Ископаемый мелкий пеликан

из Шарги представляет древнейшую находку этого семейства в Азии и по морфологии оказывается близок *Mioplecanus medius* из того же местонахождения Штайнхайм (наши данные). Примечательна находка в Шарге ископаемой фламингообразной птицы *Palaelodus* (Zelenkov, 2013a) – остатки представителей этого рода зачастую многочисленны в ранне- и среднемиоценовых местонахождениях Европы (Mlíkovský, 2002), но до самого последнего времени эти птицы в Азии не были известны. Предварительные результаты указывают на сходство Шарги и среднемиоценовых местонахождений Западной и Центральной Европы по составу сообществ пастушковых (Rallidae) и воробьеобразных (Passeriformes).

Фауна утиных Шарги позволяет проследить преемственность сообществ околородных птиц Центральной Азии. Так, *Mioquerquedula minutissima* и род *Chenoanas* известны из более древнего местонахождения Тагай в Прибайкалье (Зеленков, Курочкин, 2012; Зеленков, Мартынович, 2012, 2013; Тесаков и др., 2014). Еще одна общая эволюционная линия для двух фаун – род *Aix*, который в Шарге представлен ископаемым видом *Aix praeclara* Zelenkov et Kurochkin, 2012, а в Тагае – этим же или близким видом (там же). Эволюционная история рода *Aix* протягивается в Азии как минимум к раннему миоцену, поскольку именно к этой филогенетической линии, по-видимому, относится раннемиоценовая «*Anas*» *oligocaena* из Приаралья (Зеленков, Курочкин, 2012; Зеленков, 2013a).

Экологический состав авифауны Шарги позволяет реконструировать достаточно богатый животными ресурсами водоем (судя по разнообразию нырковых уток и других воднолюбивых птиц) с обильной околородной растительностью – последнее, следует, в частности, из обилия пастушковых птиц. В то же время окружающие ландшафты могли быть относительно аридными, поскольку в фауне присутствуют саванны, дрофы и эргильорнитиды. Наблюдение об аридности ландшафтов само по себе достаточно необычно, учитывая общую гумидность климатов среднего миоцена Евразии, и в частности, Центральной Азии (напр., Akhmetiev et al., 2005; Eronen et al., 2012). В то же время очаг аридности в конце среднего миоцена для данного региона Центральной Азии (на границе современной Монголии, Казахстана и Северо-Западного Китая) отмечается и по млекопитающим (Eronen et al., 2010).

Шарга – не единственное птичье местонахождение этого времени в Азии. Немногочисленные остатки птиц конца среднего миоцена известны также из Южной Азии. Из северного Таиланда местонахождения Ли Мэ Лонг (Cheneval et al., 1991; о возрасте см. X. Wang et

al., 2013), описаны змеешейка, мелкая цапля, ископаемый фламинго *Phoeniconias siamensis*, утка, фазановая птица, пастушки и сова. Из формации Чинжи в северном Пакистане (серия Сивалик) определены сип (*Gyps cf. fulvus*), ископаемый фазан *Lophura wayrei*, а также эргильорнитид *Urmiornis cracrafti* (Harrison, Walker, 1982). Почти все птицы из Ли Мэ Лонг, определенные до вида, были отнесены к формам, до этого описанным из раннего миоцена Франции. Такие определения почти наверняка ошибочны, поскольку на протяжении всего неогена юго-восточная Азия входила в ориентальную зоогеографическую провинцию, северная граница которой проходила в южном или центральном Китае (X. Wang et al., 2013; Y. Li et al., 2014). Как и в настоящее время, ориентальные фауны существенно отличались от палеарктических, к которым следует относить среднемиоценовые сообщества птиц Западной и Центральной Европы, с одной стороны, а также фауну Шарги, с другой. К сожалению, систематическое положение птиц из Ли Мэ Лонг никогда не было подтверждено независимыми исследованиями – только недавно было отмечено, что описанный из Таиланда пастушок (*Paraortygometra porzanoides*) не может относиться к этому европейскому виду, поскольку заметно отличается от него морфологически (De Pietri, Mayr, 2014b). Судя по разнообразию млекопитающих, фауна из серии Сивалик также относилась к ориентальной провинции (см. X. Wang et al., 2013), однако примечательна находка в этих отложениях урмиорниса – типичного центральноазиатского элемента. Появление северных или западных мигрантов в среднем миоцене Сивалика отмечается и в фауне млекопитающих (см. X. Wang et al., 2013).

Поздний миоцен. В позднем миоцене (11.6–5.3 млн. л.) на всей территории Евразии отмечается прогрессивное похолодание, возрастает аридизация. Именно в это время на обсуждаемой территории происходит смена архаичных фаун птиц, имеющих корни еще в олигоцен-раннемиоценовых сообществах, на фауны современного типа. Начиная с позднего миоцена в сообществах птиц полностью преобладают современные роды, а ископаемые составляют абсолютное меньшинство (в качестве исключения сохраняются представители ископаемых семейств). По-видимому, именно в этом временном интервале начинается формирование многих современных клад внутри семейств или родов – некоторые из отделившихся в позднем миоцене филогенетических линий могли дожить до сегодняшнего времени в качестве морфологически обособленных видов (см. подробнее: Зеленков, 2014).

К сожалению, древнейшие этапы развития фаун птиц Евразии в позднем миоцене остаются практически не изученными. Имеющиеся остатки птиц этого времени (например, Курочкин, Ганя, 1972; Harrison, Walker, 1982; Jánossy, 1993; Göhlich, 2009) настолько фрагментарны, что не позволяют достаточно полно реконструировать птичьи сообщества начала позднего миоцена. В Азии к самому началу позднего миоцена относится только фауна птиц из формации Нагри в Пакистане, откуда известны пеликан *Pelecanus* cf. *sivalensis*, змеешейка *Anhinga* cf. *pannonica*, ископаемый китоглав *Paludiazis richae*, марабу *Leptoptilos siwalikensis*, фламинго *Phoenicopterus* cf. *ruber*, неопределенный до рода гусь, фазан *Lophura wayrei*, эргильорнитид *Urmiornis cracrafti*, а также пастушок «*Porphyrio parvus*» (Harrison, Walker, 1982; о возрасте см. X. Wang et al., 2013). Видовые и отчасти родовые определения требуют подтверждения, однако примечательно присутствие в этой фауне одновременно китоглава (группа имеет, по-видимому, африканское происхождение) и центральноазиатского урмиорниса. К середине позднего миоцена относится находка журавля *Grus afghana* с территории современного Афганистана (Mouger-Chauviré et al., 1985).

В Европе в первой половине позднего миоцена фауны млекопитающих достигли наибольшего разнообразия за весь неоген, после чего (в середине позднего миоцена) последовало вымирание, сопровождавшееся существенной перестройкой всей биоты, (т.н. валлезийский кризис, около 9.75 млн. л.; Agusti et al., 2013). Отрывочные данные по птицам (например, Jánossy, 1993; Тарасенко и др., 2014) подтверждают, что в самом начале раннего миоцена авифауны также оставались все еще довольно архаичными, а коренная перестройка, по-видимому, произошла только во второй половине тортона (около 9 млн. л.; см. также Зеленков, 2013а). После этого времени в Евразии получили широкое распространение довольно однообразные орнитокомплексы, связанные с аридными местообитаниями и известные из Западной Монголии, северного Казахстана, Украины и Молдовы. В это время влияние восточных фаун на запад ощущалось вплоть до Центрального Паратетиса, то есть до территории современной Венгрии (Zelenkov, Panteleyev, 2015).

Наиболее представительная фауна птиц этого интервала (конца позднего миоцена) в Азии происходит из отложений свиты хиргиснур в Котловине Больших Озер (Западная Монголия) – в первую очередь, из богатейшего местонахождения позвоночных Хиргис-Нур 2 (табл. 1). Несколько десятков таксонов птиц было установлено из свиты хиргиснур Е.Н. Курочкиным (1985), причем многих он отнёс к ис-

копаемым видам или родам и принял традиционный среднеплиоценовый возраст местонахождения, отвергнув новейшие по тем временам представления о миоцен-плиоценовом возрасте этой свиты (Певзнер и др., 1982). В настоящее время фауну пачки А свиты хиргис-нур, откуда происходят остатки птиц, относят к самому концу позднего миоцена (Вангенгейм и др., 2005; X. Wang et al., 2013), при этом следует отметить, что фауны млекопитающих этого времени уже были весьма сходны с плиоценовыми (Вангенгейм и др., 2005).

Сообщество птиц Хиргис-Нура 2 очень сильно отличается от такового Шарги и представляет собой качественно иной этап развития фаун птиц Центральной Азии в неогене. Значительное число таксонов птиц, известных из Хиргис Нура 2, можно отнести к современным родам (Курочкин, 1985; Зеленков, 2012б; Zelenkov, 2013b) – это придает фауне заметно более современный облик. Так, вполне современную морфологию имеют бакланы (*Phalacrocorax* spp.), аист (*Ciconia lucida*), утиные (*Aythya molesta*, несколько видов рода *Anas*), орлан (*Haliaeetus fortis*), саджа (*Syrhaptes kashini*) и журавль (*Grus mongolica*); пластинчатоклювая птица *Bonibernicla ponderosa*, по-видимому, является предком современных казарок (Зеленков, 2012б). В то же время некоторые другие формы птиц имеют морфологию, промежуточную между современными таксонами, что, скорее всего, указывает на их примитивность. Так, средних размеров гусь *Anser devjatkini* сходен с современными белыми гусями (подрод *Chen*), но имеет смесь признаков современных *Anser* и *Branta* (Зеленков, 2012б; Волкова, Зеленков, 2013), очень крупный лебедь *Cygnus pristinus* имеет морфологию, промежуточную между современными кликунами и шипунами (Zelenkov, 2013b), мелкая поганка *Podiceps solidus* сочетает признаки современных *P. nigricollis* и *P. auritus* (там же), а фазан *Syrmaticus kozlovae* морфологически промежуточен между родами *Syrmaticus* и *Phasianus* (Зеленков, Курочкин, 2010). Еще несколько таксонов птиц из Хиргис-Нура 2 отнесены к ископаемым родам, и их филогенетическое положение не вполне ясно. Это, в первую очередь, крупный гусь *Heterochen vicinus* (возможный синоним *Anser liskunae*), необычная нырковая утка “*Aythya*” *magna*, куропатка *Bantamux gerorgicus* (возможный представитель *Rolloulinae*). Сохраняются в этой фауне и эргильорнитиды (*Urmiornis dzabghanensis*), однако появляются страусы, которые до этого времени в Азии отсутствовали.

Несмотря на внушительное таксономическое богатство (более 20 форм), фауна Хиргис-Нура 2 составлена, в основном, из водных и околородных птиц. Не такое богатое, но близкое по возрасту и эко-

логически отличное сообщество наземных птиц известно из местонахождения Павлодар («Гусиный перелет») на севере Казахстана, откуда до недавнего времени были определены страус, эргильорнитид *Urmiornis* sp., необычный сокол *Psushkinia pliocaena*, а также несколько воробьеобразных (жаворонки, коньки, овсянки; Курочкин, 1985). Предварительное изучение новых материалов по птицам местонахождения Павлодар позволило выявить довольно интересную фауну: здесь, в частности, были найдены трехперстки (впервые для неогена Евразии), тиркушки и несколько групп воробьеобразных (Volkova, Zelenkov, 2014; Зеленков, Волкова, 2014). В Восточном Казахстане известно еще одно птичье местонахождение сходного возраста – Калмакпай – откуда описаны только остатки эргильорнитиды *Urmiornis orientalis* (Курочкин, 1981).

Отложение свиты хиргис-нур, содержание богатую фауну птиц (уровень 37) по возрасту и составу фауны млекопитающих близки фауне Эртемте из провинции Внутренняя Монголия в Китае (Вангенгейм и др., 2005). Из Эртемте известны остатки птиц, которые остаются практически не изученными (см. Rich et al., 1986). Близкие по возрасту (несколько более древние) позднемiocеновые птицы известны из ОАЭ (*Anhinga* sp., Ardeidae gen. indet.; Stewart, Beech, 2006), из гиппарионовых слоев формации Лиушу в восточном Китае (бассейн Linxia; провинция Гансу), а также из формации Шихуиба в Южном Китае (местонахождения Lufeng, провинция Юннань). Кроме того, богатая фауна птиц, включающая представителей 18 семейств, в том числе не найденных в других неогеновых местонахождениях континентальной Азии Gaviidae, Haematopodidae и Anhingidae, известна из местонахождения Shuitangba (также из провинции Юннань), но пока остается не изученной (Jablonski et al., 2014). Из провинции Гансу описан крупный страус *Stuthio linxiaensis*, крупная ястребиная птица *Gansugyps linxiaensis*, а также сокол *Falco hezhengensis* (Hou et al., 2005; Zhang et al., 2010; Z. Li et al., 2014). Последние два вида известны по целым или практически целым сочлененным скелетам уникальной сохранности – беспрецедентные случаи для неогеновой палеонтологической летописи птиц в Азии. *Gansugyps* несомненно сближается с современными Aegypinae (в это подсемейство включают современные роды *Aegyptius*, *Gyps* и *Necrosyrtes*), но сохраняет примитивные черты, указывающие на его базальное положение на филогенетическом дереве по сравнению с современными таксонами (Manegold et al., 2014). *Falco hezhengensis*, по-видимому, представляет примитивную и древнейшую известную пустельгу (Z. Li et al., 2014).

Фауна птиц из провинции Юннань представлена нырковой уткой *Aythya shihuibas*, фазанами *Phasianus lufengia* и *Diangallus miou*, а также воробьеобразной птицей неясного систематического положения *Yunnanus gaoyuansis* (Zhou et al., 2008b). Ни одна из этих форм не найдена в более северных регионах Азии, что позволяет относить этот комплекс к палеоориентальной зоогеографической провинции.

Плиоцен-плейстоцен. Плиоценовая летопись птиц в Азии остается очень скудной. Только из Монголии известны представительные фауны этой эпохи (Курочкин, 1985; Zelenkov, Kurochkin, 2012; Zelenkov, 2013b). За пределами Монголии находки пока единичны: из раннего плиоцена Центрального Китая (провинция Шаньси) описан крупный страус *Struthio wimani* (Zhou et al., 2008b), который почти наверняка является младшим синонимом *S. asiaticus* из раннего плиоцена Индии. Судя по строению скорлупы, этот вид страуса имел широкое распространение в плиоцене и плейстоцене Азии (Михайлов, Курочкин, 1988), а в позднем плиоцене распространился на Запад вплоть до Марокко (Mouret-Chauviré, Geraads, 2008). В раннем и позднем плиоцене Индии известны некрупные пеликаны (*Pelecanus sivalensis*, *P. cautleyi* – в действительности могут представлять один вид; Davies, 1880; Olson, 1985, Stidham et al., 2014), а также очень крупный марабу *Leptoptilos falconeri* (Davies, 1880; см. также Louchart et al., 2005). Остатки ископаемого марабу *L. falconeri* известны также из раннего плиоцена Чада и Эфиопии; не исключено, что *L. pliocenicus* из раннего плиоцена Украины (Зубарева, 1948) может относиться к тому же виду (Louchart et al., 2005). По мнению Лушара с коллегами (Louchart et al., 2005), *L. falconeri* представляет отдельную филогенетическую линию в роде *Leptoptilos* и не является прямым предком современных видов. Систематическое положение и валидность еще двух видов аистов, описанных из позднего плиоцена Индии (см. Harrison, 1974), остается под вопросом. *Cryptociconia indica* может оказаться синонимом *L. falconeri* или представлять отдельный вид в роде *Leptoptilos*, в то время как другой вид, *Leptoptilos siwalicensis*, описан на недиагностичном материале, не позволяющем однозначно определить даже род (Louchart et al., 2005).

Наиболее представительная во всей Азии раннеплиоценовая фауна птиц известна из нескольких местонахождений в Котловине Больших Озер в Западной Монголии (в первую очередь, Чоно-Хариах 1 и 2; табл. 1). Отложения этих местонахождений относят к верхам свиты хиргис-нур, а содержащаяся в них фауна птиц весьма сходна с таковой из позднемиоценового местонахождения Хиргис-Нур 2

(Курочкин, 1985). Общими для двух фаун является ряд околоводных и водных птиц, а также фазан *Syrmaticus kozlovae*, эргильорнитид *Urmionis dzabghanensis* и саджа. Систематическое положение ряда раннеплиоценовых птиц из Западной Монголии недавно было пересмотрено (Зеленков, 2012а; Zelenkov, 2013b), а новые материалы позволили определить лесную утку *Aix* sp., двух представителей рода *Larus*, дрофу (Otididae gen.), чибиса, очень близкого современной белохвостой пигалице (*Vanellus* cf. *leucurus*), а также какого-то дневного хищника из подсемейства Gypaetinae (Zelenkov, 2013b). Данная находка Gypaetinae – древнейшая в палеонтологической летописи.

В позднем плиоцене (после 3.6 млн. л.) для Внутренней Азии отмечается заметное возрастание аридности климата и происходит перестройка фаун млекопитающих (например, Алексеева, 2005; Ербаева и др., 2005; Вислобокова, 2008; Зыкин, 2012), сопровождавшаяся сокращением числа лесных форм и обитателей влажных местообитаний. Начиная с этого времени сообщества млекопитающих становятся, в общем, похожи на плейстоценовые и отчасти на современные. Новейшие находки позволяют предполагать, что ряд характерных элементов т.н. «ледниковых» фаун могли изначально сформироваться на тибетском плато – именно оттуда известны древнейшие (раннеплиоценовые) шерстистый носорог и песец (Deng et al., 2011; X. Wang et al., 2014a).

Сведения о разнообразии птиц позднего плиоцена Азии ограничены пока только фаунами местонахождений Шамар в Северной Монголии и Береговая в южном Забайкалье (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2009б; Zelenkov, Kurochkin, 2012). Помимо этого, из местонахождения Тологой в Забайкалье описан орлан *Haliaeetus* sp., а из местонахождения Улугхем в Туве – крупный канюк *Buteo* sp. (Пантелеев и др., 2006). Фауны птиц Шамара и Береговой весьма сходны и составлены, в основном, из наземных птиц открытых ландшафтов. При этом некоторые формы, найденные в позднем плиоцене Центральной Азии, имели довольно широкие ареалы: мелкая фазановая птица *Plioperdix pontica* была в плиоцене распространена на запад вплоть до Молдовы (Курочкин, 1985).

Интересна фауна воробьеобразных птиц Шамара и Береговой (см. Zelenkov, Kurochkin, 2012), при этом наиболее показательно присутствие чеканов (*Saxicola* sp.), современных (*Calcarius* sp.) и вымерших (*Pliocalcarius orkhonensis*) лапландских подорожников, серых (*Calandrella* cf. *rufescens*) и рогатых (*Eremophila* cf. *alpestris*)

жаворонков, а также ископаемого вида пустынного вьюрка (*Rhodospiza shaamarica*). Систематическое положение врановой птицы (*Corvidae* indet.), из Шамара остается неясным, но не исключено, что эта некрупная птица (размером с сойку) также могла быть обитателем аридных ландшафтов, как, например, современные пустынные сойки. Находки родов *Rhodospiza*, *Eremophila*, *Calandrella* и *Saxicola* – древнейшие в палеонтологической летописи, что может указывать на значительную роль Внутренней Азии в формировании фаунистического комплекса воробьиных птиц открытых ландшафтов Евразии (Zelenkov, Kurochkin, 2012; Зеленков, 2013б). Эти палеонтологические данные не противоречат и взглядам зоологов. Так, А.А. Кишинский (1974) по комплексу биогеографических данных предполагал, что именно на рубеже плиоцена и плейстоцена предки современных североамериканских популяций *Eremophila alpestris* распространились на север Голарктики из аридных регионов Центральной Азии. По молекулярным данным древнейшие эпизоды расхождения современных подвидов *Eremophila alpestris* также относят к рубежу плиоцена и плейстоцена или к раннему плейстоцену (Alström et al., 2013; Drovetski et al., 2014).

Фауны птиц начала и середины плейстоцена остаются слабо изучеными во всем мире, и особенно плохо – в Азии. Небольшое число находок птиц раннего (гелазий, калабрий) и среднего плейстоцена известны преимущественно из Китая, однако их систематическое положение требует подтверждения. В целом, большинство найденных форм относятся к современным видам, но описано и несколько ископаемых. Так, из калабрия Китая (около 1.8–0.8 млн. л.) описаны три тарзометатарзуса необычной крупной вороны (M. Wang et al., 2013) и ископаемый род и вид фазановой птицы *Shanxiornis fenyinis* (S. Wang et al., 2006). Из раннего плейстоцена Чжоукоудяня (северо-восток Китая) указаны орел, несколько видов фазановых (включая ископаемый вид *Crossoptilon joi*), ископаемый голубь *Columba congi*, деревенская ласточка и несколько форм врановых (Нou, 1993). Из среднего плейстоцена (около 260 тыс. л.н.) провинции Ляонин на северо-востоке Китая описан ископаемый вид очень крупного марабу *Leptoptilos lüi* – далеко к северу от современной границы ареала рода *Leptoptilos* (Z. Zhang et al., 2012). В среднем плейстоцене Джоукоудяня отмечено несколько десятков таксонов птиц различных систематических групп, включая страуса и несколько ископаемых видов (Нou, 1993). За пределами Китая птицы среднего плейстоцена известны из Индонезии (Weesie, 1982), а также из древнейших слоев Денисовой пещеры на

Алтае, в которых преобладают остатки птиц альпийского и гольцового поясов – все они отнесены к современным видам (Пантелеев, 2002; см. также Мартынович, 2004).

В Азии достаточно хорошо изучены птицы позднего плейстоцена (верхнего неоплейстоцена по принятой в России стратиграфической шкале). В Китае богатая фауна известна из Джоукоудяня (Ноу, 1993), в Индонезии – из пещеры Лианг Буа на острове Флорес (Meijer et al., 2013), в Азиатской части России – из множества памятников, среди которых наиболее богатые: пещера Еленева в Красноярском крае (Мартынович, Оводов, 2014; Martynovich, 2013), пещеры Денисова, Разбойничья и Страшная на Алтае (Пантелеев, 2002; Мартынович, 2004, 2011), а также Дюктайская пещера в восточной Якутии (Зеленков, Курочкин, 2005; Zelenkov et al., 2008). Примечательно, что в позднем плейстоцене Алтая присутствуют формы степных и пустынных ландшафтов (Мартынович, 2010), а в позднем плейстоцене восточной Якутии найдена, в частности, дрофа (Zelenkov et al., 2008). Из позднего плейстоцена Монгольского Алтая описана фауна птиц, составленная из видов аридных ландшафтов (Martynovich, 2002; Мартынович, 2014) и очень сходная с позднеплиоценовыми фаунами региона. Подавляющее большинство видов птиц, найденных в позднем плейстоцене Азии – современные, хотя описаны и ископаемые таксоны: например, подвид сороки *Pica pica tugarinovi* (Мартынович, 2009) из приенисейской Сибири, вымершие гусеобразные *Anser djuktaiensis* и *Mergus mochanovi* из терминального плейстоцена Якутии (Зеленков, Курочкин, 2014), крупные марабу *Leptoptilos titan* и *L. robustus* из терминального плейстоцена Индонезии (Wetmore, 1940; Meijer, Duo, 2010), а также несколько вымерших видов птиц из позднего плейстоцена Джоукоудяня (Ноу, 1993).

Обсуждение

Приведенный выше обзор показывает, что к настоящему времени имеется значительный пласт информации об ископаемых фаунах птиц Азии, начиная с раннего мела и до современности. Однако имеющиеся сведения позволяют реконструировать эволюцию сообществ птиц континента только в первом приближении, поскольку для многих отрезков геологической истории данных крайне мало или нет вовсе. Кроме того, ископаемые фауны птиц многих областей Азии остаются практически не изученными: в первую очередь, это относится к северным и юго-восточным регионам континента.

Древнейшие птицы на Земле известны из внутренней и восточной Азии, поэтому вполне вероятно, что происхождение класса связано

именно с этой частью суши. В раннем мелу авифауны включали представителей нескольких архаичных линий, некоторые из которых не пережили границу раннего и позднего мела (*Sapeornithiformes*, *Confuciusornithes*; возможно *Mystriornithiformes*), другие – дожили до конца мела и вымерли только на рубеже мела и палеогена (*Enantiornithes*). Уже с раннего мела известны и настоящие веерохвостые птицы, которые на рубеже мела и палеогена претерпели адаптивную радиацию, приведшую к формированию нескольких (если не многих) современных филогенетических линий.

В раннем палеогене (палеоцен – средний эоцен) сообщества птиц Азии были составлены практически исключительно из архаичных семейств, некоторые из которых достойны выделения в отдельные отряды. Многие из раннепалеогеновых групп птиц не оставили потомков в современной фауне (например, ложнозубые *Pelagornithidae*, гигантские нелетающие *Gastornithidae*, наземные журавлеобразные *Eogruidae*), но другие могут оказаться предками современных семейств. Так, примечательно, что некоторые из признаков, характеризующих древнейших гусеобразных *Presbyornithidae*, прослеживаются у самых примитивных представителей современного семейства утиных (подсемейство *Romainvillinae*; Mayr, 2008).

Примечательно, что довольно архаичный облик фаун птиц сохранялся на территории Азии и в позднем эоцене – олигоцене. Значительная часть находок этого времени относится к ископаемым семействам или группам, заслуживающим выделения в отдельные семейства или подсемейства (ложнозубые *Pelagornithidae*, фламинго *Agnopteridae*, трубконосые *Diomedeoidea*, веслоногие *Plotopteridae* и *Protoplotidae*, журавлеобразные *Eogruidae* и *Ergilornithidae*, совообразные *Heterostrigidae*). Только в миоцене мы впервые наблюдаем сообщества птиц, составленные преимущественно из современных семейств, при этом в раннем и среднем миоцене авифауны включают, в основном, представителей вымерших родов.

По-настоящему современный облик авифауны Азии приобретают в конце миоцена. На рубеже миоцена и плиоцена орнитокомплексы состоят почти исключительно из современных родов, причем отдельные формы могут быть очень близки современным видам (например, чибис *Vanellus cf. leucurus* из раннего плиоцена Монголии). Примечательно, что некоторые роды и даже виды имели в самом конце миоцена и в плиоцене очень широкое распространение на территории Евразии. Еще Курочкин и Лунгу (1970) высказывались о том, что в конце миоцена и в плиоцене во всей Восточной Европе, Африке и Азии

обитал единственный вид страуса, *S. asiaticus*. Это предположение подтверждается находками этого вида, с одной стороны, в Центральной и Южной Азии, а с другой – в северо-западной Африке. Другие формы, общие для Африки и Южной Азии – это китоглавы и марабу *Leptoptilos falconeri*. По-видимому, сходная фауна птиц представлена и в раннем плиоцене Северного Причерноморья – страусы и марабу известны из раннего плиоцена Одесских катакомб (Воинственский, 1967). В умеренных широтах Северной Евразии в плиоцене широкое распространение имели и другие птицы: фазановые *Plioperdix pontica* и *Perdix inferna* известны из Молдавии и Украины, но также найдены в Монголии и Забайкалье (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2015), овсянковая птица *Pliocalcarius orkhonensis* была описана из позднего плиоцена Монголии, однако теперь найдена и в плиоцене Венгрии (наши данные).

Древнейшие в палеонтологической летописи находки страусов и марабу происходят из палеогена или раннего неогена Африки, поэтому появление этих форм в Евразии, несомненно, является следствием их расселения в северном и восточном направлениях в позднем миоцене вместе с широким распространением открытых или полуоткрытых ландшафтов. К этому же палеозоогеографическому событию следует относить находки в позднем миоцене Болгарии птиц-носорогов (Воев, Kovachev, 2007). По своей экологии эта африканская по происхождению фауна имела отчетливый саванный облик, и, таким образом, могла конкурировать с автохтонной азиатской саванной фауной, представленной, в частности, крупными журавлеобразными эргильорнитидами. Эргильорнитиды (и их предки зогруиды) известны из Центральной Азии начиная с эоцена, но получили самое широкое распространение именно в позднем миоцене, когда их область распространения достигала на западе Восточного Средиземноморья (Греция, Украина; Курочкин, 1981); проникали они и в южную Азию (Пакистан; Harrison, Walker, 1982). Несомненно, к эргильорнитидам относится недавно описанная гигантская «дрофа» (*Otis hellenica*) из позднего миоцена Болгарии (Воев et al., 2013). В плиоцене число находок и разнообразие эргильорнитид существенно сокращается: в это время они известны только из Западной Монголии, где обитал самый крупный и, вероятно, реликтовый представитель семейства *Urmionis dzabghanensis* (Курочкин, 1981, 1985). Причины исчезновения эргильорнитид остаются неясными: тот факт, что они не распространились в Северную Америку в позднем миоцене, свидетельствует об их строгой приуроченности к открытым местообитаниям – рас-

тительные сообщества Берингийского региона этого времени были представлены листопадными или хвойно-смешанными лесами (например, Бискэ, Баранова, 1976; Wolfe, 1994).

Заметная перестройка фаун птиц в Центральной Азии произошла на рубеже раннего и позднего плиоцена или в конце плиоцена (в интервале 3.6–2.6 млн. л.). Основу птичьих сообществ самого конца плиоцена (судя по местонахождениям Монголии и Забайкалья) составляют птицы аридных ландшафтов, многие из которых существуют во внутренней Азии и по нынешнее время (Курочкин, 1985; Zelenkov, Kurochkin, 2012). Немаловажно, что многие таксоны, обнаруженные в позднем плиоцене Монголии и Забайкалья, представляют древнейшие находки соответствующих эволюционных линий в палеонтологической летописи. По-видимому, это свидетельствует о том, что значительная часть фауны аридных ландшафтов внутренней Азии имеет автохтонное происхождение. Некоторые формы, характерные для конца плиоцена и плейстоцена региона (например, *Struthio*), можно рассматривать как миоценовых реликтов. Другие, по-видимому, представляют Европейских вселенцев – к ним можно отнести, в частности, фазановых: род *Plioperdix* известен из Европы с конца миоцена (Zelenkov, Pantelev, 2015), но во внутренней Азии он появляется только в позднем плиоцене; ископаемая крупная серая куропатка (*Perdix inferna*) известна из раннего плиоцена Молдовы и позднего плиоцена Монголии (Зеленков, 2013б; Зеленков, Курочкин, 2015). В фауне аридных ландшафтов Азии присутствуют и североамериканские элементы – в частности, лапландские подорожники (*Calcarius*), древнейшие находки которых относятся к раннему плиоцену Северной Америки. Все это указывает на сложное и смешанное происхождение обсуждаемого орнитокомплекса.

Сходство известных позднеплиоценовых фаун птиц с современными (Zelenkov, Kurochkin, 2012) позволяет считать, что именно к этому времени, в основном, завершилось формирование таксономического состава современных фаун птиц Внутренней Азии. Это, однако, не значит, что все или большинство современных видов птиц возникли к этому времени: имеющиеся оценки дивергенции современных видов азиатских птиц по молекулярным данным зачастую относят эти события к более молодым этапам геологической истории (плейстоцен), однако нет сомнений, что часть современных линий уже существовала и в позднем плиоцене. К сожалению, палеонтологические методы очень часто не позволяют различать близкие виды птиц и поэтому практически не пригодны для ответа на данный вопрос (см. Зеленков,

2014). Между тем немалое число ископаемых видов птиц, описанных из плейстоцена Китая (см. обзор выше), косвенно подтверждает предположение, что окончательные этапы формирования современной фауны (на уровне видов) происходили именно в плейстоцене. Что касается формирования современных границ ареалов – то это событие, по-видимому, всецело относится к пост-плейстоценовому этапу геологической истории.

Литература

- Аверьянов А.О., Пантелеев А.В., Потанова О.Р., Несов Л.А.** 1991. Ложнозубые птицы (Aves: Pelecaniformes: Odontopterygia) позднего палеоцена и эоцена западной окраины древней Азии//Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 239: 3–12.
- Алексеева Н.В.** 2005. Эволюция природной среды Западного Забайкалья в позднем кайнозое (по данным фауны мелких млекопитающих). М., 141 с.
- Бискэ С.Ф., Баранова Ю.П.** 1976. Основные черты палеогеографии Берингии в дочетвертичном кайнозое//Берингия в кайнозое: Матер. Всесоюз. симп. Владивосток: 121–128.
- Вангенгейм Э.А., Певзнер М.А., Тесаков А.С.** 2005. Возраст границ и положение в магнитохронологической шкале русциния//Стратигр. геол. коррел., 13: 78–95.
- Вислобокова И.А.** 2008. Основные этапы эволюции сообществ парнопалых Северной Евразии в плиоцене-начале среднего плейстоцена. Часть 2//Палеонтол. журн.: 4 79–89.
- Вониственский М.А.** 1967. Ископаемая орнитофауна Украины//Прир. обст. фауны прошл., 3: 3–76.
- Волкова Н.В., Зеленков Н.В.** 2013. Филогенетическое положение ископаемых гусей из неогена Западной Монголии//Совр. палеонтол.: класс. нов. мет. 10 Всеросс. науч. школа мол. уч.-палеонтол. Тез. докл. М.: 13–14.
- Горобец Л.В.** 2013. Останки миоценовых птиц с острова Ольхон в фондах Национального научно-природоведческого музея НАН Украины//Пробл. эвол. птиц: систематика, морфология, экология и поведение. Мат-лы междунар. конф. пам. Е.Н. Курочкина. М.: 68–73.
- Ербаева М.А., Карасев В.В., Алексеева Н.В.** 2005. Новые данные по стратиграфии плиоцен-плейстоценовых отложений Забайкалья//Геол. геофиз., 46 (4): 414–423.
- Зеленков Н.В.** 2009. Филогенетический анализ некоторых неогеновых родов фазановых (Aves: Phasianidae)//Палеонтол. журн., 4: 77–82. **Зеленков Н.В.** 2011а. Нырквые утки из среднего миоцена Западной Монголии//Палеонтол. журн., 2: 70–77. **Зеленков Н.В.** 2011б. *Ardea sutchevskayae* sp. nov. – новый вид цапли (Aves: Ardeidae) из среднего миоцена Монголии//Палеонтол. журн., 5: 94–101. **Зеленков Н.В.** 2012а. Новая утка из среднего миоцена Монголии и замечания по эволюции уток в миоцене//Палеонтол. журн., 5: 74–85. **Зеленков Н.В.** 2012б. Неогеновые гуси и утки (Aves: Anatidae) из местонахождений Котловины Больших Озер (Западная Монголия)//Палеонтол. журн., 6: 59–71.

- Зеленков Н.В.** 2013а. История уток Евразии в миоцене//Казарка, 16: 13–36.
- Зеленков Н.В.** 2013б. Формирование фауны птиц аридных ландшафтов Центральной Азии на рубеже неогена и четвертичного периода//VIII Всерос. сов. изуч. четверт. пер.: «Фундаментальные проблемы четвертичного периода, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований». Сб. науч. статей. Ростов н/Д.: 221–223.
- Зеленков Н.В.** 2014. Этапы формирования современного таксономического разнообразия птиц (по данным палеонтологии)//Зоол. журн. 93 (10): 1173–1185.
- Зеленков Н.В.** 2015а. Устойчивые морфологические типы и мозаичность в макроэволюции птиц (Neornithes)//Журн. общей биол. В печати.
- Зеленков Н.В.** 2015б. Примитивная поганка (Aves, Podicipedidae) в миоцене Восточной Сибири (остров Ольхон, озеро Байкал)//Палеонтол. журн. В печати.
- Зеленков Н.В., Аверьянов А.О.** 2011. Синсакрум примитивной птицы из верхнего мела Узбекистана//Палеонтол. журн., 3: 75–80.
- Зеленков Н.В., Волкова Н.В.** 2014. Птицы из позднемиоценового местонахождения Павлодар (Северный Казахстан)//Совр. палеонтол.: класс. новейш. мет. Тез. докл. 11 всерос. науч. школы мол. уч.-палеонтол. М.: 17.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н.** 2005. Птицы палеолитической стоянки Дюктайская пещера//Совр. палеонтол.: класс. новейш. мет. М.: 125–132.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н.** 2009а. Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 1. Род *Tologuica* gen. nov.//Палеонтол. журн., 2: 86–92.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н.** 2009б. Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 2. Роды *Perdix*, *Plioperdix* и *Bantamux*//Палеонтол. журн., 3: 79–86.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н.** 2010. Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 3. Роды *Lophogallus* gen. nov. и *Syrmaticus*//Палеонтол. журн., 3: 79–87.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н.** 2011. Современное состояние изученности птиц неогена Центральной Азии//Аркадию Яковлевичу Тугаринову посвящается... Сб. науч. статей. Красноярск: 44–70.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н.** 2012. Речные утки (Aves: Anatidae) из среднего миоцена Монголии//Палеонтол. журн., 4: 88–95.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н.** 2014. Два новых вида гусеобразных (Aves: Anseriformes) из верхнего плейстоцена Якутии – первые вымершие виды четвертичных птиц с территории России//Палеонтол. журн., 6: 70–79.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н.** 2015. Класс Aves//Ископ. рептилии и птицы. Ч. 3. М. В печати.
- Зажигин В.С., Лопатин А.В.** 2001. История Dipodoidea (Rodentia, Mammalia) в миоцене Азии. 4. Dipodinae на рубеже миоцена и плиоцена//Палеонтол. журн., 1: 61–75.
- Зеленков Н.В., Мартынович Н.В.** 2012. Древнейшая фауна птиц Байкала//Байкал. зоол. журн., 3 (11): 12–17.
- Зеленков Н.В., Мартынович Н.В.** 2013. Богатая фауна птиц из миоценового местонахождения Тагай (остров Ольхон, Байкал)//Тр. Мензбир. орнитол. об-ва, 2: 73–93.
- Зубарева В.И.** 1948. Плиоценові марабу і грицайя//Тр. ін-ту зоології АН Укр. РСР, 1: 114–137.
- Зыкин В.С.** 2012. Стратиграфия и эволюция природной среды и климата в позднем кайнозое юга Западной Сибири. Новосибирск, 487 с.

Карху А.А. 1997. Новый вид урмиорниса (Gruiformes: Ergilornithidae: *Urmiornis*) из раннего миоцена Западного Казахстана//Палеонтол. журн., 1: 104–110.

Кишинский А.А. 1974. Арктоальпийская фауна и ее происхождение// Зоол. журн., 53: 1036–1051.

Курочкин Е.Н. 1968а. Ископаемые остатки олигоценовых птиц из Монголии//Орнитология, 9: 323–330. **Курочкин** Е.Н. 1968б. Новые олигоценовые птицы Казахстана//Палеонтол. журн., 1: 92–101. **Курочкин** Е.Н. 1981. Новые представители и эволюция двух семейств архаичных журавлеобразных в Евразии//Труды Совм. Советско-Монгольской палеонтол. экспедиц., 15: 59–85. **Курочкин** Е.Н. 1982. Новый отряд птиц из нижнего мела Монголии// Докл. Акад. наук СССР, 262 (2): 452–455. **Курочкин** Е.Н. 1985. Птицы Центральной Азии в плиоцене. М., 119 с. **Курочкин** Е.Н. 1999. Новый крупный энанциорнитид из верхнего мела Монголии (*Aves*, *Enantiornithes*)//Тр. Зоол. ин-та РАН., 277: 130–141. **Курочкин** Е.Н. 2006. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц//Зоол. журн., 85 (3): 283–297. **Курочкин** Е.Н., **Ганя** И.М. 1972. Птицы среднего сармата Молдавии//Позвоночные неогена и плейстоцена Молдавии. Кишинев: 45–70. **Курочкин** Е.Н., **Дайк** Г.Дж. 2011. Первые ископаемые совы (*Aves*: *Strigiformes*) из палеогена Азии и обзор палеонтологической летописи отряда совообразных//Палеонтол. журн., 4: 85–97. **Курочкин** Е.Н., **Лунгу** А.Н. 1970. Новый страус из среднего сармата Молдавии//Палеонтол. журн., 1: 118–126.

Мартынович Н.В. 2004. Позднечетвертичные птицы из пещерных местонахождений Южной Сибири (Алтае-Саянская горная страна). Автореф. дисс.... канд. биол. наук. М. 24 с. **Мартынович** Н.В. 2009. Новый подвид ископаемой сороки *Pica pica tugarinovi* ssp. nov. из позднего плейстоцена на Среднем Енисее//Енисейская провинция, 4. Красноярск: 119–126. **Мартынович** Н.В. 2010. Птицы зональных степей и пустынь Центральной Азии в плейстоценовых авифаунах Алтая//Орнитология в Северной Евразии. Матер. XIII междунар. орнитол. конфер. Сев. Евраз. Тез. докл. Оренбург: 210. **Мартынович** Н.В. 2011. Птицы из пещеры Чагырская – нового местонахождения неоплейстоценовой фауны Северо-Западного Алтая//А.Я. Тугаринову посвящается ... Сб. науч. стат. Красноярск: 71–82. **Мартынович** Н.В. 2014. Неоплейстоценовые птицы Гобийского Алтая (по материалам пещеры Цаган-Агуй)//Байкал. зоол. журн., 1 (14): 5–13. **Мартынович** Н.В., **Оводов** Н. 2014. Позднечетвертичная история авифауны юга Приенсейской Сибири. Птицы из пещеры Еленева. Saarbruecken, 101 p.

Михайлов К.Е., **Курочкин** Е.Н. 1988. Скорлупа яиц ископаемых *Struthioniformes* из Палеарктики и ее место в системе представлений об эволюции *Ratitae*//Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиц., 34: 43–64.

Несов Л.А. 1988. Новые птицы мела и палеогена Средней Азии и Казахстана и условия на местах их обитания//Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 182: 116–123. **Несов** Л.А., **Боркин** Л.Я. 1983. Новые находки костей птиц из мела Монголии и Средней Азии//Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 116: 108–110. **Несов** Л.А.,

Ярков А.А. 1989. Новые птицы мела-палеогена СССР и некоторые замечания по истории возникновения и эволюции класса//Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 197: 78–97.

Пантелеев А.В. 1998. Новые виды энантиорнисов (Aves: Enantiornithes) из верхнего мела Центральных Кызылкумов//Рус. орнитол. журн., Экспр.-вып. 35: 3–15. **Пантелеев А.В.** 2001. Новый вид пастушковых (Aves: Gruiformes: Rallidae) из палеогена Таджикистана//Рус. орнитол. журн., Экспр.-вып. 135: 199–201. **Пантелеев А.В.** 2002. Костные остатки птиц из плейстоценовых отложений Денисовой пещеры//Проб. арх. этн. антроп. Сибири и сопр. терр., 8: 173–178. **Пантелеев А.В., Саблин М.В., Забелин В.И.** 2006. Находка остатков птицы и млекопитающих в неогене Тувы//Матер. Междунар. симп. Позднекайнозойская история севера аридной зоны. Ростов-на-Дону: 246–247.

Певзнер М.А., Вангенгейм Э.А., Жегалло В.И., Зажигин В.С., Лискун И.Г. 1982. Корреляция отложений позднего неогена Центральной Азии и Европы по палеомагнитным и биостратиграфическим данным//Изв. АН СССР. Сер. геол., 6: 5–16.

Сычевская Е.К. 1989. Пресноводная ихтиофауна неогена Монголии. М., 144 с.

Тарасенко К.К., Лопатин А.В., Зеленков Н.В., Сычевская Е.К., Сердюк Н.В., и др. 2014. Новые местонахождения наземных и морских позвоночных позднего миоцена в Адыгее (Россия, Северный Кавказ)//Докл. Акад. наук, 459 (6): 726–729.

Тесаков А.С., Сыромятникова Е.В., Данилов И.Г., Клементьев А.М., Сизов А.В., и др. 2014. Успехи изучения миоценовых позвоночных местонахождения Тагай (остров Ольхон, озеро Байкал)//Палеонтол. Центр. Азии и сопред. рег. Межд. конф. к 45-лет. СРМПЭ. Тез. докл. М.: 75–77.

Тугаринов А.Я. 1940. Новые данные для третичной орнитофауны СССР//Докл. АН СССР, 26 (3): 314–316.

Akhmeteyev M.A., Dodonov A.E., Somikova M.V., Spasskaya I.I., Kremenetsky K.V., Klimanov V.A. 2005. Kazakhstan and Central Asia (plains and foothills)//Geol. Soc. Amer. Spec. Pap., 382: 139–161.

Alström P., Barnes K.N., Olsson U., et al. 2013. Multilocus phylogeny of the avian family Alaudidae (larks) reveals complex morphological evolution, non-monophyletic genera and hidden species diversity//Mol. Phyl. Evol., 69: 1043–1056.

Agustí J., Cabrera L., Garcés, M. 2013. The Vallesian mammal turnover: a late Miocene record of decoupled land-ocean evolution//Geobios, 46: 151–157.

Ando T., Fordyce R.E. 2014. Evolutionary drivers for flightless, wing-propelled divers in the Northern and Southern Hemispheres//Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol., 400: 50–61.

Balanoff A.M., Bever G.S., Norell M.A. 2014. Reconsidering the avian nature of the oviraptorosaur brain (Dinosauria: Theropoda)//PloS ONE, 9 (12): e113559.

Boev Z.N., Kovachev D. 2007. *Euroceros bulgaricus* gen. nov., sp. nov. from Hadzhidimovo (SW Bulgaria) (Late Miocene) – the first European record of

Hornbills (Aves: Coraciiformes)//Geobios, 40: 39–49. **Boev Z.N., Lazaridis G., Tsoukala E.** 2013. *Otis hellenica* sp. nov., a new Turolian bustard (Aves: Otididae) from Kryopigi (Chalkidiki, Greece) // Geol. Balcan, 42: 59–65.

Buffetaut E. 2013. The giant bird *Gastornis* in Asia: a revision of *Zhongyuanus xichuanensis* Hou, 1980, from the Early Eocene of China // Paleontol. J., 47 (11): 1302–1307.

Cheneval J., Ginsburg L., Mourer-Chauviré C., Ratanasthien B. 1991. The Miocene avifauna of the Li Mae Long locality, Thailand: systematics and paleoecology//J. Southeast Asian Earth Sci. 6: 117–126.

Chiappe L.M., Ji S.A., Ji Q., Norell M.A. 1999. Anatomy and systematics of the Confuciusornithidae (Theropoda: Aves) from the Late Mesozoic of Northeastern China // Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 242: 1–89. **Chiappe L.M., Norell M.A., Clark J.M.** 2001. A new skull of *Gobipteryx minuta* (Aves: Enantiornithes) from the Cretaceous of the Gobi Desert//Amer. Mus. Novit., 3346: 1–15. **Chiappe L.M., Suzuki S., Dyke G.J., Watabe M., Tsogtbaatar K., Barsbold R.** 2007. A new Enantiornithine bird from the Late Cretaceous of the Gobi desert // J. Syst. Palaeontol., 5: 193–208.

Clarke J.A., Norell M.A. 2002. The morphology and phylogenetic position of *Apsaravis ukhaana* from the Late Cretaceous of Mongolia//Amer. Mus. Novit., 3387: 1–46. **Clarke J.A., Tambussi C.P., Noriega J.I., Erickson G.M., Ketchum R.A.** 2005. Definitive fossil evidence for the extant avian radiation in the Cretaceous//Nature, 433: 305–308.

Davies W. 1880. On some fossil bird remains from the Siwalik Hills in the British Museum//Geol. Magaz., Dec. 2, 7: 18–27.

Davis P.G. 2003. The oldest record of the genus *Diomedea*, *Diomedea tanakai* sp. nov. (Procellariiformes: Diomedidae): an albatross from the Miocene of Japan// Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo. Ser. C., 29: 39–48.

Deng T., Wang X., Fortelius M., Li Q., Wang Y., et al. 2011. Out of Tibet: Pliocene woolly rhino suggests high-plateau origin of ice age megaherbivores// Science, 333: 1285–1288.

De Pietri V.L., Berger J.-P., Pirkenseer C., Scherler L., Mayr G. 2010. New skeleton from the early Oligocene of Germany indicates a stem-group position of diomedeoid birds//Acta Palaeontol. Polon., 55: 23–34. **De Pietri V.L., Costeur L., Güntert M., Mayr G.** 2011. A revision of Lari (Aves, Charadriiformes) from the early Miocene of Saint-Gérard-le-Puy//J. Vertebr. Paleontol., 31: 812–828. **De Pietri V.L., Mayr G.** 2014a. The phylogenetic relationships of the Early Miocene stork *Grallavis edwardsi*, with comments on the interrelationships of living Ciconiidae (Aves)//Zool. Scr., 43: 576–585. **De Pietri V.L., Mayr G.** 2014b. Reappraisal of early Miocene rails (Aves, Rallidae) from central France: diversity and character evolution//J. Zool. Syst. Evol. Res., 52: 312–322.

Drovetski S.V., Raković M., Semenov G., Fadeev I.V., Red'kin Y.A. 2014. Limited phylogeographic signal in sex-linked and autosomal loci despite geographically, ecologically, and phenotypically concordant structure of mtDNA

variation in the Holarctic avian genus *Eremophila*//PloS ONE, 9. DOI: 10.1371/journal.pone.0087570

Dyke G.J., Malakhov D.V., Chiappe L.M. 2006. A re-analysis of the marine bird *Asiahesperornis* from northern Kazakhstan//Cret. Res., 27: 947–953.

Elzanowski A. 1974. Preliminary note on the palaeognathous bird from the Upper Cretaceous of Mongolia//Palaeont. Pol., 30: 103–109. **Elzanowski A., Zelenkov N.V.** 2015. A primitive heron (Aves: Ardeidae) from the Miocene of Central Asia//J. Ornithol. In the press.

Eronen J.T., Fortelius M., Micheels A., Portmann F.T., Puolamäki K., Janis C.M. 2012. Neogene aridification of the Northern Hemisphere//Geology, 40: 823–826. **Eronen J.T., Puolamäki K., Liu L., Lintulaakso K., Damuth J., Janis C., Fortelius M.** 2010. Precipitation and large herbivorous mammals II: application to fossil data//Evol. Ecol. Res., 12: 235–248.

Feduccia A. 2003. ‘Big bang’ for tertiary birds?//Tr. Ecol. Evol., 18: 172–176. **Feduccia A.** 2012. Riddle of the feathered dragons: hidden birds of China. New Heaven, London, 368 p.

Göhlich U.B. 2009. The early Vallesian vertebrates of Atzelsdorf (Late Miocene, Austria) 5. Aves//Ann. Naturhist. Mus. Wien, 111A: 509–514.

Harrison C.J.O. 1974. A re-examination of material of the extinct marabout stork, *Leptoptilos falconeri*: with descriptions of some new species//Bull. Brit. Ornithol. Club, 94: 42–50.

Harrison C.J.O., Walker C.A. 1982. Fossil birds from the Upper Miocene of Northern Pakistan//Tert. Res., 4: 53–69.

Hope S. 2002. The Mesozoic radiation of Neornithes//Mesozoic birds. Above the heads of dinosaurs. Berkeley, Los Angeles, London: 339–388.

Hou L. 1993. Avian fossils of Pleistocene from Zhoukoudian//Mem. Instit. Vert. Paleontol. Paleanthropol. Acad. Sin., 19: 165–297. **Hou L., Zhou Z., Zhang F., Wang Z.** 2005. A Miocene ostrich fossil from Gansu Province, Northwest China//Chin. Sci. Bull., 50: 1808–1810.

Hu H., Zhou Z., O’Connor J.K. 2014. A subadult specimen of *Pengornis* and character evolution in Enantiornithes//Vertebr. Palasiat., 52: 77–97.

Hwang S.H., Mayr G., Bolortsetseg M. 2010. The earliest record of a galliform bird in Asia, from the Late Paleocene-Early Eocene of the Gobi desert, Mongolia//J. Vertebr. Paleontol. 30: 1642–1644.

Jablonski N.G., Su D., Flynn L.G. et al., 2014. The site of Shuitangba (Yunnan, China) preserves a unique, terminal Miocene fauna//J. Vertebr. Paleontol., 34: 1251–1257.

Jánossy D. 1993. Bird remains from the upper Miocene (MN 9) of Rudabánya (N-Hungary)//Aquila, 100: 53–70.

Jarvis E.D., Mirarab S., Aberer A.J., Li B., Houde P., et al. 2014. Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds//Science, 346: 1320–1331.

Kurochkin E.N. 1995. Synopsis of Mesozoic birds and early evolution of class Aves//Archaeopteryx, 13: 47–66. **Kurochkin E.N.** 1996. A new enantiornithid

of the Mongolian Late Cretaceous, and a general appraisal of the infraclass Enantiornithes (Aves). M., 50 p. **Kurochkin E.N., Chatterjee S., Mikhailov K.E.** 2013. An embryonic enantiornithine bird and associated eggs from the Cretaceous of Mongolia//Paleontol. J., 47: 1252–1269. **Kurochkin E.N., Dyke G.J.** 2010. A large collection of *Presbyornis* (Aves, Anseriformes, Presbyornithidae) from the late Paleocene and early Eocene of Mongolia//Geol. J., 45: 375–387. **Kurochkin E.N., Dyke G.J., Karhu A.A.** 2002. A new presbyornithid bird (Aves, Anseriformes) from the Late Cretaceous of Southern Mongolia//Amer. Mus. Novit., 3386: 1–11. **Kurochkin E.N., Zelenkov N.V., Averianov A.O., Leshchinskiy S.V.** 2011. A new taxon of birds (Aves) from the Early Cretaceous of Western Siberia, Russia//J. Syst. Palaeontol., 9: 109–117.

Li Y., Zhang Y., Wu X., Ao H., Li L., An Zh. 2014. Mammalian evolution in Asia linked to climate change//Late Cenozoic climate change in Asia. Loess, Monsoon and Monsoon-arid environment evolution. Dordrecht: 435–490. **Li Z., Zhou Z., Deng T., Li Q., Clarke J.A.** 2014. A falconid from the Late Miocene of northwestern China yields further evidence of transition in Late Neogene steppe communities//Auk, 131: 335–350.

Longrich N.R. 2009. An ornithurine-dominated avifauna from the Belly River Group (Campanian, Upper Cretaceous) of Alberta, Canada//Cret. Res., 30: 161–177. **Longrich N.R., Tokaryk T., Field D.J.** 2011. Mass extinction of birds at the Cretaceous–Paleogene (K–Pg) boundary//Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., 108: 15253–15257.

Louchart A., Vignaud P., Likius A., Brunet M., White T.D. 2005. A large extinct marabout stork in African Pliocene hominid sites, and a review of the fossil species of *Leptoptilos*//Acta Palaeontol. Polon., 50: 549–563.

Manegold A., Pavia M., Haarhoff P. 2014. A new species of *Aegyptius vulture* (Aegyptiinae, Accipitridae) from the early Pliocene of South Africa//J. Vertebr. Paleontol., 34: 1394–1407.

Martin L.D., Kurochkin E.N., Tokaryk T.T. 2012. A new evolutionary lineage of diving birds from the Late Cretaceous of North America and Asia//Palaeoworld, 21: 59–63.

Martynovich N.V. 2002. Pleistocene birds from Tsagan-Agui Cave (Gobian Altai)//Acta Zool. Cracov., 45: 283–292. **Martynovich N.V.** 2013. Birds of the Late Neopleistocene of the Middle Yenisei River, based on the material from Elenev Cave//Paleontol. J., 47: 1369–1378.

Mayr G. 2008. Phylogenetic affinities and morphology of the late Eocene anseriform bird *Romainvillia stehlini* LEBEDINSKY, 1927//N. J. Geol. Paläontol. Abh., 248: 365–380. **Mayr G.** 2009. Paleogene fossil birds. Berlin, Heidelberg, 262 p. **Mayr G.** 2013. The age of the crown group of passerine birds and its evolutionary significance – molecular calibrations versus the fossil record//Syst. Biodiv., 11: 7–13. **Mayr G., Rana R.S., Rose K.D., Sahni A., Kuma K., et al.** 2010. *Quercypsitta*-like birds from the Early Eocene of India (Aves, ?Psittaciformes)//J. Vertebr. Paleontol., 30: 467–478. **Mayr G., Rana R.S., Rose K.D., Sahni A., Kuma K., et al.** 2013a. New specimens of the Early Eocene bird *Vastanavis* and

the interrelationships of stem group Psittaciformes//Paleontol. J., 47: 1308–1314. **Mayr G., Yang J., Bast E.D., Li C.-S., Smith T.** 2013b. A *Strigogyps*-like bird from the middle Paleocene of China with an unusual grasping foot//J. Vertebr. Paleontol., 33: 895–901.

Meijer H.J.M., Due, R.A. 2010. A new species of giant marabou stork (Aves: Ciconiiformes) from the Pleistocene of Liang Bua, Flores (Indonesia)//Zool. J. Linn. Soc., 160: 707–724. **Meijer H.J.M., Sutikna T., Saptomo E.W., Awe R.D., Jatmiko,** et al. 2013. Late Pleistocene-Holocene non-passerine avifauna of Liang Bua (Flores, Indonesia)//J. Vertebr. Paleontol. 33: 877–894.

Mlíkovský J. 2002. Cenozoic birds of the world. Part 1: Europe. Praha, 406 p.

Mourer-Chauviré, C., Balouet, J.-C., Jehenne, Y., Heintz, E. 1985. Une nouvelle espèce de grue, *Grus afghana* (Aves, Gruiformes), du Miocène supérieur de Molayan, Afghanistan//Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, 7: 179–187.

Mourer-Chauviré, C., Geraads D. 2008. The Struthionidae and Pelagornithidae (Aves: Struthioniformes, Odontopterygiformes) from the late Pliocene of Ahl Al Oughlam, Morocco//Oryctos, 7: 169–194. **Mourer-Chauviré C., Peyrouse J.-B., Hugueney M.** 2013. A new roller (Aves: Coraciiformes s. s.: Coraciidae) from the Early Miocene of the Saint-Gérard-le-Puy area, Allier, France//Paleornithological Research 2013. Proc. 8 Internat. meet. SAPE. Wien: 81–92.

O'Connor J.K., Averianov A.O., Zelenkov N.V. 2014. A confuciusornithiform (Aves, Pygostylia)-like tarsometatarsus from the Early Cretaceous of Siberia and a discussion of the evolution of avian hind limb musculature//J. Vertebr. Paleontol., 34: 647–656. **O'Connor J.K., Chiappe L.M., Bell A.** 2011. Pre-modern birds: avian divergences in the Mesozoic//Living dinosaurs: the evolutionary history of modern birds. London: 39-114. **O'Connor J.K., Zelenkov N.V.** 2013. The phylogenetic position of *Ambiortus*: comparison with other Mesozoic birds from Asia//Paleontol. J., 47: 1270–1281.

Olson S.L. 1985. The fossil record of birds//Avian Biology. V. 8. New-York: 79-238. **Olson S.L., Feduccia A.** 1980. *Presbyornis* and the origin of the Anseriformes (Aves: Charadriomorphae)//Smiths. Contrib. Zool., 323: 1–24.

Ono K., Sakamoto O. 1991. Discovery of five Miocene birds from Chichibu basin, central Japan//Bull. Saitama Mus. Nat. Hist., 9: 41–49.

Peters D.S., Hamedani A. 2000. *Frigidafons babaheydariensis* n. sp., a petrel from the Oligocene of Iran (Aves: Procellariidae)//Senckenb. Leth., 80: 29–37.

Rich P.V., Hou L., Ono K., Baird R.F. 1986. A review of the fossil birds of China, Japan, and Southeast Asia//Geobios, 19: 755–772.

Stewart J.R., Beech M. 2006. The Miocene birds from Abu Dhabi (United Arab Emirates) with a discussion of the age of modern species and genera//Histor. Biol., 18: 103–113.

Stidham T.A., Ni X.-J. 2014. Large anseriform (Aves: Anatidae: Romainvilliinae?) fossils from the Late Eocene of Xinjiang, China//Vertebr. Palasiat., 52: 98–111. **Stidham T.A., Krishan K., Singh B., Ghosh A., Patnaik**

R. 2014. A pelican tarsometatarsus (Aves: Pelecanidae) from the Latest Pliocene Siwaliks of India//PloS ONE, 9: e111210.

Volkova N.V., Zelenkov N.V. 2014. Birds from the late Miocene of Northern Kazakhstan//XII EAVP Meet. Abstr. book. Torino: 153.

Wang M., O'Connor, J.K., Zhou, Z. 2013. The first fossil crow (*Corvus* sp. indet.) from the Early Pleistocene Nihewan Paleolithic sites in North China//J. Archaeol. Sci. 40: 1623–1628.

Wang M., Zhou Z., O'Connor J.K., Zelenkov N.V. 2014a. A new diverse enantiornithine family (Bohaiornithidae fam. nov.) from the Lower Cretaceous of China with information from two new species//Vertebr. Palasiat., 52: 31–76. **Wang M., Zhou Z., Xu G.** 2014b. The first enantiornithine bird from the Upper Cretaceous of China//J. Vertebr. Paleontol., 34: 135–145.

Wang S., Zhao S., Hu X., Sun Q. 2006. A new genus of Early Pleistocene Galliformes in the lower reaches of the Fenhe River, Shanxi, China//Geol. Bull. China, 25: 858–861.

Wang X., Tseng Z.J., Li Q., Takeuchi G.T., Xie G. 2014a. From ‘third pole’ to north pole: a Himalayan origin for the arctic fox//Proc. R. Soc. B., 281: 20140893.

Wang X., Flynn L.J., Fortelius M. (Eds). 2013. Fossil mammals of Asia: Neogene biostratigraphy and chronology. New-York, 732 p. **Wang X., O'Connor J.K., Zheng X., Wang M., Hu H., Zhou Z.** 2014b. Insights into the evolution of rachis dominated tail feathers from a new basal enantiornithine (Aves: Ornithothoraces)//Biol. J. Linn. Soc., 113: 805–819.

Weesie P.D.M. 1982. The fossil bird remains in the Dubois collection//Modern Quat. Res. Southeast Asia, 7: 87–90.

Wetmore A. 1940. Avian remains from the Pleistocene of central Java//J. Paleontol., 14: 447–450.

Wolfe J.A. 1994. An analysis of Neogene climates in Beringia//Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol., 108: 207–216.

Zelenkov N.V. 2013a. Cenozoic Phoenicopteriform birds from Central Asia//Paleontol. J., 47: 1323–1330. **Zelenkov N.V.** 2013b. New finds and revised taxa of Early Pliocene birds from Western Mongolia//Paleornithological Research 2013. Proc. 8 Internat. Meet. SAPE. Wien: 153–170. **Zelenkov N.V., Kurochkin E.N.** 2012. The first representative Pliocene assemblages of passerine birds in Asia (Northern Mongolia and Russian Transbaikalia)//Geobios, 45: 323–334. **Zelenkov N.V., Kurochkin E.N., Karhu A.A., Ballmann P.** 2008. Birds of the Late Pleistocene and Holocene from the Palaeolithic Djuktai Cave site of Yakutia, Eastern Siberia//Oryctos, 7: 213–222. **Zelenkov N.V., Panteleyev A.V.** 2015. Three bird taxa (Aves: Anatidae, Phasianidae, Scolopacidae) from the late Miocene of the Sea of Azov region // Palaontol. Z. In the press.

Zhang Z., Huang Y., James H.F., Hou L. 2012. A Marabou (Ciconiidae: Leptoptilos) from the Middle Pleistocene of Northeastern China//Auk, 129: 699–706. **Zhang Z., Zheng X., Zheng G., Hou L.** 2010. A new Old World vulture (Falconiformes: Accipitridae) from the Miocene of Gansu Province, northwest China//J. Ornithol., 151: 401–408.

Zhou S., Zhou Z., O'Connor J.K. 2012. A new basal beaked ornithurine bird from the Lower Cretaceous of Western Liaoning, China//Vertebr. Palasiat., 50: 9–24. **Zhou Z., Clarke J.A., Zhang F.** 2008a. Insight into diversity, body size and morphological evolution from the largest Early Cretaceous enantiornithine bird// J. Anat, 212: 565–577. **Zhou Z., Zhang F., Hou L.** 2008b. Aves//The Chinese fossil reptiles and their kin. Second edition. Beijing: 337-378.

Summary

N.V. Zelenkov. Mesozoic and Cenozoic avian faunas of Asia (the history the formation of the modern communities).

A review of the fossil record of birds in Asia from the Early Cretaceous to Pleistocene is provided. The main stages of the formation of the modern faunas are outlined. Ornithuromorph birds become a diverse group in the Late Cretaceous, the Paleocene – Oligocene avifaunas of the region comprise mostly representatives of the archaic lineages. Beginning with the Miocene, modern families dominate the faunas, and the formation of the modern genera has been generally completed by the late Miocene. Modern species (or complexes of species) appear in the Pliocene or, more likely, in the Pleistocene. The basic paleobiogeographic events which influenced the evolution of avian communities are outlined. It is also noted that many time intervals of the avian evolution in Asia, as well as many geographical areas of this continent, remain largely or completely unstudied.

Что происходит с макросистематикой птиц?

Четверть века после системы Сибли

Е.А. Коблик¹, Н.В. Зеленков²

¹Москва, Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ

²Москва, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: koblik@zmm.msu.ru, nzelen@paleo.ru

Революция в систематике и её последствия

Двадцать пять лет назад, с выходом двух фундаментальных монографий Чарльза Сибли с соавторами (Sibley, Ahlquist, 1990; Sibley, Monroe, 1990), молекулярно-генетические методы анализа родства и филогенетический (кладистический) подход стали окончательно доминировать в систематике птиц. Справедливости ради отметим, что примерно в то же время, или ранее, они утвердились и в систематике других групп живых организмов. «Система Сибли», построенная на сравнительном анализе данных ДНК-ДНК гибридизации, показала многим орнитологам правильнее и современнее «Уэтморовской» и прочих «традиционных» систем класса птиц. «Домолекулярные» классификации, основанные на комплексной оценке материалов по мор-

фологии, палеонтологии, биогеографии и др., казались уязвимыми за счет использования трудно сравнимых и порой слабо поддающихся формализации систем признаков, обилия косвенных данных, противоречивости и субъективности трактовок. В то же время традиционные методики, принимая сходство за родство, не позволяли в полной мере выявить и оценить явления параллелизмов и конвергенций у птиц. Альтернативная классификация Сибли с соавторами (впрочем, как и другие молекулярные системы), оперируя несколькими четкими правилами и небольшим набором критериев в «одной системе координат», выглядела более понятной и стройной.

Будучи одной из первых для класса *Aves* классификацией, созданной в строго филогенетической парадигме, система Сибли (точнее, Сибли – Олквиста – Монро) имела ряд особенностей. Вследствие стремления авторов таксономически ранжировать и номенклатурно обозначить все узлы ветвления (ноды) полученной кладограммы, она оказалась перегруженной иерархическими уровнями. Непривычным был практически обратный «уэтморовскому» порядок следования отрядов – от трёхпёрсток и древесно-лесных групп (дятлообразных, ракшеобразных, кукушек и др.) к голубеобразным, журавлеобразным, аистообразным в широком смысле и воробьеобразным. Обращали на себя внимание «перекосы» ранжирования – сильное дробление (в т.ч. на надотрядных уровнях) таксонов древесно-лесных неогнат, как части «базальной» радиации, при неоправданном снижении ранга таксонов терминальной водно-околоводной ветви (рис. 1; табл.).

Новая система обрела большой резонанс среди орнитологов. Ряд предложенных авторами новаций в макросистематике птиц, подтвержденных параллельными «немолекулярными» исследованиями, сохраняет актуальность и сейчас. Однако

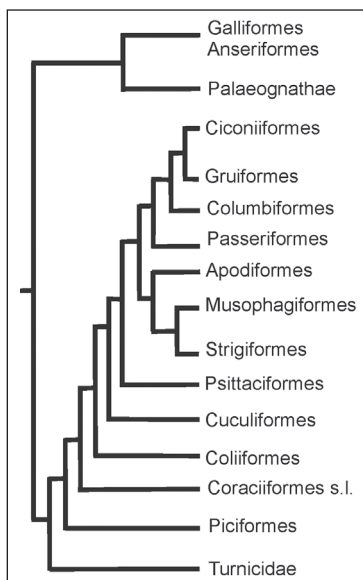


Рис. 1. Упрощенная схема филогении птиц по данным ДНК-ДНК гибридизации Сибли и Олквиста (из Зеленков, 2013).

Fig. 1. Simplified scheme of phylogeny of birds resulted from DNA-DNA hybridization study by Sibley and Ahlquist (after Зеленков, 2013).

в целом классификация Сибли оказалась концептуально неверной, поскольку использовала в оценке родства только общее сходство, а монографии и сводки, поспешившие отдать дань этой конъюнктуре 90-х гг. XX ст., ныне выглядят анахронизмами.

В последующие десятилетия появились ряд работ, предлагающих свои варианты молекулярной филогении высших таксонов птиц. Большинство из них (Johansson et al., 2001; Fain, Houde, 2004; Chubb, 2004; Ericson et al., 2006; Hackett et al., 2008; Kimball et al., 2013; Burleigh et al., 2015 и др.) базируется на анализе секвенса ядерной ДНК из избранных порций генома, особняком стоят работы по митохондриальному геному (Mindell et al., 1997; Gibb et al., 2007; Pratt et al., 2009; Pacheco et al., 2011 и др.). Филогенетические построения в этих работах оказываются в той или иной степени альтернативными как системам, построенным на базе «классических» признаков, так и «системе Сибли». Разнятся они и между собой (серьёзно противоречат, в частности, митохондриальные и ядерные «версии» филогении).

Результаты новейших исследований по молекулярной филогении птиц порой уязвимы с концептуальных позиций. Большие сомнения вызывают многие датировки узлов дихотомии. Парадигма кладистики, согласно которой строятся и оцениваются филогенетические деревья, плохо согласуется с принятыми правилами таксономии и номенклатуры. Одно из слабых мест многих современных работ – заведомое, обусловленное несводимостью подходов и методов, игнорирование исследований, на которых традиционно базировалась систематика. Морфологическая филогенетика тоже развивалась в эти годы (например, Livezey, Zusi, 2006, 2007; Mayr, 2008a), но «в тени» молекулярной и, зачастую, в отрыве от неё. В многотомной сводке по птицам мира (del Hoyo et al., 1992–2013), за основу была также принята система высших таксонов в трактовке Уэтмора, модернизированная согласно новым данным. Однако уже на обложке первого тома следующего обновлённого и сокращённого издания этой сводки (del Hoyo, Collar, 2014) пропагандируется художественно изображённое древо «новой филогении птиц».

В последних обзорах, списках и сводках по птицам мира (Fjeldså, 2013; Dickinson, Remsen, 2013; del Hoyo, Collar, 2014; Dickinson, Christidis, 2014; Gill, Donsker, 2014 (IOC 4.3)) орнитологическому сообществу не оставляют иного выбора, кроме как перейти на современную базовую классификацию птиц, представляющую собой конгломерат итогов молекулярных исследований, сложившийся за последние 6–8 лет. Она демонстрирует ряд таксономических решений, выглядящих

весьма правдоподобно. Однако, даже на уровне таксонов высшего ранга (не говоря уже об уровне семейства и ниже), присутствуют спорные места, несомненные ошибки, нестыковки. Они очевидны для специалистов «традиционных направлений» и оставляют ощущение противоречивости, логической и методической незавершенности рекомендуемой системы, вызывая недоверие к ней.

Вполне логичным выглядели бы шаги к созданию компромиссной классификации птиц, с преимущественным вниманием к данным, по которым достигнут консенсус молекулярных и «традиционных» систематиков (обзор: Мауг, 2011). Однако такие идеи, предлагаемые, в том числе, и авторами настоящей работы (Коблик, 2001; Зеленков, 2013; Зеленков, Курочкин, 2015), пока не получили широкого развития.

Уже давно была высказана мысль, что только секвенирование и сравнение полного генома животных может дать наиболее адекватные оценки их родства. Появившиеся совсем недавно работы, посвященные анализу полного ядерного генома 48 видов птиц, представляющих максимальное отрядное разнообразие (Jarvis et al., 2014; Zhang et al., 2014), вселяют определённый оптимизм. Надёжно подтверждёнными оказываются родственные связи некоторых таксонов, до этого поддерживаемые лишь косвенно. В то же время показана ошибочность ряда спорных трактовок предыдущих молекулярных систем. Однако некоторые ключевые группы (аисты, сорные куры, большинство палеогнат и козодоеобразных) выпали из исследования (ввиду дороговизны метода число охваченных видов было ограничено). Неубедительным (и имеющим слабую поддержку) выглядит положение дроф, гоацина, голубей, остались дискуссионными родственные связи птице-мышей, фазонов, солнечных цапель (рис. 2).

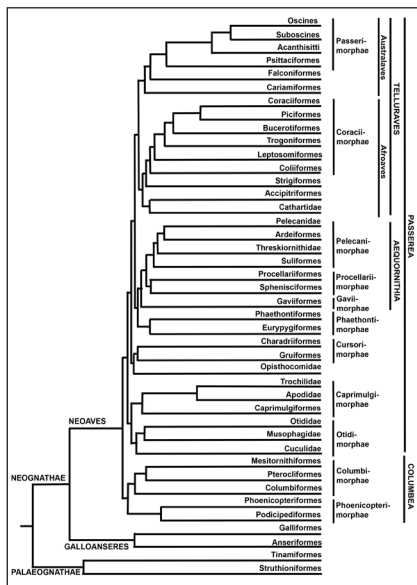


Рис. 2. Филогения птиц по данным полного генома (Jarvis et al., 2014).

Fig. 2. Phylogeny of birds based on whole genome study by Jarvis et al., 2014.

Полногеномная филогения птиц – очевидный шаг вперёд, при этом оказалось, что она имеет гораздо больше общего с традиционными воззрениями на родственные связи внутри класса *Aves* и позиции-ми палеорнитологов по датировкам возраста отрядов и надотрядных групп, чем другие молекулярные системы. Когда удастся прочитать геном большего числа видов, провести исследования на уровне хотя бы семейств, преодолеть некоторые системные проблемы (в частности с выравниванием полногеномных последовательностей), перспектива создания «консенсусной» системы птиц, как можно более объективно отражающей их филогенетические отношения, станет реальной! Но гарантий скорого получения качественных и достоверных результатов ещё нет.

Как за последнюю четверть века менялись наши представления о родственных связях высших таксонов птиц

Так насколько быстро устаревают представления о филогении и систематике птиц, которым нас раз за разом призывают следовать последние 25 лет? Есть ли «постоянные ориентиры» в этом «периодически изменяющемся ландшафте»?

Palaeognathae

В «классической» системе А. Уэтмора (Wetmore, 1960) перечень рецентных отрядов открывают группы нелетающих птиц – *Sphenisciformes*, *Struthioniformes*, *Casuariiformes*, *Apterygiformes*, *Rheiformes*. За ними следуют *Tinamiformes*, близость которых к представителям «страусоподобных» в широком смысле подтверждал палеогнатизм. Тем не менее, перечисленные группы (кроме пингинов) в этой системе оказались объединены со всеми другими отрядами птиц в надотряд новонёбных птиц *Neognathae*, что было явным недоразумением! В поздних вариантах традиционной системы (например, Morigo et al., 1975) всех нелетающих палеогнат стали помещать в отряд *Struthioniformes sensu lato* (с семействами *Struthionidae*, *Rheidae*, *Casuariidae*, *Apterygidae*), совпавший по объёму с надотрядной группой *Ratitae* (бескилевые). В классификации Сибли страусообразные (также принятые в широком смысле) и тинаму – сестринские отряды, образующие инфракласс *Eoaves* с единственным парвклассом *Ratitae* (= *Palaeognathae*). В трактовке Е.Н. Курочкина палеогнаты получили название *Palaeornithes*. Монофилия современных палеогнат сейчас уверенно предполагается как морфологическими, так и молекулярно-генетическими методами (см. обзор: Mayr, 2011).

Филогенетические связи внутри группы остаются дискуссионными (обзор: Коблик, 2010). Как правило, в трактовках этих связей учитывали датировки движения тектонических блоков, обусловивших распад Гондваны и изоляцию континентов и островов, на которых обитают (или недавно обитали) палеогнаты. Обычно сестринским таксоном к *Casuarii* (эму и казуары) считали *Arterygidae*, хотя киви резко отличаются от прочих современных бескилевых, и в ряде «молекулярных» систем их считали внешней группой ко всем остальным *Ratitae*. Эколого-морфологическое своеобразие киви объяснимо с позиций их аберрантной эволюции с частичным замещением экологической ниши ночных насекомоядных млекопитающих, однако обособленность киви подтверждается и некоторыми молекулярными исследованиями. С другой стороны, с киви сближали других новозеландских эндемиков – моа (семейство *Dinornithidae*), от объединения обоих семейств в один подотряд *Arteryges* (или *Dinornithes*) до разделения их на отрядном уровне. Согласно одной из альтернативных точек зрения, моа противопоставляли общей группе киви—эму—казуаров, согласно другой – наоборот, сближали с австрало-новогвинейскими таксонами, при трактовке киви в качестве базальной группы. По признакам посткраниального скелета *Dinornithidae* представляют собой сестринскую группу ко всем остальным рецентным и субрецентным страусоподобным птицам. В разных молекулярных системах статус сестринской группы к остальным рецентным страусообразным придавали то *Struthionidae*, то *Rheidae*, то обоим таксонам. Из субрецентных групп традиционно сближали со *Struthionidae* мадагаскарских эпиорнисов (семейство *Aeryornithidae*), хотя по посткраниальным признакам они выглядят внешней группой по отношению к страусам + нанду.

Показанное по результатам ряда молекулярных исследований встраивание тинаму «внутри» кроны палеогнат (Hackett et al., 2008; Haddrath, Baker, 2012; Mitchell et al., 2014 и др.) не позволяет трактовать *Struthioniformes sensu lato* как отряд, поскольку без включения тинаму он становится парафилетической группой. Выхода из этого положения два – вернуться к узкой трактовке отрядов *Struthioniformes*, *Casuariiformes*, *Arterygiformes*, *Rheiformes*, *Tinamiformes* или лишить тинаму отрядного ранга, включив их в качестве семейства в *Struthioniformes sensu lato*, который таким образом становится единственным современным отрядом палеогнат. Оба противоположных решения ныне реализованы: таксону *Palaeognathae* придают ранг инфракласса или парвкласса с пятью современными отрядами (Cracraft, 2013; Зелен-

ков, Курочкин, 2015), либо с единственным отрядом в своём составе (del Hoyo, Collar, 2014).

В недавнем исследовании митохондриальной ДНК ряда рецентных и субфоссильных палеогнат (Mitchell et al., 2014) фигурирует парадоксальное филогенетическое древо, не вяжущееся ни с палеогеографией, ни с современной биогеографией. Эпиорнисы оказываются близкими родственниками киви, сестринской группой к ним становятся эму и казуары. Тинаму сближаются с моа (показано несколькими независимыми исследованиями,

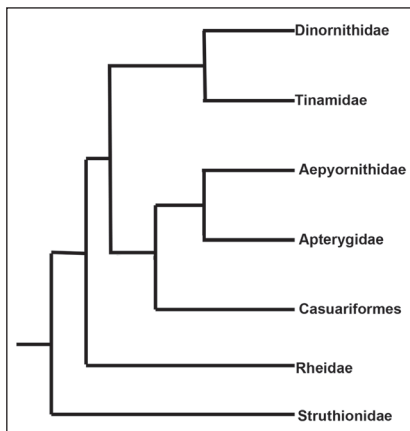


Рис. 3. Филогения палеогнат (Mitchell et al., 2014).

Fig. 3. Phylogeny of Palaeognathae (by Mitchell et al., 2014).

ми, в том числе, по ретропозонам и по митохондриальному геному). Базальными группами к кладе ((Aepyornithidae + Apterygidae) + Casuarii) + (Dinornithes + Tinamidae) последовательно становятся нанду и африканские страусы (рис. 3). Последняя морфологическая филогения палеогнат приводит к совершенно другому филогенетическому дереву, отличающемуся как от традиционных воззрений, так и от новейших молекулярных кладограмм – в ней тинаму оказываются сестринской группой к современным и субрецентным палеогнатам (Worthy, Scofield, 2012). Примечательно подробнейшее исследование анатомии задней конечности, выявившее близость моа и киви, однако эта клада (Apterygidae + Dinornithidae) оказалась и вовсе сестринской к таксону Palaeognathae + Neognathae (Brinkmann, 2010). Вероятно, полностью адекватная картина родственных связей внутри Palaeognathae ещё не сложилась, да и монофилия всей этой группировки относительно неогнат не может считаться абсолютно доказанной. Палеонтологические находки также пока не позволяют прояснить картину эволюции палеогнат.

В ряде сводок тинамуобразных стали помещать перед «страусообразными» птицами, открывая этим отрядом перечень рецентных птиц. Резон у такого решения есть – «архаичные» Ratitae на самом деле более изменены морфологически (отказ от полёта, педоморфоз, гигантизм) по сравнению с тинаму, очевидно в большей мере сохра-

нивших облик и экологические черты, присущие их общим предкам. Однако если место наиболее обособленной группы палеогнат вместо тинаму займут африканские страусы – имеет смысл начинать пере-чень современных птиц именно с них (как это делали ещё Т. Гексли и М. Фюрбрингер).

Galloanseres

Помимо Palaeognathae в подклассе Neornithes класса Aves выделяют инфракласс Neognathae (= Neoaves, в трактовке Ч. Сибли), объединяющий всех остальных рецентных птиц. Наиболее базальной группой Neognathae признаны Galloanseres, включающие современные отряды Anseriformes, Galliformes и несколько ископаемых групп отрядного или близкого к отрядному уровня (Mindell et al., 1997; van Tuinen et al., 2000; Mayr, 2009 и др.). В ранге парвкласса Galloanseres противопоставляют второму парвклассу неогнат – Neoaves (= Neornithes в трактовке Е.Н. Курочкина). В системе Уэтмора отряды гусеобразных и курообразных были разнесены в пределах так называемой ветви наземно-околоводных птиц, между ними помещали отряд соколообразных. Еще Беддарт (Beddard, 1898) предполагал сестринские отношения двух отрядов, но лишь во второй половине XX в. морфологами и молекулярными биологами параллельно были получены свидетельства родства представителей столь несхожих на первый взгляд групп (Bock, 1969; Держинский, 1982; Sibley, Ahlquist, 1990; Mayr, 2011). В частности, было показано, что курообразные и гусеобразные независимо от прочих неогнат, своим способом, обеспечили подвижность костного нёба. Посткраниальная морфология у современных представителей Anseriformes и Galliformes довольно сильно различается, однако этот разрыв успешно заполняют найденные недавно ископаемые семейства курообразных (обзор: Mayr, 2009). Объединение двух отрядов в парвкласс Galloanserae и помещение его сразу после палеогнат – одно из наиболее заметных новшеств системы Сибли. Правда, гусеобразные и курообразные в этой системе оказались обособлены на уровне надотрядов Anserimorphae и Gallomorphae (последний разделён на отряды Cractiformes и Galliformes). Однако выделение краксов и сорных кур в отряд Cractiformes не подтвердилось дальнейшими исследованиями, и сейчас они остаются в составе отряда Galliformes.

Некоторое время существовали сомнения в очерёдности обособления упомянутых наиболее базальных современных групп Aves. Так по некоторым данным (напр., Prager, Wilson, 1980; Sibley et al., 1988) сестринские группы – Palaeognathae и Galloanserae, а Neoaves представляют собой внешнюю группу к этой кладе. Похоже, что ра-

боты последних лет всё же позволили найти консенсус (обзор: Maug, 2011; Зеленков, 2013, Cracraft, 2013). Однако реконструкции филогенетических отношений между семействами и внутри центральных семейств обоих отрядов Galloanseres ещё являются предметом споров. Неясно, как мог выглядеть общий предок курообразных и гусеобразных: сначала предпочтение отдавали «куриному» облику, как более архаичному, но некоторые посткраниальные черты гусеобразных выглядят примитивнее.

Aequornithia

В классификации Уэтмора отряды птиц сгруппированы по следующему принципу: сначала идут представители так называемой водно-околоводно-наземной ветви птиц, затем – древесно-лесной ветви птиц. Это деление восходит ещё к представлениям М. Фюрбрингера и Г. Гадова (морфо-экогруппы Pelagornithes, Charadriornithes, Coracornithes и др.). В современных филогенетических системах объединение таксонов по экологическим характеристикам в целом не поддерживается; тем не менее, несколько отрядов, составляющих основу ветви водно-околоводно-наземных птиц, выглядят естественной кладой. Это сохранившие традиционный объем Gaviiformes, Sphenisciformes, Procellariiformes и комплекс «Ciconiiformes-Pelecaniformes» за некоторыми исключениями (см. Maug, 2011; Cracraft, 2013). В системе Сибли все они входят в огромный (более тысячи видов) отряд «аистообразных в широком смысле» (Ciconiiformes sensu lato), образуя в подотряде Ciconii инфраотряд Ciconiides. Гагары, пингвины, буревестниковые (= все буревестникообразные) вместе с фрегатами, пеликанами, фламинго и всеми семействами «традиционных» аистообразных формируют парвотряд Ciconiida; олуши, змешейки и бакланы объединены в парвотряд Sulida; парвотряд Phaetontida включает только фазтонов. К подотряду Ciconii отнесены также поганки и дневные хищные птицы, второй подотряд – Charadrii образуют ржанкообразные в традиционном понимании и рябки.

Обособление пингвинов (имеющих подвижное нёбо) в надотряд Impennes (плавающие) и их противопоставление группе «неогнат» (включающей всех остальных птиц) – один из нонсенов «классической» системы Уэтмора. Ранее Уэтмор сближал пингвинов с гагарами и поганками, но, под влиянием Л. Стейнегера, М.А. Мензбира и П. Лоу, изменил первоначальную точку зрения. Упомянутых морфологов и систематиков ввели в заблуждение псевдопримитивные морфологические признаки пингвинов (в первую очередь – не полностью слитые кости цевки и сохраняющаяся у взрослых фабрициева сумка), приобретённые, очевидно,

вторично в результате глубокого приспособления к водному образу жизни, отказа от полёта и связанного с этим педоморфоза. По результатам самых разных исследований, с 1970-х гг. стали предполагать наличие общего предка у пингвинов с буревестникообразными, а также сближать с этой кладой гагарообразных. В модернизированных вариантах системы Уэтмора пингвинообразные уже помещены после палеогнат и перед гагарами (Morony et al., 1975). В настоящее время близкое родство Sphenisciformes и Procellariiformes хорошо доказано с разных позиций (рис. 4; напр. Livezey, Zusi, 2007; Hackett et al., 2008; Smith, 2010). Оба отряда объединяют в надотряд Procellariimorphae, но сестринским к нему стали считать надотряд Pelecanimorphae, а Gaviiformes, в ранге монотипического надотряда Gaviimorphae, предлагают считать внешней группой к обоим этим надотрядам (Cracraft, 2013). Это решение согласуется как с морфологическими, так и молекулярными данными. Все вместе эти три клады (Gaviimorphae + (Pelecaniimorphae + Pelecanimorphae)) образуют монофилетическую группировку Aequornithia, которой придают ранг когорты. Aequornithia считают продуктом относительно поздней радиации Neoaves (там же).

Составляющие надотряд Pelecanimorphae семейства отрядов Ciconiiformes и Pelecaniformes в традиционном понимании, несмотря на чёткие различия в строении ног (длинные «ходули» с пальцами без перепонки у одних, и короткие «вёсла» с перепонкой, соединяющей все четыре пальца у других), по другим признакам оказались причудливо перемешаны, а некоторые из них (Phaethontidae, Phaethonidae) выведены за пределы Aequornithia.

Составляющие надотряд Pelecanimorphae семейства отрядов Ciconiiformes и Pelecaniformes в традиционном понимании, несмотря на чёткие различия в строении ног (длинные «ходули» с пальцами без перепонки у одних, и короткие «вёсла» с перепонкой, соединяющей все четыре пальца у других), по другим признакам оказались причудливо перемешаны, а некоторые из них (Phaethontidae, Phaethonidae) выведены за пределы Aequornithia.

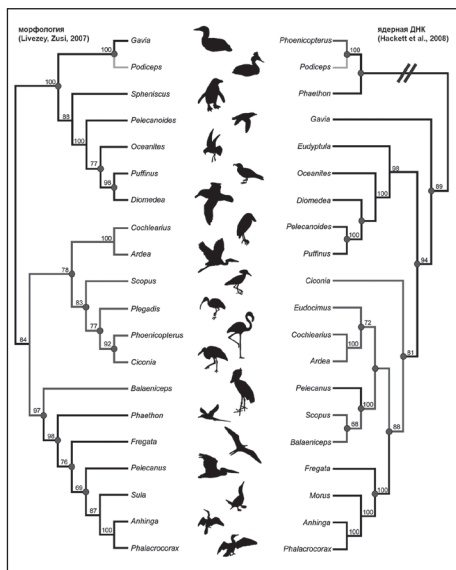


Рис. 4. Схемы филогенетических отношений околотовдных и водных птиц по данным морфологии (слева; Livezey, Zusi, 2007) и ядерной ДНК (справа; Hackett et al., 2008). По: Smith, 2010, с изменениями.

Рис. 4. Phylogenetic relationships among waterbirds based on morphological (left; Livezey, Zusi, 2007) and nuclear DNA (right; Hackett et al., 2008) data. Modified after Smith, 2010.

Согласно большинству кладограмм, базальную группу Pelecanimorphae составляют Ciconiidae, терминальная клада объединяет Ardeioidea (Ardeidae + Threskiornithidae) и Pelecanoidea (Pelecanidae + (Balaenicipidae + Scopidae)), а сестринской к ней оказывается клада Sulioidea (Fregatidae + (Sulidae + (Phalacrocoracidae + Anhingidae))). Ключевым выглядит положение пеликанов, которые оказались «внутри» аистообразных, а не пеликанообразных в традиционных трактовках (Gibb et al., 2013). Если придерживаться объединительской позиции, всех Pelecanimorphae надо считать отрядом Pelecaniformes sensu lato, возможно с выделением лишь Ciconiidae в качестве предельно «усечённого» (всего 18 видов) отряда Ciconiiformes. При «дробительских» подходах выделяют также Suliformes и (реже) Ardeiformes, Balaenicipitiformes. Если верить современным филогенетическим построениям, мы должны предположить широкую представленность гомоплазий у Pelecanimorphae. При анализе митохондриальной ДНК связи таксонов выглядят иначе: например, аисты оказываются родственниками пингвинов, а между цаплями и ибисами с пеликанами вдруг вклиниваются гигантские козодои (Pacheco et al., 2011). Таким образом, нынешние трактовки связей внутри «пеликанообразных в широком понимании», вероятно, не являются окончательными.

Учитывая существование аистообразных или пеликанообразных «в широком» и «в узком» понимании, включающих разное число видов, семейств, подотрядов, не стоит забывать про неравнозначность таксонов одного названия и ранга в трактовках разных авторов. И наоборот – таксоны разного ранга могут примерно соответствовать друг другу по содержанию (скажем, отряды – семействам), что также порой вносит путаницу при работе с таксономической номенклатурой. Проблема соотношения «многоэтажных» таксономических рангов и номенклатурных названий с филогенетическими кладами стоит сейчас очень остро.

«Metaves»

Одним из наиболее ярких и неожиданных открытий современной филогенетики птиц можно считать объединение поганок (Podicipedidae) и фламинго (Phoenicopteridae). В системе Уэтмора отряд поганкообразных (Podicipediformes) по традиции помещён после гагарообразных (ранее эти группы объединяли). Постепенно росло понимание, что сходство гагар и поганок обусловлено конвергенцией, предполагалось родство поганок то с журавлеобразными, то с ржанкообразными (отметим, по новым морфологическим реконструкциям филогении птиц (Livezey, Zusi, 2006, 2007) гагары и поганки опять попали

в одну кладу (но см. Мауг, 2008b)). Фламинго были включены Уэтмомом в состав аистообразных на правах подотряда, в модернизированных вариантах его классификации их помещали уже в ранге отряда *Phoenicopteriformes* между аистообразными и гусеобразными (что было призвано отразить сочетание у фламинго признаков тех и других). У Сибли с соавторами в составе *Ciconiiformes sensu lato* поганки составляют парвотряд *Podicipidida*, а фламинго оказались внутри парвотряда *Ciconiida* вместе с «голенастыми» и пеликанами. Как ни удивительно, сближение столь разных птиц как фламинго и поганки (вплоть до их объединения в один отряд) получило хорошую поддержку как со стороны морфологов и палеорнитологов, так и со стороны молекулярных биологов, и в том числе поддерживается данными по митохондриальной ДНК (Мауг, 2004; Chubb, 2004; Ericson et al., 2006; Hackett et al., 2008; Pacheco et al., 2011 и др.). Ископаемое семейство длинноногих птиц *Palaelodidae* обладает отчасти промежуточной морфологией между поганками и фламинго (Мауг, 2004, 2009 и др.). Оптимальным решением с современных позиций выглядит объединение отрядов *Phoenicopteriformes* и *Podicipediformes* в надотрядную группировку

Phoenicopterimorphae (= *Miranornithes*) (Cracraft, 2013).

Связи *Phoenicopterimorphae* с другими группами птиц дискуссионны. По результатам ис-

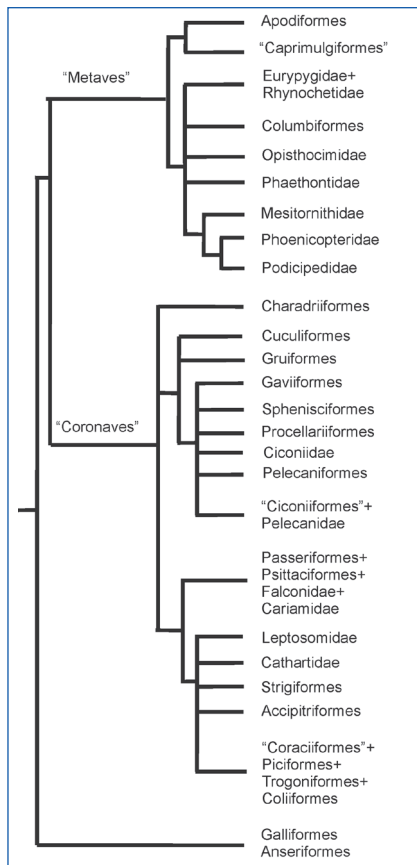


Рис. 5. Упрощенная схема филогении птиц по данным ядерной ДНК по данным Эриксона с соавторами (Ericson et al. 2006). Из: Зеленков, 2013.

Fig. 5. Simplified scheme of phylogenetic tree of modern birds by Ericson et al., 2006 (after Zelenkov, 2013).

следований митохондриальной ДНК они сближаются с группами, составляющими когорту *Aequornithia*. По результатам изучения одного из маркёров ядерной ДНК было предложено разбить всех *Neoaves* на базальные клады «*Coronaves*» и «*Metaves*» (рис. 5; Fain, Houde, 2004; Ericson, 2008 и др.). Клада *Metaves* представляет собой «пёстрый» конгломерат таксонов: фламинго, поганки, фаэтоны, солнечные цапли, кагу, меситы (пастушковые куропатки), голуби, рябки, колибри, стрижи, все семейства козодоев, а также (в некоторых вариантах) гоацин. «Изюминкой» концепции *Metaves* стала констатация множественных параллелизмов в группах, относящихся к разным базальным ветвям – фаэтоны и фрегаты, поганки и гагары, стрижи и ласточки, лягушкороты и совы, колибри и нектарницы (Fain, Houde, 2004). Тем не менее, клада *Metaves* выглядела сборной, фактически «мусорной корзиной», куда таксоны были помещены лишь на основании неверной интерпретации молекулярных данных (критический обзор: Mayr, 2011). В настоящее время от этой концепции постепенно отказались и по некоторым версиям «реликтом» *Metaves* осталось лишь сближение в общей кладе *Columbea* надотрядов *Phoenicopterimorphae* и *Columbimorphae* (рис. 2; Jarvis et al., 2014). Это сближение не подкреплено морфологическими данными и довольно слабо поддержано молекулярными данными. Причем, если по результатам анализа полного генома клада является внешней по отношению к остальным *Neoaves* (как и полагается «наследнице» *Metaves*), то по другим данным (Burleigh et al., 2015) она с некоторой вероятностью встраивается внутрь *Neoaves* вместе с большинством других бывших *Metaves*. Последняя работа (Burleigh et al., 2015) примечательна тем, что показывает, насколько сильное влияние на топологию филогенетического дерева по молекулярным данным может оказать увеличение числа исследованных таксонов.

Голуби и рябки помещены в один отряд в системе Уэтмора, затем их стали считать близкими, но всё же самостоятельными отрядами *Columbiformes* и *Pteroclidiformes*. Обе группы (или только рябков) считали родственными ржанкообразным и, как правило, не включали в ветвь древесно-лесных птиц. Предполагали также возможное родство голубей (но не рябков) с попугаями. У Сибли обе группы включены в надотряд *Passerimorphae*, но далеко разнесены в нём. Рябки составили инфраотряд *Pteroclidides* в подотряде *Charadrii* отряда *Ciconiiformes*, а голуби в ранге самостоятельного отряда оказались внешней группой к кладе *Ciconiiformes* + *Gruiformes*. Новейшие исследования вновь сблизили отряды голубеобразных и рябкообразных в надотряде *Columbimorphae*. Включение в этот же надотряд

меситов (Hackett et al., 2008; Cracraft, 2013; Jarvis et al., 2014 и др.), в том числе по результатам сравнения полного генома, пока выглядит весьма проблематичным. В традиционных системах и системе Сибли семейство меситовых (*Mesitornithidae*) с оговорками помещали в отряд журавлеобразных, придавая ему ранг подотряда. Морфологи сближали их с трёхпёрстками (Livezey, Zusi, 2007 и др.). По данным некоторых молекулярных исследований (Ericson et al., 2008; Burleigh et al., 2015) меситы более тесно связаны с фламинго, поганками и фаэтонами, высказывается мнение и о близости меситов с кукушками (обзор: Зеленков, 2013). Учитывая крайне нестабильное положение группы в молекулярных филогениях (см. Kimball et al., 2013) и весьма необычную морфологию *Mesitornithidae*, промежуточным решением на сегодняшний день может стать позиционирование меситов как отряда *Mesitornithiformes* или группы *Mesites incertae sedis*.

Филогенетическое положение ещё двух реликтовых таксонов, прежде считавшихся представителями журавлеобразных, а затем включенных в *Metaves*, стало предметом дискуссий. Своеобразие солнечной цапли и кагу подчеркивалось приданием им рангов монотипических подотрядов *Euryrugae* и *Rhynocheti* в составе *Gruiformes*. Однако в системе Сибли *Euryrugidae* и *Rhynochetidae* оказались объединёнными с большинством семейств журавлеобразных в подотряд *Gruī* (правда, первые составили в нём особый инфраотряд, а вторые – парвотряд *Cariamida*, вместе с кариамами). Современные молекулярные исследования с высокой степенью надежности сближают *Euryrugidae* и *Rhynochetidae* (Kimball et al., 2013; Burleigh et al., 2015), поэтому объединение обоих семейств в один отряд *Euryrugiformes* (и монотипичный надотряд *Euryrugimorphae*) стало логичным шагом (Зеленков, 2013; Cracraft, 2013). *Euryrugiformes* считали сестринской группой к разным таксонам (см. Mayr, 2011), в том числе к *Strisores* (козодои, стрижи, колибри) (Hackett et al., 2008; Burleigh et al., 2015) или к кладе, включающей фламинго, поганок, меситов, фаэтонов, гоацина (Ericson, 2008), но эти решения имели низкую статистическую поддержку и надёжнее было бы отнести таксон к базальной радиации *Metaves*. По результатам исследования полного генома *Euryrugiformes* сближаются с фаэтонами, и эта общая клада *Phaethonthimorphae* является сестринской по отношению к когорте водно-околоводных птиц *Aequornithia* (Jarvis et al., 2014). Однако и здесь поддержка этих решений весьма низка. Фаэтонов (*Phaethontidae*) помещали в отдельный подотряд отряда пеликанообразных в системе Уэтмора, включали в подотряд *Ciconii* отряда *Ciconiiformes sensu lato* в системе Сибли, а теперь вы-

деляют в монотипический надотряд *Phaethonthimorphae* в составе *Metaves* (Cracraft, 2013). Скорее всего, эта группа, конвергентно сходная с некоторыми морскими пеликанообразными и ржанкообразными, имеет ранг отряда *Phaethontiformes*, но её родственные связи пока остаются неясными. У примитивных ископаемых представителей отряда прослеживается сходство с трубконосыми (Maуr, 2015).

Козодоеобразные в широком смысле, по ряду морфологических и экологических признаков выглядят «переходными формами» между совами и стрижеобразными (лягушкороты больше похожи на первых, настоящие козодои – на последних). Это отражено в порядке следования этих отрядов в классификации Уэтмора – *Strigiformes*, *Caprimulgiformes*, *Apodiformes*. Все три таксона уверенно относили в ней к ветви древесно-лесных птиц и провизорно считали производными от общего предка с ракшеобразными. В трактовке Сибли с соавторами козодои и совы составляют единый отряд *Strigiformes*, в составе которого выделены подотряды собственно сов (*Strigi*), совиных козодоев (*Aegotheli*) и собственно козодоев (*Caprimulgi*). Этот отряд сближается с турако в составе надотряда *Strigimorphae*. Стрижи и колибри образуют другой надотряд – *Apodimorphae*, и разделены в нём на уровне отрядов *Apodiformes* и *Trochiliformes*. Практически все молекулярные работы последних лет приходят к выводам, противоположным выводам Сибли: семейства козодоев, стрижей и колибри формируют монофилетическую кладу *Strisores* (= надотряд *Caprimulgimorphae*), родственные связи которой с другими птицами трактуются очень поразному. При этом она оказывается очень далёкой от совообразных, как будучи включенной в *Metaves*, так и при отказе от концепции *Metaves*. Таким образом, по молекулярным данным, морфологическое сходство «козодоев» с совами признано конвергентным, а со стрижами – подкреплённым родством. Внутри клады последовательно отходящие ветви, хорошо совпадающие с традиционными семействами, образуют «гребёнку» от базальных гуахаро и лягушкоротов до кроновой группы – стрижей, хохлатых стрижей и колибри, к которой оказываются близкими совиные козодои (Ericson et al., 2006; Hackett et al., 2008; Burleigh et al., 2015; и др.). Вследствие «запрета» парафилетических таксонов по формальным требованиям кладистики (весьма спорном с позиций адекватного отражения эволюционных трендов) разделить кладу на традиционные отряды «козодоеобразных» и «длиннокрылых» невозможно. Предлагают разные варианты таксономических решений, от дробления *Strisores* на отряды *Steatornithiformes*, *Podargiformes*, *Nyctibiiformes*, *Caprimulgiformes* и *Apodiformes* (с включением *Aegothelidae*) (Зеленков,

2013), до объединения всех таксонов клады в отряд *Caprimulgiformes sensu lato*, включающий, помимо базальных групп, «крановый» подотряд *Trochiloidea* (бывшие *Apodiformes* + *Aegothelidae*) (Cracraft, 2013; del Hoyo, Collar, 2014).

Neoaves с неясными связями

Положение гоацина продолжает оставаться дискуссионным. В системе Уэтмора он составлял особый подотряд *Opisthocomi* в составе *Galliformes*, а сходство с кукушкообразными объяснялось конвергенцией. В системе Сибли его, наоборот, сближают с американскими кукушками в составе инфраотряда *Scotophagides* отряда *Cuculiformes*, его близость к кукушкам предполагается и в некоторых ранних молекулярных исследованиях (напр. Hedges et al., 1995; Mindell et al., 1997). С другой стороны, гоацин обнаруживает морфологическое сходство с турако, при этом еще большее сходство с турако наблюдается у ископаемых родственников гоацинов (семейство *Foratidae*; обзор см. Maug, 2009). Таким образом, есть основания объединять гоацина и турако в отряд *Musophagiformes* (см. Зеленков, 2013), либо, в качестве компромисса между системами Уэтмора и Сибли, включить обе группы (на правах подотрядов) в отряд *Cuculiformes*. В последних работах гоацина (чаще всего в ранге отряда *Opisthocomiformes*, составляющего надотряд *Opisthocomimorphae*) относят к базальной радиации *Metaves* (Ericson et al., 2006; Fjeldså, 2013), либо к базальной радиации «*Coronaves*» или *Neoaves* в целом (Hackett et al., 2008; Cracraft, 2013; Burleigh et al., 2015). Сближение *Opisthocomiformes* с кладой *Charadriiformes* + *Gruiformes* по результатам полногеномного анализа имеет слабую поддержку (Jarvis et al., 2014). С другой стороны, примечательно, что анализ большого числа видов птиц поместил гоацина (хотя и с чудовищно низкой поддержкой) в основание клады, объединяющей кукушек, турако и (почему-то) околотовных птиц (Burleigh et al., 2015).

Кукушки и турако в ранге подотрядов *Musophagi* и *Cuculi* объединены Уэтмором в отряд *Cuculiformes*, относящийся к древесно-лесной ветви. У Сибли обе группы отнесены к парвклассу *Passerae*, но кукушки (вместе с гоацином) образуют монотипический надотряд *Cuculimorphae*, а турако в ранге отряда *Musophagiformes* составляют вместе с совами надотряд *Strigimorphae*. В новых молекулярных работах кукушек неожиданно начали сближать с журавлеобразными в узком смысле и дрофами (турако тоже иногда включают в эту кладу), либо считают их кладой, базальной для водно-околотовных птиц *Aequornithia*. При этом объединение кукушек, турако и *Aequornithia*

имеет неожиданно высокую поддержку (Burleigh et al., 2015). Альтернативная точка зрения о близости кукушек к Strisores высказана на основании анализа митохондриальной ДНК. В полногеномной версии филогении птиц отряды кукушек турако и дроф составляют кладу Otidimorphae (действительно, сестринскую к Strisores), при этом турако и дрофы обнаруживают внутри клады более тесное родство. Почти все упомянутые решения имеют низкую поддержку, и, вероятно, кукушек и турако пока следует считать базальными группами, относящимися к ранней радиации Neoaves (Fjeldså, 2013; Cracraft, 2013). До надёжного установления родственных связей этих таксонов предложено придавать им ранг отрядов, составляющих монотипичные надотряды – Cuculiformes (Cuculimorphae) и Musophagiformes (Musophagimorphae). Подобное же решение, очевидно, применимо и к дрофам, также представляющим собой базальную группу Neoaves. И Уэтмор и Сибли включали дроф в ранге подотряда Otides (либо инфраотряда Otidides) в состав отряда Gruiformes, их близость к журавлеобразным не отрицалась и позднее, однако придание группе ранга отряда Otidiformes оправдано до получения новых данных.

Журавлеобразные в трактовке Уэтмора выглядели во многом сборным таксоном из-за провизорного включения в него в ранге подотрядов множества морфологически обособленных реликтовых групп. Сибли с соавторами принимает отряд Gruiformes практически в том же объеме за немногими исключениями. Одно из них – перенос авдотковых (Burhinidae) и австралийского странника (Pedionomidae) в отряд Ciconiiformes sensu lato. Другое – признание трёхпёрстковых (Turnicidae) наиболее базальной и изолированной группой радиации Neoaves (после Galloanserae), с приданием группе отрядного ранга и выделением в парвкласс Turnicae (Sibley et al., 1988; Sibley, Monroe, 1990). Это решение, в сочетании с наличием ряда консервативных черт в морфологии и биологии (считавшийся предковым «курообразный» облик, инверсия половых ролей и др.), привели к предположению о возможной близости трёхпёрстков к Galloanserae и даже их принадлежности к Paraneornites (напр., Коблик, 2001). Отрядный ранг Turniciformes принимают и в ряде модернизированных версий классификации Уэтмора (напр. Степанян, 2003). Однако благодаря современным исследованиям морфологии, генома, ископаемых форм, родственные связи трёхпёрстков прояснились, и они заняли уверенное место в основании одной из клад ржанкообразных.

После исключения трёхпёрстков, австралийских странников, авдоток, дроф, меситов, солнечных цапель, кагу и кариам, отряд Gruiformes

превратился в хорошо очерченный монофилетический таксон, включающий 5–6 семейств, сгруппированных в надсемейства Gruoidea и Ralloidea. По-видимому, эта кладка (в ранге надотряда Gruimorphae) также может считаться одной из ветвей относительно позднего этапа радиации «Coronaves» или Neoaves в целом (Fjeldså, 2013; Cracraft, 2013). Предполагающиеся некоторыми авторами варианты сближения этой клады с кукушками, турако, дрофами или Aequornithia выглядят в разной степени дискуссионными. Возможно, более подкреплено (по крайней мере – более ожидаемо) объединение журавлеобразных с ржанкообразными в кладу Cursorimorphae по результатам анализа полного генома (Jarvis et al., 2014).

В системе Уэтмора между журавлеобразными и голубеобразными помещают ржанкообразных, завершая этими тремя предположительно родственными отрядами ветвь водно-околоводно-наземных птиц. У Сибли ржанкообразные в несколько расширенном объеме (с добавлением авдотковых и австралийского странника, вполне согласующимся с данными как морфологических, так и молекулярных исследований), фигурируют как инфраотряд Charadriides в составе Ciconiiformes sensu lato. Сейчас ржанкообразных считают чётко очерченным отрядом, но взгляды на его внутреннюю структуру сильно изменились по сравнению с традиционными. Деление на «куликов» (Charadrii = Limicolae), «чайковых» (Lari) и «чистиковых» (Alcae) признано отражающим лишь морфо-экологические тренды внутри Charadriiformes (да и то без учета параллелизмов), но никак не филогенетические линии. В новых трактовках подотряд Lari, помимо всех семейств чайковых и чистиковых птиц, включает тиркушковых и рачьих ржанок, а в основание этой клады помещают трёхпёрсток. Основу подотряда Scolopaci составляют бекасовые, сюда же относят цветных бекасов, якан, зобатых бегунков и австралийского странника. Обособлен от двух других подотряд Charadrii, включающий авдоток, ржанковых, белых ржанок, шилокловковых, куликов-сорок и др. Примечательно, что трёхпёрстки и австралийский странник, ранее (в составе журавлеобразных) помещаемые в подотряд Turnices из-за морфологического сходства, здесь оказались разнесёнными по разным клладам. Впрочем, перемещение ряда групп внутри отряда ещё вполне вероятно, несмотря на хорошую поддержку практически всех родов.

Внешние же родственные связи Charadriiformes сейчас видятся даже более расплывчатыми, чем у журавлеобразных. По одним данным, ржанкообразные составляют сестринскую группу по отношению к аморфному комплексу водно-околоводных птиц

Aequornithia + Gruiformes + Musophagi + Cuculi + Otidii (Ericson et al., 2006). По другим – сестринскую группу к так называемым наземным птицам Accipitrimorphae + Strigimorphae + Coraciimorphae + Passerimorphae (Hackett et al., 2008; Burleigh et al., 2015). По результатам изучения митохондриального генома сестринской к ним группой являются голубеобразные, а согласно сравнению полных геномов – журавлеобразные. Возможно, наилучшим таксономическим решением следует признать выделение Charadriiformes в монотипичный надотряд Charadriimorphae с перспективой дальнейшего включения в одну из крупных клад Neoaves (Cracraft, 2013).

Telluraves

Наиболее продвинутую группу Neoaves, по данным большинства современных молекулярных исследований, составляет когорта «наземных птиц» – Telluraves или Coracornithia. В неё включают две клады, называемые по предполагаемым центрам радиации – «Африканские наземные птицы» и «Австралийские наземные птицы» (Ericson, 2012; Fjeldså, 2013). Внутри первых выделяют монотипичные надотряды Accipitrimorphae и Strigimorphae, а также Coraciimorphae с ракшеобразными, дятлообразными и несколькими более мелкими отрядами. Вторые представлены надотрядом Passerimorphae, объединяющим таких несхожих птиц, как кариамы, соколы, попугаи и воробьиные (Cracraft, 2013). За исключением сближения ракшеобразных, дятлообразных, трогонов и птиц-мышей, эта картина родственных связей разительно отличается от той, которую предполагал Уэтмор (и ещё больше – от той, которую предполагал Сибли с соавторами). Сформировавшееся ещё в XIX веке убеждение морфологов, что дневные и ночные хищные птицы представляют собой всего лишь далёкие друг от друга конвергентные группы, отражено в классификации Уэтмора. Компактный отряд совообразных (Strigiformes) здесь является членом древесно-лесной ветви и сближается с козодоеобразными. Соколообразные в широком понимании, или дневные хищные птицы (Falconiformes) фигурируют в составе ветви водно-околоводно-наземных птиц на основе представлений об общих корнях с голенастыми, веслоногими или журавлеобразными. Внутри соколообразных катартиды (сходство которых с настоящими грифами признано конвергенцией) противопоставляются остальным хищникам в рамках подотряда Cathartae. В модифицированных вариантах системы подотрядный ранг придавался также соколиным и птицам-секретарям. Кариам и их вымерших родственников форораков традиционно помещали в ранге подотряда Cariamae в отряд журавлеобразных, а по-

верхностное сходство с секретарём объясняли сходством адаптаций (и те и другие – бегающие хищники).

По Сибли с соавторами все «хищники» оказались в огромном парвклассе *Passerae*, объединяющем почти 9/10 всех современных птиц. Совы образуют подотряд *Strigi* отряда *Strigiformes*, общего с козодоями и входящего вместе с турако в надотряд *Strigimorphae*. Кариамы вместе с кагу образуют парвотряд *Cariamida* отряда *Gruiformes*. Дневные хищники вошли в состав *Ciconiiformes sensu lato*, входящего в тот же надотряд *Passerimorphae*, так что и здесь они оказались филогенетически ближе к кариамам, чем к совам. Однако если у Сибли «типичные» хищные птицы формируют в составе аистообразных инфраотряд *Falconides* (с парвотрядами *Accipitrida* и *Falconida*), то катарты составляют всего лишь подсемейство *Cathartinae* внутри семейства аистов *Ciconiidae*. Представления о катартах как о специализированных в падалеядии потомках аистов, очень популярные в последние десятилетия XX в., были, казалось, надёжно подкреплены как молекулярными, так и эколого-морфологическими данными, а также находками ископаемых «промежуточных» форм (напр., Ligon, 1967).

Тем не менее, в современных работах катартидопыт стали включать в состав «дневных хищных птиц», зато исключили из них семейство соколиных (*Falconidae*) по результатам анализа ядерной ДНК (после исключения соколиных отряд следует называть ястребообразные – *Accipitriformes*). *Strigiformes* же (в прежнем объеме) обычно помещают в одну кладу с *Accipitriformes* (а не с соколами или попугаями, что выглядело бы логичнее с точки зрения морфологов). Правда, *Strigimorphae* чаще считают сестринской группой *Cocciimorphae*, а не *Accipitrimorphae*, но их связи внутри клады «африканских наземных птиц» продолжают оставаться дискуссионными (Fjeldså, 2013). Кариам (отряд *Cariamiformes*) считают базальной ветвью «австралийских наземных птиц», противопоставленной «*Eufalconimorphae*» (*Falconiformes* + (*Psittaciformes* + *Passeriformes*)), но в некоторых деревьях они объединяются с *Falconiformes* (Ericson et al., 2006; Kimball et al., 2013). Примечательно, что ископаемых представителей кариамообразных и катартид зачастую путают (Maug, 2009), что указывает на большое сходство примитивных членов клады *Telluraves*. В некоторых работах (в том числе, по полному геному) показано давнее расхождение для катартид с ястребообразными (Ericson, 2008; Jarvis et al., 2014; Zhang et al., 2014), что позволяет рассматривать их как сестринские, но обособленные до отрядов *Cathartiiformes* и *Accipitriformes* группы.

Суммируя новейшие данные, можно сказать, что все группы «хищных птиц» (Accipitriiformes, Cathartiiiformes, Strigiformes, Cariamiformes, Falconiformes) оказались более сближенными, чем в классификациях Уэтмора и Сибли. Если же считать их линиями базальной радиации древних ещё не очень разошедшихся *Coracornithia* (с учетом неопределенного положения сов и не очень высокой поддержки сближения соколов с попугаями и воробьиными), то «хищники» могут оказаться родственными скорее друг другу (по крайней мере, в рамках парафилетического таксона), чем другим птицам. Элементы такой трактовки присутствуют в ряде работ (Ericson et al., 2006; Hackett et al., 2008; Fjeldså, 2013; Cracraft, 2013). Не исключено в связи с этим, что эколого-морфологическое своеобразие «хищников» – не результат конвергенций, а всего лишь сохранение предкового морфотипа или реализация предковых эволюционных тенденций.

Нынешних членов центрального надотряда «африканских наземных птиц» *Coraciimorphae* сближали в рамках ветви древесно-лесных птиц ещё в традиционных классификациях. У Уэтмора они составляли отряды *Coliiformes*, *Trogoniformes*, *Coraciiformes* и *Piciformes*. В поздних модификациях этой системы трогонов иногда включали в состав ракшеобразных в широком понимании, или исключали из состава последних удообразных (создавая для них отряд *Urupiformes* или *Vucerotiformes*). Группу *Galbulae* (характеризующуюся «дятловыми» ногами и «ракшевым» челюстным аппаратом), переносили из дятлообразных в состав ракшеобразных или создавали для них «компромиссный» отряд *Galbuliformes*. В филогении, построенной Сибли с соавторами, упомянутые группы относятся к базальной радиации *Neoaves* и разделены на уровне трёх парвклассов (табл.). Линия дятлов (парвкласс *Picae*) обособляется сразу после трёхпёрсток. Следующей от общего ствола отходит линия ракш и их родственников (парвкласс *Coraciiae*). Линия птиц-мышей (парвкласс *Coliae*) представляет собой сестринскую группу с остальными *Neoaves*, объединёнными в парвкласс *Passerae* (рис. 1). В отличие от монотипических *Picae* и *Coliae*, *Coraciiae* были раздроблены на 6 отрядов и 3 надотряда. *Galbuliformes* составили надотряд *Galbulimorphae*, надотряд *Vucerotimorphae* составили *Vucerotiformes* и *Urupiformes*, надотряд *Coraciimorphae* включает относительно компактных *Trogoniformes* и *Coraciiformes* с 2 инфраотрядами и множеством надсемейств и семейств.

Наиболее своеобразными, непохожими на остальных представителей *Coraciimorphae*, следует считать африканских птиц-мышей и мадагаскарского куrolа. Птиц-мышей на основании морфологиче-

ских и палеонтологических материалов предлагают сближать с кукушками, турако, гоацином, либо попугаями. Эта группа остается одной из наиболее загадочных с точки зрения филогенетики птиц, поскольку различные участки генома приводят к совершенно разным представлениям о родстве птиц-мышей (Wang et al., 2012; Kimball et al., 2013; Jarvis et al., 2014 и др.). Некоторые гены позволяют объединять их с Psittaciformes, что особенно примечательно, поскольку с попугаями птиц-мышей также сближает строение задней конечности, а кроме того, теперь известна ископаемая птица-мышь с клювом, как у попугаев (Maup, 2013). Ископаемые птицы-мыши очень различаются по морфологии и предполагаемому образу жизни (см. Zelenkov, Dyke, 2008) и могут быть ключевой группой для реконструкции эволюции ряда таксонов Telluraves. Для курола, составлявшего семейство Leptosomidae отряда Coraciiformes sensu lato и объединяемого Сибли с ракшами в составе подотряда Coracii, предлагают сближение с кукушками или козодоеобразными (Maup, 2008c) и даже включение в отряд Cuculiformes (без турако и гоацина, но с меситами) или надотряд Cuculimorphae (Зеленков, 2013; Зеленков, Курочкин, 2015). К сожалению, ни птицы-мыши, ни курола не фигурируют в исследовании митохондриального ДНК. По данным сравнения ядерной ДНК обе группы – базальные, последовательно обособившиеся ветви Coraciimorphae, хотя птицы-мыши могут с некоторой вероятностью составить сестринскую группу с совами (Burleigh et al., 2015), а курола – оказаться сестринской группой к кладе Strigiformes + Coraciimorphae, включая птиц-мышей (Ericson et al., 2006). Вероятно, на нынешнем этапе обеим группам следует придать ранг отрядов Coliiformes incertae sedis и Leptosomiformes incertae sedis.

Согласно большинству последних работ (Hackett et al., 2008; Burleigh et al., 2015 и др.), птицы-носороги, удоды и древесные удоды представляют собой сестринскую группу к кладе Coraciiformes sensu stricto + Piciformes, поэтому не могут быть включены в Coraciiformes sensu lato. Их предложено выделить в самостоятельный отряд Vucerotiformes (= Uropiformes). Базальное положение Vucerotiformes к ракшам и дятлам находит подтверждение и в морфологии (Зиновьев, 2008; Зеленков, 2013). По результатам сравнения митохондриальной ДНК ракшеобразные с птицами-носорогами составляют «традиционную» монофилетическую группу Coraciiformes sensu lato, с некоторой вероятностью противопоставленную группе, объединяющей трогонов и дятлообразных. В остальных работах отряд Trogoniformes единодушно считают сестринской группой к продвинутым Coraciimorphae. Внутри

Coraciiformes sensu stricto выделяют линии Alcedinoidea, Coracioidea и Meropoidea, а внутри Piciformes – линии Galbuli (оказавшихся всё же скорее «дятлами», чем «ракшами») и Pici (Fjeldså, 2013; Cracraft, 2013). Родственные отношения и таксономический ранг продвинутых Coraciimorphae и трогонообразных ныне выглядят хорошо обоснованными.

Один из самых чётко очерченных таксонов птиц, не менявший своего отрядного ранга – попугаеобразные. У Уэтмора Psittaciformes «открывают» перечисление отрядов древесно-лесной ветви, выглядя достаточно обособленными как от ракшеобразных и близких к ним отрядов, так и от сов-козодоев-стрижеобразных. У Сибли попугаи составляют монотипический надотряд Psittacimorphae в парвклассе Passerae, обособившийся от древа Neoaves вслед за кукушковыми. Сближение попугаев с кариамами, соколами и воробьиными в пределах клады «австралийских наземных птиц» – одно из самых неожиданных решений последних лет. Предположение о более тесных связях отрядных таксонов внутри австралийской ветви (составляющей надотряд Passerimorphae), чем внутри африканской ветви (3 надотряда), весьма спорно. В этой кладе Psittaciformes и Passeriformes составляют вершинную группу, называемую Psittacopasserae, впрочем, родство воробьиных и попугаев имеет довольно слабую поддержку (Burleigh et al., 2015), но зато реконструируется по редким геномным элементам ретропозонам, считающимся более надежными молекулярными маркерами (Suh et al., 2011). Морфологических свидетельств, говорящих о сестринском положении воробьиных и попугаев, нет, но найдено несколько вымерших групп с морфологией, промежуточной между соколообразными, попугаями и совообразными (Maug, 2014). Здесь следует заметить, что по результатам исследований митохондриальной ДНК попугаи с совами – сестринские группы, составляющие наиболее базальную кладу Neoaves. Так что родственные связи попугаев нельзя охарактеризовать, как полностью ясные. Внутри отряда Psittaciformes традиционно выделяли единственное семейство Psittacidae, которое впоследствии неоднократно разбивали на 2-3 семейства, затем опять возвращаясь к объединительской трактовке. По современным данным наиболее базальными выглядят реликтовые новозеландские таксоны (семейство Nestoridae), а какаду и остальные попугаи составляют две сестринских группы в ранге семейств, иногда ранг семейства придают также лори и их родственникам (Fjeldså, 2013; Cracraft, 2013).

На каких бы принципах не строили свои системы птиц разные исследователи, перечень отрядов практически все (но см. Зеленков,

2013; Зеленков, Курочкин, 2015) традиционно завершают воробьеобразными (Passeriformes). По Уэтмору этот хорошо очерченный отряд составлял вершину ветви древесно-лесных птиц, предполагалось его происхождение от общих с дятлообразными предков (концепция Pico-Passerae, поддержанная некоторыми морфологическими и экологическими данными). Вместе с тем Passeriformes, составляющие около двух третей всего современного разнообразия класса, издавна противопоставлялись остальным птицам на «нетаксономическом» уровне: невробьиные (Non-passerines) – воробьиные (Passerines). У Сибли с соавторами воробьеобразные – сестринская кладка к ((Ciconiiformes + Gruiformes) + Columbiformes), составляющая вместе с ними надотряд Passerimorphae. Примечательно, что и дятлы и попугаи в этой системе очень далеки от Passeriformes. По сходству митохондриального генома, Passeriformes – сестринская группа к Coraciiformes + (Piciiformes + Trogoniformes), т.е. трактовка связей отряда близка к уэтморовской. Наконец, по результатам анализа ядерной ДНК воробьеобразных и попугаеобразных объединили в группу Psittacopasserae австралийской ветви Telluraves (см. выше). Современные попугаи, как и их ископаемые родственники, имеют очень специализированную зигодактильную стопу, которая была характерна, в том числе, для вымерших родственников воробьиных, представленных в ископаемом состоянии семейством Zygodactylidae (Mayr, 2009). Таким образом, независимые свидетельства (ядерные и палеонтологические данные) указывают на происхождение воробьиных от зигодактильных предков, что выглядит нонсенсом для классического морфолога. Однако совсем недавно появилось морфогенетическое объяснение этой удивительной перестройке (см. Botelho et al., 2014), при этом важно, что зигодактильные Zygodactylidae имели не свойственную современным птицам вариабильность в строении стопы (Mayr, Zelenkov, 2009) – это и могло однажды в эволюции обусловить утерю зигодактилии.

Отряд воробьеобразных традиционно разбивали на два обширных подотряда: кричащих (Clamatores, Suboscines или Tyranni) и певчих (Oscines или Passeri) воробьиных. Ещё несколько небольших групп (Acanthisitti, Eurylaimi, Menurae) то выделяли, то включали в состав этих групп. Система семейств внутри отряда (особенно внутри певчих воробьиных) была в значительной степени принята на договорной основе («Базельский» порядок, порядок Делакура-Вори), и до ревизий последних десятилетий не отражала филогенетические связи (Карташев, 1974; Паевский, 2013; Коблик и др., 2014 и др.). В системе Сибли подотряд кричащих воробьиных разбит на три инфраотряда, в одном

из которых принимается 3 парвотряда. Певчие выглядят более мономорфными, они разделены на парвотряды Corvida и Passerida с тремя надсемействами в каждом.

Согласно последним (в том числе полногеномным) исследованиям наиболее базальная клада отряда Passeriformes – новозеландские стрелки (*Acanthisitti*), противостоящие кладе Eupasserres, включающей кричащих и певчих воробьиных. Подотряд *Tyranni* (= *Suboscines*) в свою очередь делится на клады кричащих Старого Света (*Eurylaimides*) и кричащих Нового Света (*Tyrannides*). В составе подотряда *Passeri* (= *Oscines*) бывший парвотряд *Corvida* превратился в парафилетический таксон – группу более древних семейств, из состава которой выделился «ствол» *Passerida* (Cracraft, 2014). Однако филогенетические схемы, на основе которых устанавливают родственные связи воробьиных и группируют их в семейства и роды, весьма противоречивы, а многие таксономические решения пока не могут вызывать удовлетворения (см. напр. обзор: Коблик и др., 2014).

Таблица. Классификации птиц по Уэтмору (Wetmore, 1960) и Сибли и Монро (Sibley, Monroe, 1990).

Table. Comparison of classifications of birds by Wetmore (1960) and Sibley and Monroe (1990).

А. Уэтмор (1960):	Ч. Сибли с соавт. (1990):
SUBCL. NEORNITHES	SUBCL. NEORNITHES
SUPEROR. IMPENNES	INFRACL. EOAVES
Sphenisciformes	
	PARVCL. RATITAE
SUPEROR. NEOGNATHAE	1. Struthioniformes
2. Struthioniformes	2. Tinamiformes
3. Rheiformes	
4. Casuariiformes	INFRACL. NEOAVES
5. Apterygiformes	
6. Tinamiformes	PARVCL. GALLOANSERAE
7. Gaviiformes	SUPEROR. GALLOMORPHAE
8. Podicipediformes	3. Cractiformes
9. Procellariiformes	4. Galliformes
10. Pelecaniformes	SUPEROR. ANSERIMORPHAE
11. Ciconiiformes	5. Anseriformes
12. Anseriformes	
13. Falconiformes	PARVCL. TURNICAE
14. Galliformes	6. Turniciformes
15. Gruiformes	
16. Charadriiformes	PARVCL. PICAE
17. Columbiformes	7. Piciformes
18. Psittaciformes	
19. Cuculiformes	PARVCL. CORACIAE

20. Strigiformes	SUPEROR. GALBULIMORPHAE
21. Caprimulgiformes	8. Galbuliformes
22. Apodiformes	SUPEROR. BUCEROTIMORPHAE
23. Coliiformes	9. Bucerotiformes
24. Trogoniformes	10. Upupiformes
25. Coraciiformes	SUPEROR. CORACIIMORPHAE
26. Piciformes	11. Trogoniformes
27. Passeriformes	12. Coraciiformes
	PARVCL. COLIAE
	13. Coliiformes
	PARVCL. PASSERAE
	SUPEROR. CUCULIMORPHAE
	14. Cuculiformes
	SUPEROR. PSITTACIMORPHAE
	15. Psittaciformes
	SUPEROR. APODIMORPHAE
	16. Apodiformes
	17. Trochiliformes
	SUPEROR. STRIGIMORPHAE
	18. Musophagiformes
	19. Strigiformes
	SUPEROR. PASSERIMORPHAE
	20. Columbiformes
	21. Gruiformes
	22. Ciconiiformes
	23. Passeriformes

Заключение

В России и большинстве других стран Северной Евразии классификации класса Aves на основании молекулярных данных не получили широкого распространения (может, пока и к лучшему) и большинство орнитологов, по традиции, пользуется вариантами классической системы, восходящей к Уэтмору (например, Степанян, 2003; Коблик и др., 2006). На будущее просматриваются три альтернативы:

а) продолжать пользоваться бытовавшими на рубеже XX-XIX вв. вариантами классической системы, в ожидании «окончательного решения вопроса» исследователями полного генома;

б) перейти на один из рекомендованных молекулярно-филогенетических вариантов системы, мирясь с его недостатками;

в) постепенно модернизировать используемый вариант традиционной системы, вводя новшества, по которым достигается консенсус с молекулярными систематиками. К таким решениям в области макросистематики, касающимся фауны Северной Евразии, очевидно, следует отнести признание Galloanseres (курообразных и гусеобразных) сестринской группой по отношению к Neoaves и, соответственно, перемещение их в начало списков птиц Северной Евразии (перед

гагарами); сближение отрядов фламинго и поганок; включение трёхпёрсток в отряд ржанкообразных; возможно – разделение на отрядном уровне ястребообразных и соколообразных, выделение дроф в самостоятельный отряд и ряд других новшеств. Именно такой подход ближе всего авторам настоящего сообщения.

Литература

Держинский Ф.Я. 1982. Адаптивные черты в строении челюстного аппарата некоторых гусеобразных птиц и вероятные пути эволюции отряда// Зоол. журн., 61(7): 1030–1041.

Зеленков Н.В. 2013. Система птиц (Aves: Neornithes) в начале XXI века// Тр. Зоол. ин-та РАН. Прил. 2: 174–190. **Зеленков** Н.В., **Курочкин** Е.Н. 2015. Класс Aves//Ископ. рептилии и птицы. Ч. 3. М. *В печати*.

Зиновьев А.В. 2008. Типы взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы птиц и их возможный генезис//Зоол. журн., 87(2): 197–205.

Карташев Н.Н. 1974. Систематика птиц. М., 342 с.

Коблик Е.А. 2001. Систематика птиц: некоторые итоги и перспективы// Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков: Тр. Междунар. конф. «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии». Казань: 132–149. **Коблик** Е.А. 2010. Систематика, филогения и эволюция древненёбных птиц//Древненёбные птицы (очерки филогении, систематики, биологии, морфологии и хозяйственного использования). М.: 6–58. **Коблик** Е.А., **Волков** С.В., **Мосалов** А.А. 2014. Современные взгляды на систему Воробьеобразных (Passeriformes): спорные решения и «узкие места»//Зоол. журн., 93 (10): 1186–1198. **Коблик** Е.А., **Редькин** Я.А., **Архипов** В.Ю. 2006. Список птиц Российской Федерации. М., 281 с.

Паевский В.А. 2013. Филогения и классификация воробьинообразных птиц, Passeriformes//Успехи совр. биол., 133(4): 401–416.

Степанян Л.С. 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М., 808 с.

Beddard F.E. 1898. The structure and classification of birds. London, New York, Bombay, 548 p.

Bock W.J. 1969. The origin and radiation of birds//Ann. N.-Y. Acad. Sci., 167: 147–155.

Botelho J.F., **Smith-Paredes** D., **Nuñez-Leon** D., **Soto-Acuña** S., **Vargas** A.O. 2014. The developmental origin of zygodactyl feet and its possible loss in the evolution of Passeriformes//Proc. Royal Soc. B., 281: 20140765.

Brinkmann J. 2010. Vergleichende Untersuchungen an der Hinterextremität palaeognather Vögel im Hinblick auf deren phylogenetische Systematik. Tübingen, 502 S.

Burleigh J.G., **Kimball** R.T., **Braun** E.L. 2015. Building the avian tree of life using a large scale, sparse supermatrix//Mol. Phyl. Evol., 84: 53–63.

Chubb A.L., 2004. New nuclear evidence for the oldest divergence among neognath birds: the phylogenetic utility of ZENK (i)//*Mol. Phyl. Evol.*, 30: 140–151.

Cracraft J. 2013. Avian higher-level relationships and classification: nonpasseriforms//*The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World*. 4th ed., V. 1, Eastbourne, UK.: xxi-xliiii. **Cracraft** J. 2014. Avian higher-level relationships and classification: passeriforms//*The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World*. 4th ed., V. 2, Eastbourne, UK.: xvii-xlv.

del Hoyo J., **Collar** N.J., (Eds.) 2014. *HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World*. V. I Non-passerines. Barcelona, 903 p. **del Hoyo** J., **Elliott** F., **Sargatal** J., **Christie** D.A. (Eds.) 1992-2013. *Handbook of the Birds of the World*. V. 1-17. Barcelona.

Dickinson E.C., **Christidis** L. (Eds.) 2014. *The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World*. 4th. Edition, V. 2. Eastbourne, UK, 752 p. **Dickinson** E.C., **Remsen** J.V. (Eds.) 2013. *The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World*. 4th. Edition, V. 1. Eastbourne, UK, 461 p.

Ericson P.G.P. 2008. Current perspectives on the evolution on birds//*Contrib. Zool.*, 77 (2): 109–116. **Ericson** P.G.P. 2012. Evolution of terrestrial birds in three continents: biogeography and parallel radiations//*J. Biogeogr.*, 39 (5): 813–824. **Ericson** P.G.P., **Anderson** C.L., **Britton** T., **Britton** T., **Elzanowski** A., **Johansson** U.S., **Kallersjö** M., **Ohlson** J.I., **Parsons** T.J., **Zuccon** D., **Mayr** G. 2006. Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils//*Biol. Let.*, 2 (4): 543–547.

Fain M.G., **Houde** P. 2004. Parallel radiations in the primary clades of birds//*Evolution*, 58 (11): 2558–2573.

Fjeldså J., 2013. Avian classification in flux//*Handbook of the Birds of the World*. Special vol.: New Species and Global Index. Barcelona: 77–146.

Gibb G.C., **Kardailsky** O., **Kimball** R.T., **Brown** E.L., **Penny** D. 2007. Mitochondrial genomes and avian phylogeny: complex characters and resolvability without explosive radiations// *Mol. Biol. Evol.*, 24 (1): 269–280. **Gibb** G.C., **Kennedy** M., **Penny** D. 2013. Beyond phylogeny: pelecaniiform and ciconiiform birds, and long-term nice stability//*Mol. Phyl. Evol.*, 68: 229–238.

Gill F., **Donsker** D. (Eds.) 2013. *IOC World Bird List* (v 4.3). doi: 10.14344/IOC.ML.4.3.

Hackett S.J., **Kimball** R.T., **Reddy** S., **Bowie** R.C.K., **Braun** E.L., **Braun** M.J., **Chojnowski** J.L., **Cox** W.A., **Han** K.-L., **Harshman** J., **Huddleston** C.J., **Marks** B.D., **Miglia** K.J., **Moore** W.S., **Sheldon** F. H., **Steadman** D.W., **Witt** C.C. and **Yuri** T. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history//*Science*, 320 (5884): 1763–1768.

Haddrath O., **Baker** A.J., 2012. Multiple nuclear genes and retroposons support vicariance and dispersal of the palaeognaths, and an Early Cretaceous origin of modern birds//*Proc. Roy. Soc.*, 279: 4617–4625.

Hedges S.B., **Simmons** M.D., van **Dijk** M.A.M., **Caspers** G.-J., de **Jong** W.W., **Sibley** Ch.G. 1995. Phylogenetic relationships of the hoatzin, an enigmatic South American bird//*Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92 (25): 11662–11665.

Jarvis E. J., Mirarab S., Aberer A.J., Li B., Houde P. et al., 2014. Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds//*Science* 346 (6215): 1320 – 1331.

Johansson U.S., Parsons T.J., Irestedt M. and Ericson P.G.P. 2001. Clades within the 'higher land birds', evaluated by nuclear DNA sequences//*J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 39 (1): 37–51.

Kimball R.T., Wang N., Heimer-McGinn V., Ferguson C., Braun E.L. 2013. Identifying localized biases in large datasets: a case study using the avian tree of life//*Mol. Phyl. Evol.* 69: 1021–1032.

Ligon J.D. 1967. Relationships of the cathartid vultures//*Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 651: 1–26.

Livezey B.C., Zusi R.L. 2006. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. I//*Bull. Carnegie Mus. Natur. Hist.*, 37: 1–544. **Livezey B.C., Zusi R.L.** 2007. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion//*Zool. J. Linn. Soc.*, 149 (1): 1–95.

Mayr G. 2004. Morphological evidence for sister group relationship between flamingos (Aves: Phoenicopteridae) and grebes (Podicipedidae)//*Zool. J. Linn. Soc.*, 140 (2): 157–169. **Mayr G.** 2008a. Avian higher-level phylogeny: well-supported clades and what we can learn from a phylogenetic analysis of 2954 morphological characters//*J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 46 (1): 63–72. **Mayr G.** 2008b. The higher-level phylogeny of birds – when morphology, molecules, and fossils coincide//*Oryctos*, 7: 67–73. **Mayr G.** 2008c. The Madagascan “Cuckoo-roller” (Aves: Leptosomidae) is not a roller – notes on the phylogenetic affinities and evolutionary history of a “living fossil”//*Acta Ornithol.*, 43 (2): 226–230. **Mayr G.** 2009. Paleogene fossil birds. Berlin, Heidelberg, 262 p. **Mayr G.** 2011. Metaves, Mirandornithes, Strisores, and other novelties – a critical review of the higher-level phylogeny of neornithine birds//*J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 49 (1): 58–76. **Mayr G.** 2013. Late Oligocene mousebird converges on parrots in skull morphology//*Ibis*, 155: 384–396. **Mayr G.** 2014. The origins of crown group birds: molecules and fossils//*Palaeontology*, 57 (2): 231–242. **Mayr G.** 2015. New remains of the Eocene *Prophaethon* and the early evolution of tropicbirds (Phaethontiformes)//*Ibis*, 157 (1): 54–67. **Mayr G., Zelenkov N.V.** 2009. New specimens of zygodactylid birds from the middle Eocene of Messel, with description of a new species of *Primozygodactylus*//*Acta Palaeontol. Polon.*, 54 (1): 15–20.

Mindell D.P., Sorenson M.D., Huddleston, C.J., Miranda H.C., Knight A., Sawchuk S.J., Yuri T. 1997. Phylogenetic relationships among and within select avian orders based on mitochondrial DNA//*Avian molecular evolution and systematics*. San Diego, London, Boston, New-York, Sydney, Tokyo, Toronto: 214–247.

Mitchell K., Llamas B., Soubrier J., Rawlense N., Worthy T.H., Wood J., Lee M.S.Y., Cooper A. 2014. Ancient DNA reveals elephant birds and kiwi are sister taxa and clarifies ratite bird evolution//*Science*, 344: 898–900.

Morony J.J. Jr., Bock W.J., Farrand J. Jr. 1975. Reference list of the birds of the World. New York, 208 p.

Pacheco M.A., Battistuzzi F.U., Lentino M., Aguilar R.F., Kumar S., Escalante A.A., 2011. Evolution of modern birds revealed by mitogenomics: Timing the radiation and origin of major orders//*Mol. Biol. Evol.*, 28: 1927–1942.

Prager E.M., Wilson A.C. 1980. Phylogenetic relationships and rates of evolution in birds//*Acta XVII Congr. Intern. Ornithol. V. 2*: 1209–1214.

Pratt R.C., Gibb G.C., Morgan-Richards M., Phillips M.J., Hendy M.D., Penny D. 2009. Toward resolving deep Neoaves phylogeny: data, signal enhancement, and priors//*Mol. Biol. Evol.*, 26: 313–326.

Sibley Ch.G., Ahlquist J.E., Monroe B.L. 1988. A classification of birds of the World based on DNA-DNA hybridization studies//*Auk*, 105 (3): 409–423.

Sibley Ch.G., Ahlquist J.E. 1990. Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution. New Haven–London: 976 p. **Sibley Ch.G., Monroe B.L. jr.**, 1990. Distribution and Taxonomy of Birds of the World. New Haven–London: i-xxiv; 1111 p.

Smith N.D. 2010. Phylogenetic analysis of Pelecaniformes (Aves) based on osteological data: implications for waterbird phylogeny and fossil calibration studies//*PLoS ONE*, 5 (10): e13354.

Suh A., Paus M., Kieffmann M., Churakov G., Franke F.A., Brosius J., Kriegs J.O., Schmitz J. 2011. Mesozoic retroposons reveal parrots as the closest living relatives of passerine birds// *Nature comm.*, 2: 443.

van Tuinen M., Sibley C.G., Hedges S.B. 2000. The early history of modern birds inferred from DNA sequences of nuclear and mitochondrial ribosomal genes// *Mol. Biol. Evol.*, 17 (3): 451–457.

Wang N., Braun E.L., Kimball R.T. 2012. Testing hypotheses about the sister group of the Passeriformes using an independent 30 locus dataset//*Mol. Biol. Evol.*, 29: 737–750.

Wetmore A. 1960. A classification for the birds of the world//*Smiths. Miscel. Coll.*, 139 (1): 1–37.

Worthy, Scofield, 2012. Twenty-first century advances in knowledge of the biology of moa (Aves: Dinornithiformes): a new morphological analysis and moa diagnoses revised//*New Zeal. J. Zool.*, 39 (2): 87–153.

Zelenkov N.V., Dyke G.J. 2008. The fossil record and evolution of mousebirds (Aves: Coliiformes)//*Palaeontology*, 51 (6): 1403–1418. **Zhang G., Li C., Li Q., Li B., Larkin D. et al.**, 2014. Comparative genomics reveals insights into avian genome evolution and adaptation//*Science*, 346 (6215): 1311–1320.

Summary

E.A. Koblik, N.V. Zelenkov. What is happening with the macrosystematics of birds? 25 years after the system of Sibley.

A review of the modern views on the avian phylogeny and systematics is presented. Detailed accounts for all taxonomic groups are provided. The observed conflicts between molecular, morphological and paleontological data indicate that the current views on the higher-order avian relationships require further modifications.

Вид или не вид?

Спорные таксономические трактовки птиц Северной Евразии

Я.А. Редькин¹, В.Ю. Архипов^{2,3}, С.В. Волков⁴,

А.А. Мосалов⁵, Е.А. Коблик¹

¹Москва, Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ

²Московская обл., Пушкино, Институт биофизики РАН

³Новгородская обл., Холм, заповедник «Рдейский».

⁴Москва, Институт проблем экологии и эволюции РАН

⁵Москва, Институт биологии и химии МПГУ

e-mail: yardo@mail.ru, koblik@zmmu.msu.ru

Систематика животных претерпевает в настоящее время существенные концептуальные изменения вследствие широкого применения филогенетического подхода, базирующегося, в первую очередь, на молекулярно-генетических методах анализа родства. С расширением наших знаний о межвидовой гибридизации в природе критерий репродуктивной изоляции уже не является решающим при присвоении тем или иным формам видового статуса. Биологическая концепция вида может оказаться неприменимой в следующих случаях:

- когда доказана устойчивая гибридизация между эволюционно удалёнными видами в зонах их контакта, оказывающая существенное влияние на фенотипический облик одной или обеих родительских форм;
- когда выражены широкие проявления «внутривидового» полиморфизма, имеющего вероятно гибридогенное происхождение;
- когда близкородственные формы разобщены географически, что не позволяет оценить степень их обособленности друг от друга путем анализа репродуктивных взаимоотношений, и придать формам определённый таксономический ранг.

В связи с этим современные задачи зоологической систематики в целом, и систематики птиц в частности, состоят в создании системы, основанной на комплексном применении критериев всего разнообразия концепций трактовки понятия «вид». При придании таксономического ранга «проблемным» формам по-прежнему необходимо действовать с учетом: (а) уровня морфологической обособленности объектов; (б) прослеженных филогенетических взаимоотношений; (в) сведений о пространственной, экологической и этологической специфике тех или иных форм, (г) данных об их репродуктивных взаимоотношениях (del Hoyo, Collar, 2014).

Молекулярно-генетические методы во многих случаях обращают внимание исследователя на существование морфологически близких

т.н. «криптических» форм и служат, по сути, единственным средством для адекватной оценки родственных связей в крупных политипических комплексах (например, в составе родов *Larus*, *Motacilla*, *Lanius*, *Remiz* и др.). С другой стороны по данным молекулярно-генетического анализа некоторые хорошо обособленные морфологически и экологически формы, традиционно считающиеся видами, «встраиваются внутрь» группировок другого вида, что создает трудности с их таксономическими трактовками. Ряд аллопатрических форм и популяций внутри некоторых традиционно понимаемых видов, напротив, по генетическим признакам оказываются обособленными практически на видовом уровне, что является следствием их более длительной географической изоляции.

Нельзя игнорировать и субъективные факторы, отражающиеся на принятии таксономических решений, включая разницу во взглядах, подходах и традициях научных школ и отдельных исследователей, сформировавшихся в Северной Евразии и «на западе».

Исходя из сказанного, мы выделяем ряд категорий неоднозначно трактуемых таксонов близкого к видовому ранга в фауне птиц Северной Евразии и приводим несколько примеров в качестве иллюстраций. Научная номенклатура дана по: Коблик, Архипов, 2014, с небольшими изменениями; в квадратных скобках приведена точка зрения на таксон в широком понимании.

Виды, традиционно объединявшиеся с другими, но не близкородственные им (имеющие существенные генетические различия). Ошибочность прежних трактовок обусловлена либо внешним (иногда очень поверхностным) сходством (например, *Acrocephalus [arundinaceus] orientalis*, *Sitta [europaea] arctica*, *Parus [lugubris] hyrcanus*), либо наличием гибридогенного полиморфизма, исказившего исходную картину морфологических отличий (*Motacilla [flava] tshutschensis*, *Lanius [excubitor] borealis*).

Уточнение статуса восточной камышевки *Acrocephalus orientalis* представляет собой типичный пример выявления «криптического вида». Она долгое время считалась подвидом дроздовидной камышевки *A. arundinaceus* (Vaurie, 1959; Степанян, 2003), будучи сходной с последней морфологически (различия лишь в длине и формуле крыла, деталях окраски) и замещающая её в Восточной Азии без соприкосновения гнездового ареала. Согласно молекулярно-генетическим данным форма *orientalis* оказалась значительно ближе к туркестанской камышевке *A. stentoreus brunescens*, резко отличающейся от неё и от *A. arundinaceus* морфологическими особенностями (Leisler et al.,

1997; Helbig, Seibold, 1999). Исследование экологии и рекламной вокализации представителей группировки крупных (дроздовидных) камышевок подтвердило эту точку зрения (Опаев, 2010). По совокупности изученных признаков именно *A. orientalis* – наиболее архаичный представитель комплекса, имеющий черты гипотетической предковой формы всех дроздовидных камышевок (Опаев, 2010). В случае сохранения за формой *orientalis* статуса подвида *A. arundinaceus*, в состав этого же политипического вида мы должны включить *A. stentoreus* (туркестанский подвид которой образует с *A. arundinaceus* зону симпатрии, Степанян, 1983), а также *A. australis* и *A. vaughani* (Австралия, Океания), оказавшихся филогенетически ближе к *orientalis*, чем к *arundinaceus* (Leisler et al., 1997).

Якутский поползень *Sitta arctica*, описанный С.А. Бутурлиным (1907), напротив, обладает лишь поверхностным сходством с широко распространенным обыкновенным поползнем *S. europaea*. В силу обитания в труднодоступных районах северо-восточной Азии, и слабой представленности в орнитологических коллекциях эта форма долгое время оставалась малоизвестной большинству исследователей, вследствие чего её рассматривали в качестве подвида *S. europaea* прежде всего из географических соображений. Вместе с тем, С.А. Бутурлин, опираясь на значительные морфологические отличия этой птицы от азиатских подвидов обыкновенного поползня, рассматривал её не только в качестве отдельного вида, но и выделил в самостоятельный род *Arctositta* (Бутурлин, 1916). Не сомневался в видовой самостоятельности *arctica* и автор ревизии евразийских форм рода *Sitta* А. Дунаевский (Dunajewski, 1934).

На своеобразии вокализации *S. arctica* указывали Л.А. Портенко (1939) и В.В. Леонович с соавторами (Леонович и др., 1996). Анализ митохондриальной ДНК (в основном ген ND2, 1041 н.п.) показал, что *S. arctica* далеко отстоит от всех группировок форм *Sitta europaea sensu lato* (Zink et al., 2006). Изучение коллекционного материала, накопленного к началу XXI в., показало, что гнездовой ареал формы *arctica* соприкасается и частично перекрывается с ареалами 3-х подвидов обыкновенного поползня: в бассейне правых притоков Енисея – с *S. eu. asiatica*, в южных частях Якутии – с *S. eu. baicalensis*, и в области Корякского нагорья – с *S. eu. albifrons* (Redkin, Konovalova, 2006). При этом, сведений о существовании гибридов между ними почти нет, а иногда специально подчеркивается их отсутствие (Кищинский, Лобков, 1979).

Существенные морфологические отличия *S. arctica* от всех подвидов *S. europaea* прослеживаются в деталях окраски оперения и пластических признаках (Redkin, Konovalova, 2006). Для якутского популяционного варианта характерны иная топография распределения тёмных полей на голове, рулевых перьях и исподе крыла, другой характер распространения каштанового оттенка на нижней стороне тела и подхвостье, сходный у птиц обоих полов (и хорошо отличимый у самцов и самок *S. europaea*), иное строение ног, вершины крыла и клюва. Таким образом, *S. arctica* по всем критериям соответствует понятию хорошо обособленного самостоятельного вида, чему, лишь по недоразумению, не уделялось должного внимания.

Оценка отдельных форм и их группировок, входящих в состав широко распространенных сложных политипических комплексов, составляет наибольшие трудности, поскольку их уровень морфологических и экологических различий, как правило, оказывается неодинаков. Как было показано на примере группировки дроздовидных камышевок, такие задачи требуют максимально комплексного подхода к принятию таксономических решений, а применение только экологических и морфологических методов оказывается недостаточным. Это утверждение относится к случаям, в которых морфологический облик и экологические связи исходных эволюционно удалённых форм оказываются трансформированными вследствие длительной гибридизации между ними. Адекватная оценка таких ситуаций с позиций биологической концепции вида (отрицание возможности широкого обмена генами между формами видовой ранга) оказывается невозможной. Более верную таксономическую оценку удаётся дать только с использованием филогенетических построений, в чем важнейшую роль играет ДНК-анализ. Приведём два случая.

Индивидуальную и географическую изменчивость, представителей одного из «проблемных» комплексов – желтых трясогузок *Motacilla flava sensu lato*, Э. Майр (Mayr, 1956) охарактеризовал как загадочную, признав данный случай наиболее «головоломным» во всей палеарктической авифауне. Разногласия исследователей заключались главным образом в количестве признаваемых таксонов, их распространении и характере взаимоотношений в районах пространственных контактов. Согласно крайней точке зрения все представители этой группировки рассматриваются как географические расы единого политипического вида (Vaurie, 1959; Cramp S., 1988; Dickinson, 2003 и др.). Однако, накопившиеся сведения об особенностях образа жизни, пространственных и репродуктивных взаимоотношениях отдельных

форм позволили обосновать видовую самостоятельность некоторых из них, для других же, напротив, подтвердить их конспецифичность и филогенетическую близость (обзор: Редькин, 2001а,г). При этом видовой статус был в первую очередь предложен для форм, надёжно маркированных резкими отличиями окраски головы самцов: желтолобой (*M. lutea*), черноголовой (*M. feldegg*) и зеленоголовой (*M. taivana*) трясогузок. Прочие же, более сходно окрашенные формы, оставались в составе единого политипического вида *M. flava*, хотя, например, в работах В.В. Гричика (1991, 1992, 1994) для некоторых из них, констатировались существенные отличия в проявлении полового диморфизма и особенностях окраски ювенильного наряда.

В результате новейших исследований как внешней морфологии (Редькин, 2001а-г), так и участков генома (Voelker, 2002; Odeen, Bjorklund, 2003; Pavlova et al., 2003) в составе группы желтых трясогузок было установлено существование двух филогенетически удаленных комплексов: западного, включающего формы *flava*, *iberiae*, *cinereocapilla*, *thunbergi*, *pygmaea*, *beema*, *leucocephala*, *zaisanensis*, *flavissima*, *lutea*, *feldegg* и *melanogrisea*, и восточного, в состав которого вошли формы *tschutschensis*, *simillima*, *plexa*, *taivana* и *macronyx* (рис.1). Восточный комплекс, в свою очередь, распался на 2 группы: северо-восточную – объединившую первые три формы в составе вида берингийская желтая трясогузка (*M. tschutschensis*), и юго-восточную – включающую формы, трактуемые как самостоятельные виды зеленоголовая (*M. taivana*) и китайская желтая (*M. macronyx*) трясогузки на основе данных о репродуктивных взаимоотношениях (Редькин, 2001а,б; Pavlova et al., 2003). Наиболее заметные морфологические отличия трёх очерченных группировок выражены в различном проявлении полового диморфизма, хорошо выраженного у представителей западного комплекса форм и практически отсутствующего у «восточных» желтых трясогузок (Гричик, 1991, 1992; Редькин, 2001а,г), в топографии окраски оперения ювенильного наряда (Редькин, 2001б), а также расцветке первого зимнего наряда. Кроме того, три группы заметно различаются строением когтя заднего пальца и внешних опахал первостепенных маховых (Редькин, 2001а,г).

«Камнем преткновения» для понимания взаимоотношений желтых трясогузок западного (*M. flava sensu lato*) и восточного (*M. tschutschensis sensu lato*) комплексов стало наличие в их составе «сероголовых форм» с практически неразличимыми взрослыми самцами. Особую проблему составляло существование расы *M. f. thunbergi*, распространенной во многих районах Северной и Восточной Европы

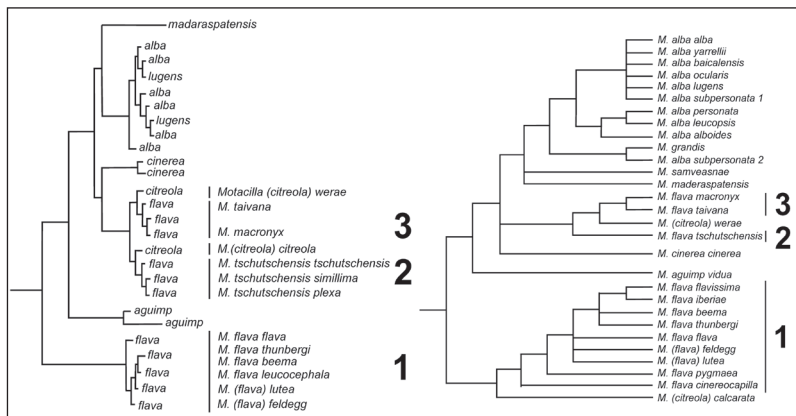


Рис. 1. Фрагменты филогенетических деревьев трясогузок рода *Motacilla*, построенных на основе анализа митохондриальной ДНК, по Voelker, 2002 (слева); Odeen, Bjorklund, 2003 (справа): 1 – западный комплекс форм *M. flava* complex; 2 – северо-восточная группа желтых трясогузок; 3 – юго-восточная группа форм желтых трясогузок.

Fig. 1. Fragments of phylogenetic trees of *Motacilla* based on mitochondrial DNA sequences from: Voelker, 2002 (on the left side); Odeen, Bjorklund, 2003 (on the right side):

1 – western group of *M. flava* complex; 2 – north-east group of *M. flava* complex; 3 – south-east group of *M. flava* complex.

симпатрично с номинативным подвидом *M. flava flava* (обзор: Редькин, 2001а,г; Сотников, 2006). Пространственные и репродуктивные взаимоотношения этих форм многократно обсуждались в литературе, причем, наряду с фенотипически чистыми особями *thunbergi* и *flava*, авторы отмечали все варианты переходов между ними и численное доминирование в отдельных областях «промежуточных» птиц. Как показали целенаправленные исследования (там же) особенности окраски и пластические признаки самцов «*thunbergi*» оказываются неотличимыми от таковых северо-сибирской формы *M. tschutschensis plexa*, принадлежащей восточному комплексу форм (так называемый «чистый фенотип» *thunbergi*), или сближаются с таковыми *flava*, образуя посредством гибридов плавный переход к чистому фенотипу последней. По результатам анализа митохондриальной ДНК, все изученные особи из Европейской России, отнесенные к «*thunbergi*», оказались в составе западного комплекса форм, тогда как все птицы аналогичной окраски из сибирских популяций, определяемые как «*plexa*», относятся к северо-восточной группировке (Pavlova et al., 2003). В Европе такие самцы образуют пары с самками, обладающими окраской, свойственной западному комплексу форм (Sammalisto, 1968; Гричик,

1991). Существенных особенностей (кроме частичной редукции светлой брови), позволяющих отделить самок, относящихся именно к форме *thunbergi*, вычленив не удастся. Анализ ювенильного наряда популяций европейского северо-востока, где среди взрослых самцов преобладают особи «*thunbergi*», показал, что в этих районах встречаются экземпляры с ювенильной окраской, свойственной формам как западного, так и восточного комплекса, а также промежуточные особи (Редькин, 2001б). Следует отметить, что в Западной Сибири также имеется довольно обширная зона симпатрии *M. flava beema* (белоухой желтой трясогузки) и *M. tschutschensis plexa* в пределах которой эти формы населяют разные стации, ведут себя как хорошо обособленные виды (Бойко, 1998а,б; van Oosten, Emtsev, 2013), а гибридизация между ними здесь носит лишь случайный характер (Редькин, 2001г).

Перечисленные факты удается непротиворечиво объяснить, только признав птиц фенотипа *thunbergi* результатом гибридизации двух видов – *Motacilla flava* (подвид *M. f. flava*) и *M. tschutschensis* (подвид *M. tsch. plexa*) – сопровождающейся односторонним замещением митохондриального генома. Важно подчеркнуть, что современные гнездовые популяции Восточной и Северной Европы характеризуются стабильно полиморфным фенотипическим составом самцов (*flava* x *plexa*), при более мономорфном составе взрослых самок, представленном исключительно особями, с признаками западного комплекса. Данное обстоятельство указывает на то, что в «чистом виде» форма *plexa* отсутствует на указанных территориях и, следовательно, эти районы не могут рассматриваться в качестве современной гибридной зоны. По нашему мнению, этот случай следует рассматривать в качестве примера гибридогенного полиморфизма популяций формы *M. f. flava*, являющегося следствием широкой гибридизации, происходившей в указанных районах в прошлом.

Надвидовой комплекс крупных сорокопутов рода *Lanius* представляет собой ещё одну чрезвычайно неоднородную в филогенетическом отношении группу форм, таксономический статус которых часто трактуется неоднозначно. Большинство из них традиционно объединяли в вид *L. excubitor* («серый сорокопут») включающий до 20 подвидов, распространенных в Евразии, северной части Африки и Северной Америке. Дискуссионно таксономическое положение серых сорокопутов Северной и Восточной Европы. Многие исследователи обращали внимание на чрезвычайную изменчивость окраски птиц, встречающихся в этих регионах (обзор: Тайкова, Редькин, 2014; Tajkova, Red'kin, 2014), объясняя явление следствием близкого сосед-

ства нескольких хорошо выраженных географических рас, дальними залётами, наличием сезонных миграций за пределами гнездового ареала, или же проявлением полиморфизма окраски местных популяций.

Современные результаты филогеографического анализа, основанные на изучении последовательностей митохондриальных генов, показали, что формы, ранее объединявшиеся в составе «серого сорокопута», принадлежат к двум филогенетически удалённым комплексам, один из которых включает и другие хорошо обособленные виды крупных сорокопутов (Klassert et al., 2008; Olsson et al., 2010; Poelstra, 2010). Первый комплекс объединил европейские популяции *L. excubitor excubitor* и лесостепную расу серого сорокопута *leucopterus*, пустынные формы *lahtora*, *pallidirostris*, *aucheri*, *buryi*, мадагаскарского серого сорокопута *L. uncinatus*, а также африканских *leucopygos*, *elegans*, *algeriensis* и форму *koenigi* с Канарских островов. В состав второго комплекса вошли все прочие азиатские и североамериканские подвиды серого сорокопута, иберийская тёмноокрашенная форма *L. meridionalis*, клинохвостый сорокопут *L. sphenocercus*, американский сорокопут *L. ludovicianus* и сомалийский сорокопут *L. somalicus*. На основе кластеризации внутри очерченных комплексов, была обоснована необходимость рассмотрения нескольких группировок, ранее объединявшихся в *L. excubitor sensu lato* в качестве самостоятельных видов (рис. 2).

Представители «серых сорокопутов», обитающие на территории Северной Евразии должны быть отнесены к трём политипическим видам: собственно серый сорокопут *L. excubitor sensu stricto*, населяющий большую часть Европы, Зауралья, лесостепную и север степной зоны Западной Сибири; пустынный сорокопут *L. lahtora*, представленный на нашей территории расой *L.l.pallidirostris*; а также северный сорокопут *L. borealis*, включающий палеарктические и неарктические расы.

Пустынный сорокопут – *L. lahtora*, распространен в аридной зоне от Ближнего Востока до восточных районов Индии, западных предгорий Алтая, Центральной Монголии и пустыни Алашань в Китае. К северу его ареал доходит до Калмыкии, Волжско-Уральского междуречья, верховий Эмбы и Центрального Казахстана. В ряде современных работ форма *pallidirostris* отнесена к так называемому «ожному серому сорокопуту» *L. meridionalis* (Коблик и др., 2006; Панов, 2008; Сотников и др., 2014 и др.), что оказалось неверным (Klassert et al., 2008; Olsson et al., 2010; Poelstra, 2010). Помимо экологических различий пустынный сорокопут резко отличается от *L. excubitor* размера-

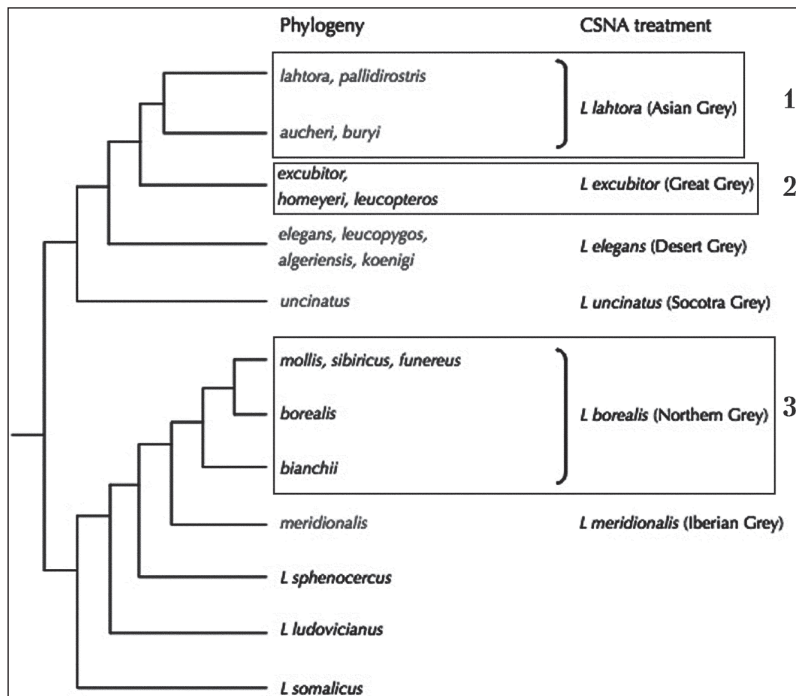


Рис. 2. Формализованная схема филогенетических связей форм группировки серых сорокопутов *Lanius excubitor sensu lato* и близкородственных видов (по Olsson et al., 2010; Poelstra, 2010). В правой части схемы обозначены группировки и формы, заслуживающие видового статуса: 1. *L. lahtora*; 2. *L. excubitor*; 3. *L. borealis*.

Fig. 2. Formalized scheme of phylogenetic relationships of the forms of gray shrikes (*Lanius excubitor sensu lato*) and related species (for Olsson et al., 2010; Poelstra, 2010). In the right part of the scheme the groups and individual forms deserving species status, are marked off. 1. *L. lahtora*; 2. *L. excubitor*; 3. *L. borealis*.

ми и пропорциями частей тела, иным строением крыла, хвоста и ног; топографией пигментации маховых перьев; иным характером окраски ювильного наряда. Гибриды между серым и пустынным сорокопутом неизвестны (Тайкова, Редькин, 2014).

Северный сорокопут – *L. borealis* гнездится в зоне тайги и лесотундры в Северной Америке (*L.b. borealis* и *L.b. invictus*), Сибири к востоку от бассейна Оби (*L.b. sibiricus*), в пределах Алтае-Саянской горной системы (*L.b. mollis*), в Тянь-Шане (*L.b. funereus*), а также на Сахалине (*L.b. bianchii*). Все подвиды морфологически надёжно отличаются от других представителей группировки крупных сорокопутов и имеют общие черты: развитие бурых и охристых оттенков в осеннем

наряде, хорошо заметная поперечная исчерченность нижней стороны тела, наличие только одного белого «зеркальца» в основании перво-степенных маховых, относительно широкое распространение черной окраски на внутренних опахалах крайних рулевых перьев. Сочетание этих и других, менее заметных, признаков позволяет точно определять даже единичные экземпляры этого вида.

Идентификация сорокопутов, встречающихся на севере и востоке Европы, а также в Зауралье, сильно затруднена вследствие индивидуальной изменчивости окраски, свойственной собственно серому сорокопугу (*L. excubitor sensu stricto*). Европейские популяции крупных сорокопутов (исключая резко обособленного *L. meridionalis* из юго-западной Европы) принадлежат к единой филогенетической группе (Klassert et al., 2008; Olsson et al., 2010), однако, обладают чрезвычайно выраженным морфизмом окраски (обзор: Тайкова, Редькин, 2014). Размах фенотипической изменчивости столь значителен, что некоторые исследователи выделяли для Европы до 3-х самостоятельных подвидов, соответствующих двум крайним и промежуточному вариантам окраски. Целенаправленное изучение коллекционных материалов показало, что четкой географической приуроченности распространения птиц светлого и темного типов окраски в европейской части ареала, выделить не удаётся. Северные популяции так же полиморфны, как и южные, выделять в их составе географические расы не представляется возможным, вследствие чего «формы» *melanopterus*, *rapax*, *europaeus*, *homeyeri*, *stepensis* должны рассматриваться как младшие синонимы полиморфного подвида *L. ex. excubitor*, распространенного к востоку до долины Оби (Тайкова, Red'kin, 2014; Тайкова, Редькин, 2014).

Совершенно иная ситуация наблюдается на юге Западной и Средней Сибири, и сопредельных районах Казахстана, где гнездится лесостепной подвид *L.ex.leucopterus* Severtzov, 1875 (= *L. przewalskii* Bogdanov, 1881) – наиболее светлый, с максимальным развитием белых полей на крыле, при этом, совершенно мономорфный. В Сибири эта форма пространственно контактирует с *L.b. sibiricus*, распространенным севернее, однако гибриды между ними объективно редки, что позволяет предполагать существование устойчивой репродуктивной изоляции, аналогичной таковой между формами трясогузок *M. tsch. plexa* и *M. flava beema*.

Возникновение индивидуальной изменчивости европейских популяций серого сорокопуга, как и в случае с фенотипической изменчивостью североευропейских желтых трясогузок, можно объяснить лишь последствиями широкой межвидовой гибридизации *L. excubitor* и

L. borealis, происходившей в прошлом, и сопровождавшейся односторонним замещением митохондриального гаплотипа. Механизм формирования полиморфных европейских популяций желтой трясогузки (*M. flava*) и серого сорокопута (*L. excubitor*) вероятнее всего был следующим. Исторически весь север Европы – зона лесотундры и верховые болота таёжной зоны – были заняты популяциями *M. tschutschensis* и *L. borealis*, морфологически соответствующими подвидам *M. tsch. plexa* и *L.b. sibiricus*, а лесостепная зона и, по-видимому, открытые пространства речных долин и торфяных болот на юге и в средней части Восточной Европы, населены *M. flava flava* и формой *L. excubitor*, морфологически близкой современному *L. ex. leucopterus*. Лесные массивы долгое время служили более или менее надёжным барьером, препятствующим контакту «северных» и «южных» видов. Однако, по мере хозяйственного освоения лесной зоны Европы человеком (развития земледелия и вырубки лесов), на месте ранее непрерывной лесной зоны появился мозаичный ландшафт, позволивший южным желтым трясогузкам и серым сорокопутам начать интенсивную экспансию к северу, результатами которой стали встречи с популяциями *M. tschutschensis* и *L. borealis*. Начавшаяся гибридизация между северными и южными формами, в условиях продолжающейся экспансии *M. flava* и *L. excubitor* к северу, с одной стороны привела к исчезновению на территории Европы фенотипически и генетически чистых популяций *M. tsch. plexa* и *L.b. sibiricus*, а также вытеснению исходных митохондриальных геномов этих форм, а с другой стороны – к широкому распространению в Европе (к югу) фенотипов северных форм. В некотором роде аналогичный пример заимствования митохондриального генома одним из двух гибридизирующих видов был подробно разобран для обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*E. leucocephalos*) овсянок (Irwin et al., 2009).

Морфологически чётко обособленные таксоны, имеющие пространственный контакт с близкими формами, и обладающие устойчивыми экологическими и/или генетическими отличиями.

К этой группе относятся давно фигурирующие в русскоязычных сводках (например, в работах Л.С. Степаняна) виды: *Melanitta [fusca] deglandi*, *Gavia [arctica] pacifica*, *Accipiter [badius] brevipes*, *Phuvalis [dominica] fulva*, *Dendrocopos [major] leucopterus*, *Alauda [arvensis] gulgula*, *Anthus [spinoletta] rubescens*, *Iduna [caligata] rama*, *Phylloscopus [collybita/sindianus] lorenzii*, *Lanius [collurio] isabellinus*, *Corvus [corax] ruficollis*, *Pyrrhula [pyrrhula] cineracea*, *Pyrrhula [pyrrhula] griseiventris*. Очевидно к ней же мы должны отнести и фор-

мы, для которых видовой ранг предложен недавно и дискутируется: *Branta [canadensis] hutchinsii*, *Casmerodius [albus] modestus*, *Buteo [buteo] japonicus*, *Circus [aeruginosus] spilonotus*, *Larus [argentatus] cachinnans*, *Hierococcyx [fugax] hyperythrus*, *Riparia [riparia] diluta*, *Motacilla [tschutchensis] macronyx*, *Motacilla [tschutchensis] taivana*, *Motacilla [citreola] werae*, *Motacilla [citreola] calcarata*, *Saxicola [torquatus] rubicola* – *Saxicola [torquatus] maurus* – *Saxicola [torquatus] stejnegeri*, *Oenanthe [hispanica] melanoleuca*, *Lanius [isabellinus] phoenicuroides*, *Carpodacus [rhodochlamys] grandis*. Видовой статус для всей группы представляется наиболее оправданным.

Появляющиеся данные с одной стороны могут прояснять ситуации с взаимоотношениями близких форм в области контакта, а с другой стороны ставят новые вопросы относительно их таксономического статуса. Показательный пример – «восточная» или «южная» белая цапля.

Эта форма была описана из Индии как *Ardea modesta* J.E.Gray, 1831, с середины XX в. её традиционно считают подвидом большой белой цапли, занимающим восточную часть ареала вида – Индийский субконтинент, Восточную и Юго-Восточную Азию, Австралию, Малайский архипелаг, Новую Гвинею и Новую Зеландию. До последних лет *Egretta alba alba* и *E. alba modesta* рассматривались как парапатрические формы, линия разделения гнездовых ареалов которых на Дальнем Востоке России предположительно проходила по 44-ой параллели (Воробьёв, 1954; Степанян, 2003), хотя гнездование последней не было известно в России до 1999 г. (Глущенко и др., 2003). Значительная разница в размерах по сравнению с номинативной формой (их линейные промеры не перекрываются) и отличия от неё в брачном поведении позволили вновь предположить для *modesta* видовой, а не подвидовой ранг (Inskipp et al., 1996). Открытие совместного гнездования обеих форм в одной и той же колонии на оз. Ханка в 1999-2003 гг., обнаруженные при этом отличия в фенологии, особенностях гнездостроения, размерах гнёзд и яиц (Глущенко, Коробов, 2005; Нечаев, Глущенко, 2011) свидетельствуют о видовой самостоятельности южной формы. Согласно результатам ДНК гибридизации (Sheldon, 1987) австралийские популяции *Ardea a. modesta* и американская большая белая цапля (*A. a. egretta*) различаются на видовом уровне. Сначала это различие трактовали в пользу самостоятельности *A. a. modesta* (Kushlan, Hancock, 2005; Martens, Bahr, 2007; Christidis, Boles, 2008), затем стали трактовать в пользу самостоятельности *A. a. egretta*,

хорошо отличающейся от географических рас восточного полушария окраской клюва (Pratt, 2011).

Интересно, что тропические и восточноазиатские “*modesta*” различаются между собой не меньше, чем каждая из них отличается от номинативной формы. Обе имеют пропорционально более короткий, чем у *alba*, и чуть скошенный кверху клюв, как правило, голубую, или голубовато-зелёную (а не зеленовато-желтую) окраску голой кожи на «уздечке» и вокруг глаз. При этом у тропических птиц ноги в брачный период интенсивно красные (цевки плавно чернеют к пальцам), а во внегнездовое время красный тон сменяется тусклым желто-серым. Белых цапель, фенотипически сходных с тропическими *modesta*, изредка встречают в Причерноморье и Прикаспии, а также в Средней Азии (возможно, это залёты из Индии). Восточноазиатские птицы отличаются ещё меньшими размерами (длина тела около 90 см, размах крыльев немногим более метра) и целиком чёрными, как в гнездовой, так и в негнездовой период, цевками (голени лишь немного светлее). Существует обширный разрыв гнездового ареала между азиатскими популяциями, замаскированный круглогодичным присутствием «бродячих» особей. Оседлые южные популяции не встречаются севернее Гималаев и бассейна Янцзы, а перелётные восточные птицы гнездятся на юге Приморья, в Японии, Корее, Северо-Восточном Китае, не доходя к югу до долины Хуанхэ. Предположение, что восток Азии населяет ещё не описанная форма, «восточная белая цапля», отличающаяся как от северной, собственно большой белой цапли (*alba*) так и от «южной белой цапли» (настоящей *modesta*) выглядит достаточно убедительным. Несмотря на то, что восточные цапли не представляют редкости в Японии и Корее, их геном до сих пор не сравнивали с геномом других форм. Учитывая факты репродуктивной изоляции при симпатрическом гнездовании, эта раса может иметь более высокий таксономический ранг, чем аллопатрическая форма из тропиков Азии и Австралии.

В отечественной литературе последних лет обе формы пока обозначают как *Casmerodius [albus] modestus*, считая названия «восточная белая цапля» и «южная белая цапля» синонимами и признавая самостоятельный род *Casmerodius* более адекватно отражающим связи группы «больших и средних белых цапель», чем старая (отнесение к *Egretta*) и более новая (отнесение к *Ardea*) трактовки. (Коблик и др., 2006; Нечаев, Глущенко, 2011). Известно также, что транспалеарктический ареал *Casmerodius [albus] albus* на востоке распадается на изолированные очаги. Приамурье, Приморье (а возможно и Забайкалье)

населяют птицы, цветом голеней и цевок несколько отличающиеся от западных конспецификов, и максимально отличающиеся от семисимпатричных восточных белых цапель. Эти части ног у них светло-желтые (цевки – с чёрной продольной полосой спереди и сзади), розовеющие, или краснеющие в брачный период. Таким образом, изменчивость «номинативной» большой белой цапли также требует изучения, возможно с описанием ещё одной новой формы. Следует сказать, что в случае с белыми цаплями столь важные диагностические признаки как прижизненная окраска неоперённых частей тела (не говоря уж о её сезонной изменчивости) не сохраняются в музейных коллекциях, фактически остаются доступными лишь промеры. При мономорфном белом оперении именно окраска клюва, «лица», ног (и её сезонная изменчивость) служит важным специфичным маркёром при межвидовых контактах в брачный период. Лишь появление в достаточном количестве качественных цветных фотографий живых птиц из разных регионов и в разные сезоны (конечно в сочетании с изучением коллекционного материала) может в значительной мере прояснить таксономическую структуру не только в комплексе «большой», но и у других видов белых цапель. Например, фотографии указывают, что окраска «лица» широко трактуемого номинативного подвида малой белой цапли в Европейской России и на Дальнем Востоке различна и по-разному изменяется в брачный период.

Не исключено, что «большая белая цапля» *C. albus sensu lato* представляет собой комплекс из 4-5 видов – транспалеарктической *albus*, американской *egrettus*, африканской *melanorhynchos*, австралоазиатской *modestus* и восточноазиатской '*modestus*'. Последняя ведёт себя как самостоятельный вид при контакте с *C. albus sensu stricto*, и требует, как минимум, научного описания. Отметим, что разделение на три самостоятельных вида с примерно сходным уровнем морфологических различий (в первую очередь – прижизненной окраски неоперённых частей тела) было только что предложено для средней белой цапли *C. intermedius sensu lato* (Martinez-Vilalta, Motis, 2014).

Ещё один пример – группировка желтоголовых трясогузок *Motacilla citreola sensu lato*, включающая три близких вида, весьма сходных по внешнему облику взрослых птиц, но имеющих значительное число менее заметных, но важных морфологических и экологических отличий. Это собственно желтоголовая трясогузка *M. [c.] citreola*, малая желтоголовая трясогузка *M. [c.] werae* и черноспинная трясогузка *M. [c.] calcarata*. Для всех трёх характерны резкие отличия в окраске ювенильного и первого осеннего нарядов (Редькин, 2001в,г),

общих размерах и пропорциях отдельных частей тела. *M. calcarata* занимает наиболее обособленное положение, отличаясь строением ног и продвинутой окраской ювенильного наряда (там же). Уникальной особенностью этой формы является отсутствие послебрачной линьки взрослых птиц, свойственной всем прочим желтоголовым и желтым трясогузкам, вследствие чего взрослые черноспинные трясогузки линяют только один раз в году на зимовках. Пространственные и репродуктивные отношения *M. citreola* и *M. werae* в настоящее время изучены достаточно неплохо (Редькин, 2003; Цветков и др., 2003). Зона их совместного обитания установлена на юге Тувы, где оба вида селятся в гнездовых поселениях желтых трясогузок. При этом, смешанные пары и фенотипические гибриды между ними объективно редки. Незначительный уровень гибридизации не оказывает сколько-нибудь заметного влияния на фенотипический и генетический состав контактирующих популяций *M.c. quassatrix* и *M.w. werae* (Pavlova et al., 2003). Практически неизученной остаётся картина репродуктивных отношений *M. werae* и *M. calcarata*, гнездовые ареалы которых перекрываются на юге Казахстана, в Киргизии и северо-западном Китае. В коллекциях экземпляров с явными признаками гибридогенного происхождения практически не встречается, что позволяет предполагать наличие репродуктивной изоляции между этими формами.

Анализ митохондриального генома желтоголовых трясогузок показал значительную филогенетическую удалённость форм всех трёх очерченных группировок (Voelker, 2002; Odeen, Bjorklund, 2003), при этом, оказалось, что нуклеотидные последовательности соответствующих генов каждого из 3-х видов выглядят «парными» к каждой из трёх описанных выше группировок «желтых трясогузок». Так *M. citreola* демонстрирует близость к *M. tschutschensis*, *M. werae* обнаружила наибольшее сходство с *M. taivana* и *M. macronyx*, а *M. calcarata* объединилась с формами западного комплекса *M. flava sensu lato* (рис. 1). Эти результаты, вероятнее всего указывают на то, что в процессе своего становления предки каждой из трёх ветвей желтоголовых трясогузок вступали в гибридизацию с представителями соответствующих линий желтых трясогузок, унаследовали от них митохондриальный геном, впоследствии независимо эволюционировавший у всех трёх видов.

Обширный комплекс черноголовых чеканов, насчитывающий в своём составе до 25 форм, широко распространенных в Евразии и Африке, отличающихся деталями окраски размерами и пропорциями различных частей тела, тоже традиционно рассматривали в качестве одного вида *Saxicola torquatus* (Vaurie, 1959; Степанян, 2003;

Dickinson, 2003 и др.). Вместе с тем давно известно о существовании зоны пространственного контакта двух четко обособленных морфологически форм – *S.t. rubicola* и *S.t. variegatus* в Предкавказье, где были установлены экологические различия между ними и подчеркнута практически полное отсутствие особей с промежуточными признаками (Казаков, Бахтадзе, 1999; Бахтадзе, 2002).

В ходе молекулярно-генетических исследований рода *Saxicola* стало ясно, что *S. torquatus sensu lato* представляет собой комплекс близкородственных видов (Wittmann et al. 1995, Wink et al. 2002a,b). Материковые формы черноголовых чеканов было предложено разделить на три политипических вида – африканского *S. torquata sensu stricto* (до 14 подвидов), западного *S. rubicola* (подвиды *S.r. rubicola* и *S.r. hibernans*) и азиатского *S. maurus* (число подвидов не установлено). Генетические дистанции на основе анализа митохондриальной ДНК между этими видами получались довольно значительными от 2.7–4.9% между *S. rubicola* и *S.m. maurus*, до 4.6–5.7% между *S. rubicola* и *S. torquatus* (Urquhart, 2002). Дальнейшие исследования, охватывавшие всё больше образцов из азиатской части ареала, показывали, что наиболее восточные подвиды генетически находятся даже дальше от *S. maurus*, чем некоторые африканские формы (Illera et al., 2008, Zink et al., 2009), а дальневосточный *S. [t.] stejnegeri*, оказывается сестринским таксоном к группировке всех остальных форм *S. torquatus sensu lato*. Таксономический подкомитет Британского орнитологического общества принял решение трактовать евразийские формы черноголовых чеканов как два самостоятельных вида – *S. rubicola* (с двумя подвидами) и *Saxicola maurus* (включающего формы *maurus*, *variegatus*, *armenicus*, *indicus*, *stejnegeri*, *przewalskii*) (Sangster et al. 2011). Дальневосточному *S. [t.] stejnegeri* не был придан видовой статус из-за остающейся неясности с формой *przewalskii*, не подвергавшейся молекулярному анализу. В случае конспецифичности *stejnegeri* и *przewalskii* вид по правилу приоритета должен именоваться *S. przewalskii*.

Одним из важных аргументов в пользу видовой самостоятельности *S. [t.] stejnegeri* являются заметные отличия песни этого чекана от других видов комплекса *S. torquatus*. В то время как песня *S. maurus* представляет собой типичную «чекановую» скороговорку и довольно похожа на песню *S. rubicola*, песня *stejnegeri* представляет собой мелодичные и нежные свистовые фразы и практически не содержит таких свойственных всем чеканам элементов, как треск и шипение. Эти фразы обычно более коротки, просты и однообразны, чем у других форм, содержат меньшее число элементов. Часто птица повторяет

одну и ту же фразу много раз, вследствие чего, песня *S. stejnegeri* немного похожа на песню чечевицы *Carpodacus erythrinus*. Мы неоднократно фиксировали эти особенности песен восточных чеканов в Южной Якутии и на Южной Чукотке, подобные же песни характерны для популяций Японских о-вов. Спектрограммы песен *maurus* из Братска и *stejnegeri* из Японии, приведены в монографии «Stonechats: Guide to the Genus Saxicola» (Urquhart, 2002), они хорошо отражают описанные выше особенности песни последней формы. Возможно из-за того, что в этой работе не обсуждается видовой статус *stejnegeri*, эти спектрограммы приведены только как иллюстрация разнообразия песен *S. maurus* (к которому авторы относят и *stejnegeri*), видимым различиям в песнях совсем не уделяется внимания. Несомненно, дальнейшие исследования вокализации *stejnegeri*, лишь подчеркнут глубину дифференциации этой формы. Морфологически *S. [t.] stejnegeri* отличается от соседнего *S.m. maurus* более крупным и широким в основании клювом (значения не перекрываются), меньшим развитием белой окраски в основании центральной пары рулевых, заметно более тёмной окраской краевой каймы свежего (осеннего) оперения, а также иной окраской ювенильного наряда. Вопрос о пространственных и репродуктивных отношениях формы *stejnegeri* и *S. maurus* требует специального исследования. Факт их симпатричного распространения пока известен только для Забайкалья, где были собраны материалы для одной из работ по филогенетике данного комплекса (Zink et al., 2009). Полученные результаты исследования митохондриального генома указывают на отсутствие, или крайнюю ограниченность гибридизации этих форм, так что в любом случае речь идёт об их обособленности на видовом уровне. Вне зависимости от вариантов дальнейшего разрешения номенклатурного вопроса мы предлагаем рассматривать восточную форму в качестве самостоятельного вида восточный, или толстоклювый черноголовый чекан.

Морфологически (иногда и экологически) обособленные таксоны, традиционно считающиеся видами в русскоязычной литературе, но широко гибридизирующие с близкими видами в зонах пространственного контакта. К ним относятся виды *Tetrao urogallus* – *urogallides* complex, *Falco peregrines* – *pelegrinoides* complex, *Aquila clanga* – *potarina* complex, *Buteo rufinus* – *hemilasius* complex, *Motacilla flava* – *lutea*, – *feldegg* complex, *Turdus ruficollis* – *atrogularis* complex, *Turdus naumanni* – *eunomus* complex, *Locustella certhiola* – *ochotensis* complex, *Corvus corone* – *cornix* – *orientalis* complex, *Carduelis carduelis* – *caniceps* complex, *Acanthis flammea* – *hornemanni* complex,

Emberiza citrinella – *leucocephalos* complex, *Granativora melanocephala* – *bruniceps* complex. Генетические различия этих форм во многих случаях нивелируются вследствие обмена генами. При строгом следовании биологической концепции вида, придание видového ранга этим формам не вполне корректно.

Среди форм, которым недавно придавали видовой ранг в отечественной литературе, есть такие, чья конспецифичность сейчас считается доказанной. Это *Branta [bernicla] nigricans*, *Haliaeetus [pelagicus] niger*, *Falco [cherrug] altaicus*. Возможно, некоторые из них изменили статус в результате поглотительной гибридизации с близкими формами, после восстановления пространственного контакта с ними. Далеко не столь однозначна ситуация с такими таксонами как *Cygnus [columbianus] bewickii*, *Anas [crecca] carolinensis*, *Larus [argentatus] heuglini*, *Delichon [urbicum] lagopodum*, *Schoeniclus [pallasi] lydiae*, *Ocyris [spodocephalus] personatus*. В современной зарубежной литературе их обычно считают конспецифичными формами в составе видов *sensu lato*, однако есть весомые аргументы в пользу их видовой самостоятельности.

Аллопатрично (иногда парапатрично) распространенные таксоны, имеющие устойчивые морфологические, генетические и/или экологические отличия от близких форм. В эту группу включены традиционно выделяемые в русскоязычной литературе в качестве видов *Melanitta [nigra] americana*, *Phoenicopterus [ruber] roseus*, *Falco [vespertinus] amurensis*, *Merops [superciliosus] persicus*, *Anthus [novaeseelandiae] richardi*, *Phylloscopus [trochiloides] nitidus*, *Parus [montanus] songarus*, *Corvus [monedula] dauuricus*, *Leucosticte [arctoa] tephrocotis*, *Emberiza [cia] godlewskii*, а также формы, для которых видовой ранг предложен сравнительно недавно – *Anser [fabialis] brachyrhynchus*, *Anas [poecilorhyncha] zonorhyncha*, *Puffinus [puffinus] yelkouan*, *Aquila [rapax] nipalensis*, *Rallus [aquaticus] indicus*, *Porphyrio [porphyrio] poliocephalus*, *Chlamydotis [undulata] macqueenii*, *Charadrius [mongolus] atrifrons*, *Gallinago [gallinago] delicata*, *Brachyramphus [marmoratus] perdix*, *Cuculus [saturatus] optatus*, *Otus [bakkamoena] semitorques*, *Ninox [scutulata] japonica*, *Caprimulgus [indicus] jotaka*, *Riparia [paludicola] chinensis*, *Anthus [gustavi] menzibieri*, *Anthus [spinoletta] petrosus*, *Prunella [collaris] erythropygia*, *Zoothera [dauma] varia (=aurea)*, *Oenanthe [xanthopyrmyna] chrysopygia*, *Ficedula [albicollis] semitorquata*, *Ficedula [parva] albicilla*, *Horeites [diphone] canturians*, *Tribura [thoracica] davidi*, *Locustella [fasciolata] amnicola*, *Locustella [certhiola] ochotensis* *pleskei*, *Acrocephalus*

[*agricola*] *tangorum*, *Acrocephalus* [*dumetorum*] *orinus*, *Phylloscopus* [*bonelli*] *orientalis*, *Phylloscopus* [*collybita*] *sindianus*, *Phylloscopus* [*tenellipes*] *borealoides*, *Sylvia* [*hortensis*] *crassirostris*, *Paradoxornis* [*heudei*] *polivanovi*, *Oriolus* [*oriolus*] *kundoo*, *Lanius* [*excubitor*] *lahtora*, *Passer* [*simplex*] *zarudnyi*, *Passerella* [*iliaca*] *unalaschcensis*. Придание видового ранга таксонам этой группы (по крайней мере – большинству из них) часто выглядит обоснованным, однако в ряде случаев мы вынуждены полагаться на мнения зарубежных специалистов, поскольку ключевые районы сближений ареалов и возможных контактов многих из этих форм лежат за пределами Северной Евразии.

Признание обыкновенной *Oriolus* [*oriolus*] *oriolus* и индийской *O.* [*oriolus*] *kundoo* иволг самостоятельными видами (Rasmussen, Anderton, 2005), практически сразу было подхвачено рядом исследователей (Walther, Jones, 2008; Mason, Allsop, 2009; Clements et al., 2014 и др.). Давно было известно, что эти две формы имеют устойчивые различия морфологических признаков, и возможность придания им видового статуса периодически обсуждалась (Vaurie, 1958). Однако, отсутствие зон контакта и невозможность проверить репродуктивную изоляцию форм удерживало от принятия такого решения. Морфологические различия между обыкновенной и индийской иволгами заметны у всех возрастов и во всех нарядах. *O.* [o.] *kundoo* несколько мельче – длина крыла взрослых самцов 136-144 мм против 149-162 мм у самцов *O.* [o.] *oriolus* (Vaurie, 1958). У самцов индийской иволги чёрное пятно от клюва заходит далеко за глаз, образуя хорошо заметную чёрную маску, у самцов обыкновенной иволги пятно в целом меньше и никогда не идёт дальше глаза. Жёлтый цвет на крыле и хвосте (в сравнимых нарядах) у *O.* [o.] *kundoo* всегда занимает большую площадь – у самцов наружные рулевые практически целиком жёлтые, на 2-4-й парах рулевых чёрными остаются только основания, так что снизу хвост кажется целиком жёлтым. Имеются различия и в формуле крыла – у *O.* [o.] *kundoo* второе маховое равно или меньше пятого, а у *O.* [o.] *oriolus* второе маховое всегда больше пятого, часто на 1 см. Существуют также различия в форме, длине и окраске клюва, цвете радужины, окраске молодых птиц (Rasmussen, Anderton, 2005).

Особенно важно, что для подтверждения видового статуса этих форм P. Rasmussen, J. Anderton (2005) кратко описали существенные различия в их вокализации, опубликовали спектрограммы песен и позывки («кошачьего крика»). Было отмечено, что у индийской иволги песня хоть и напоминает по структуре песню обыкновенной, но всегда сложнее практически всех типов песен последней. Наши на-

блюдения в Таджикистане и прослушивание записей песен этих форм позволяют несколько уточнить утверждение. Вокализация индийской иволги в целом более разнообразна, существует множество типов песен, и некоторые самцы используют сложные свистовые комбинации. У обыкновенной иволги, напротив, существует лишь несколько вариантов песни. Вместе с тем, в некоторых популяциях индийской иволги, например в Горном Бадахшане, самцы часто используют простой посвист, на слух неотличимый от основного варианта песни обыкновенной иволги. Различия в позывке самца, так называемом «кошачьем крике», более устойчивы. Крик индийской иволги описан как «более чистый и гнусавый (за исключением самого окончания сигнала)», чем крик обыкновенной (Rasmussen, Anderton, 2005). На наш взгляд эта характеристика различий криков в целом верна, однако, окончание у «кошачьего крика» индийских иволг, записанных нами в Таджикистане, было ещё звонче начала, а некоторые модуляции в голосе делали этот крик как бы двусложным, что проиллюстрировано на спектрограммах записанных нами сигналов (рис. 3). У сигналов С и D хорошо заметны эти окончания, где широкополосный звук переходит в модулированный, то есть хриплость звука исчезает совсем. Подобную же структуру имеют крики индийских иволг, записанных в Южном Казахстане, Узбекистане и на зимовках в Тамил-Наду, Индия (Bot, 2008; Lastukhin, 2014; Baidya, 2014).

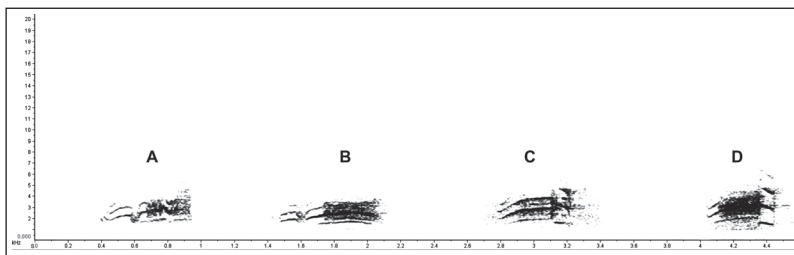


Рис. 3. Спектрограммы позывок самцов индийской (*Oriolus kundoo*) и обыкновенной (*Oriolus oriolus*) иволг: “А” – *Oriolus oriolus*, Самец 1, Тульская обл., Тульские засеки, 20.05.2011; “В” – *Oriolus oriolus*, Самец 2, Новгородская обл., Рдейский заповедник, 3.05.2014; “С” – *Oriolus kundoo*, Самец 1, Таджикистан, ущ. Кондара, 19.05.2012; “D” – *Oriolus kundoo*, Самец 2, Таджикистан, ущ. Гажни, 21.05.2012 (все записи – В.Ю. Архипов).

Fig. 3. Sonogram of calls of Indian and Eurasian Orioles.

“А” – *Oriolus oriolus*, male 1, Tula Region, Tulskie Zaseky, 20.05.2011; “В” – *Oriolus oriolus*, male 2, Novgorod reg., Rdeysky State Reserve, 3.05.2014; “С” – *Oriolus kundoo*, male 1, Tajikistan, Kondara Gorge, 19.05.2012; “D” – *Oriolus kundoo*, male 2, Gazhni Gorge, Tajikistan, 21.05.2012 (все записи – rec. V.Yu. Arkhipov).

Наконец, глубокую дифференциацию этих форм подтверждают данные по географии миграций и зимовок. *O. [o.] kundoo* практически оседла в Индостане, а популяции из центральноазиатской и гималайской частей ареала отлетают южнее, также в район Индостана. *O. [o.] oriolus* же напротив – дальний мигрант, зимующий в Центральной, Восточной и Южной Африке. Филогенетический анализ семейства иволговых, основанный на анализе генов ядерной и митохондриальной ДНК, показал, что генетическая дифференциация между этими формами не меньше, чем у некоторых пар близкородственных видов этого рода, например, *O. flavocinctus* и *O. melanotis* (Jønsson, et al., 2010).

Ареал водяного пастушка (*Rallus aquaticus sensu lato*) охватывает водно-болотные угодья Палеарктики от атлантического до тихоокеанского побережья. Традиционно выделяют 4 подвида. Европейский водяной пастушок (*R.a. aquaticus*) населяет западную часть ареала вида на восток до верхней части бассейна Енисея и Тувы. Семиреченский пастушок (*R.a. korejewi*) распространён в Средней Азии, южном Казахстане, к востоку до долины верхней Хуанхе. Восточный пастушок (*R.a. indicus*) встречается от восточной части Тувы и Прибайкалья до тихоокеанского побережья (Степанян, 2003). Исландский подвид *R.a. hibernans*, считается вымершим к 1965 г. в связи с иссушением болот и хищничеством завезённой американской норки.

Восточный пастушок (единственный из всех) был первоначально описан как самостоятельный вид. Его первоописание (по зимующим в Индии особям) приводится в «Catalogue of the Birds of the Asiatic Society» (Blyth, 1849). Помимо крупных размеров восточный пастушок выделяется комплексом признаков окраски оперения. На нижней стороне тела развиты буровато-охристые каймы перьев. Через глаз идёт темно-бурая полоса, отсутствующая у других рас. На белых нижних кроющих перьях хвоста развиты чёрные наствольные штрихи, иногда поперечные чёрные полосы и предвершинные пятна. Окраска молодых птиц существенно иная, чем у водяного пастушка (Спангенберг, 1951; Степанян, 2003). Однако, начиная с 1929 г. форму стали считать подвидом водяного пастушка, и до 90-х гг. XX в. эта точка зрения была общепринятой.

Пересмотр таксономического статуса *R.a. indicus* неоднократно предлагали на основе анализа морфологических признаков (de Kroon, 1991; Livezey, 1998) и особенностей вокализации (de Kroon et al., 2008). При масштабной ревизии статуса многих аллопатричных форм Южной Азии (Rasmussen, Anderton, 2005) восточному пастушку вновь

придан ранг вида *R. indicus*. Эта точка зрения нашла подтверждение и в результатах молекулярно-генетических исследований (Tavares et al., 2010). Исследование популяционной структуры показало, что при общей монофилии комплекса пастушков Северной Евразии, формы из восточной части ареала, как материковые так и островные, имеют значительные расхождения с подвидами *R.a. aquaticus* и *R.a. korejewi* по комплексу изученных локусов митохондриальных и ядерных ДНК. По предположениям авторов расхождение между двумя группами пастушков произошло около 530 тысяч лет назад. Судя по палеонтологическим данным, с раннего плейстоцена (1.8 млн лет назад) существовал единый ареал пастушка, включавший и территорию современной Японии. Аридизация Центральной Азии в среднем плейстоцене привела к изоляции западных и восточных популяций пастушка и формированию молодых видов *R. aquaticus* и *R. indicus* в соответствии с аллопатрической моделью видообразования (Tavares et al., 2010).

Следует отметить, что сведения о современном распространении водяного и восточного пастушков далеко не полны. Линию разделения видов проводят по Становому и Яблоновому хребтам, Гоби и Гималаям. Однако известны находки восточного пастушка и к западу от этой линии, например гнездование этого вида в окрестностях пос. Усолье и Черемхово Иркутской области. Указывают, что в Туве гнездятся как западная, так и восточная расы (Степанян, 2003), однако мы отмечали и добывали здесь только восточного пастушка. Возмозжно, разрыв в современных ареалах водяного пастушка и восточного пастушка в России проходит по горной системе Алтая.

Недостаточно дифференцированные морфологически и экологически формы, обычно считающиеся подвидами/группами подвидов, но в рамках филогенетической концепции (в основном по результатам молекулярно-генетических работ) их ранг иногда повышают до видового. Это *Somateria [mollissima] v-nigrum*, *Fulmarus [glacialis] rodgersi*, *Bubulcus [ibis] coromandus*, *Milvus [migrans] lineatus*, *Buteo [buteo] vulpinus*, *Limosa [limosa] melanuroides*, *Larus [heuglii] barabensis*, *Streptopelia [orientalis] meena*, *Dendrocopos [major] poelzami*, *Dendrocopos [major] japonicus*, *Troglodytes [troglodytes] fumigatus*, *Prunella [atrogularis] huttoni*, *Prunella [modularis] obscura*, *Phoenicurus [phoenicurus] samamisticus*, *Luscinia [megarhynchos] hafizi*, *Oenanthe [picata] capistrata*, *Acrocephalus [scirpaceus] fuscus*, *Acrocephalus [stentoreus] brunnescens*, *Phylloscopus [collybita] tristis*, *Phylloscopus [borealis] examinandus*, *Phylloscopus [trochiloides] viridanus*, *Phylloscopus [trochiloides] plumbeitarsus*, *Parus [palustris]*

brevirostris, *Terpsiphone [paradisi] incei*, *Pica [pica] serica*, *Corvus [frugilegus] pastinator*, *Corvus [macrorhynchos] japonensis*, *Acanthis [flammea] cabaret*, *Carpodacus [rubicilla] severtzovi*, *Loxia [leucoptera] bifasciata*, *Emberiza [cineracea] semenowi*, и др. На наш взгляд это таксономическое решение пока неоправданно.

Систематика форм, входящих в состав группировки пеночек-таловок *Phylloscopus borealis sensu lato*, представляет собой, пожалуй, наиболее сложный случай среди пеночек Северной Палеарктики, что вызвано несколькими причинами. Во-первых, формы этой группировки морфологически очень сходны друг с другом. Во-вторых, большинство таксонов этой группы были описаны из Юго-Восточной Азии (т.е. с зимовок) 100-150 лет назад, вследствие чего идентифицировать их с конкретными гнездовыми популяциями затруднительно или невозможно. В-третьих, при длительном хранении шкурок этих птиц в коллекциях окраска оперения выцветает, что в ряде случаев делает старые экземпляры, на которых основывались авторы предыдущих ревизий, несравнимыми с современными сборами. В настоящее время признается самостоятельность не менее 6 форм (Коблик и др., 2006). На основе результатов исследования вокализации и ДНК-анализа в составе данного комплекса форм недавно были выделены 3 группы популяций с близким к видовому уровню обособленности (Reeves et al., 2008; Saitoh et al., 2008, 2010, 2012; Alstrom et al., 2011). «Материковая» группа «*borealis*» объединившая североевропейские, сибирские и аляскинские популяции, отличающиеся так называемой «быстрой» песней, включает расы: *Ph.b. talovka*, *Ph.b. transbaicalica*, *Ph.b. borealis* и *Ph.b. kennicotti*. Вторая группировка, отличающаяся «медленным» типом песни, включает популяции южной части Камчатки, Курильских островов, Хоккайдо, Сахалина и Сихотэ-Алиня, объединенные под именем *Ph. examinandus* – так называемая «камчатская таловка». Третья – «японская таловка» *Ph. xanthodryas*, резко отличающаяся от предыдущих форм голосом, наиболее обособленная генетически и обладающая устойчивыми морфологическими отличиями, населяет Хонсю и более южные Японские острова. В отношении двух последних названий следует подчеркнуть, что принадлежность этих имён данным группировкам была установлена путём анализа митохондриальной ДНК типовых экземпляров *examinandus* и *xanthodryas* (Alstrom et al., 2011) и соответственно может считаться окончательным решением вопроса об их номенклатурном положении.

Камчатские таловки, выделяемые в качестве самостоятельного вида *Ph. examinandus* (Alstrom et al., 2011; Saitoh et al., 2012 и др.), от-

личаются от форм группы «*borealis*» немного более светлой и яркой оливково-зеленой расцветкой верха, более светлой нижней стороной тела с ровным сернисто-желтым налётом в свежем перье и в среднем более широким в основании клювом. В целом морфологические различия этих группировок выявляются только при сравнении серий птиц, непостоянны и, в общем, соответствуют уровню различий слабо выраженных географических рас.

Мы пока воздерживаемся от придания данной группировке видового статуса по нескольким причинам: прежде всего, потому, что надежных морфологических признаков, позволяющих отличать этих птиц от *Ph.b. borealis*, выделить не удаётся, а значит невозможно проследить и характер их пространственных взаимоотношений. Области распространения «медленного» и «быстрого» типа песни у таловок заметно перекрываются. Самые западные районы, где среди птиц с «быстрой» песней изредка отмечались песни «медленного» типа, располагаются в Хэнтэй-Чикойском нагорье (Назаренко, 1978) и нижнем течении р. Олёкма в южной Якутии (наши данные). При этом А.А. Назаренко (1978) подчеркивает, что в Забайкалье песни обоих типов воспроизводят одни и те же самцы. По нашим сведениям среди особей с «медленной» песней на Сахалине изредка можно слышать и «быстрый» вариант песни, или сочетание элементов обоих вариантов у одних и тех же птиц. Анализ окраски коллекционных экземпляров, собранных в гнездовой период на Сахалине и в Приамурье показывает, что в этих регионах часто встречаются птицы со смешанными признаками. Е.Г. Лобков (1986) прямо указывает, что весь север Камчатского полуострова, граничащий с Корякским нагорьем, где обитают *Ph.b. borealis*, населяют таловки с переходными признаками. Всё это указывает на то, что в зонах вторичного контакта таловок с быстрым и медленным типом песни в Приамурье, Приморье и сопредельных регионах, а также на севере Камчатки сформировались переходные (гибридные) популяции этих птиц со смешанными морфологическими признаками и смешанной вокализацией. Выполненные, к нынешнему моменту генетические исследования представителей данных группировок (Reeves et al., 2008; Saitoh et al., 2010; Alstrom et al., 2011), основаны на малом количестве особей и без проведения должного анализа их фенотипической принадлежности, пока не позволяют выявить характер репродуктивных отношений между ними. По нашему мнению, наблюдаемая картина более всего напоминает характер взаимоотношений близкородственных форм теньковок – *Ph. collybita abietinus* и *Ph.c. tristis* (Марова, 1991; Марова, Леонович, 1993; Сотников, 2006,

Шипилина, 2014 и др.). В этом случае, в зоне вторичного контакта, филогенетически удалённых друг от друга форм, надёжно отличающихся вокализацией и окрасочными признаками, образуется обширная область, в пределах которой преобладают особи с переходными морфологическими и акустическими признаками. Таких птиц иногда рассматривают в качестве самостоятельной расы – *Ph.c. fulvescens* (Vaurie, 1959; Портенко, 1960; Степанян, 2003 и др.). В связи с этим мы считаем наиболее оправданным рассматривать подвиды таловки, с обоими вариантами песен, в составе единого политипического вида.

Как показали исследования изменчивости морфологических признаков (Red'kin, 2013), таловки с «медленной» песней образуют две географических расы: более крупную камчатскую (собственно *Ph. b. examinandus* Stresemann, 1913), и занимающую остальную часть гнездового ареала, более мелкую *Ph. b. hylebata* Swinhoe, 1860. Если и выделять «медленных таловок» в качестве самостоятельного вида, для его обозначения должно быть использовано именно последнее название.

Наконец, существуют сложные таксономические комплексы, пока недостаточно изученные для оконтуривания границ естественных группировок, включающих большое число форм, положение которых требует пересмотра с привлечением филогенетических построений. Большинство членов этих комплексов традиционно считают у нас видами (*Calandrella rufescens* – *C. cheleensis*; *Motacilla alba* – *M. lugens* – *M. personata*; *Parus cyanus* – *P. flavipectus*; *Parus major* – *P. minor* – *P. cinereus* – *P. bokharensis*, *Sylvia curruca* – *S. althaea* – *S. minula*; *Passer domesticus* – *indicus-bactrianus*), хотя в ряде случаев в таких трактовках есть сомнения (например, положение *Alauda japonica* в комплексе *A. arvensis* – *A. gulgula*). Другие формы чаще считают подвидами (*Anser fabalis* – *middendorffii* – *serrirostris*, *Larus canus* – *kamtschatschensis* – *brachyrhynchus*, *Eremophila [alpestris] flava* – *brandti* – *penicillata*, *Motacilla alba* – *baicalensis* – *leucopsis* – *ocularis*, *Phylloscopus inornatus* – *humei*, *Phoenicurus ochruros* – *rufiventris*, *Monticola solitarius* – *pandoo* – *philippensis*, *Schoeniclus schoeniclus* – *pyrrhuloides*, *Sitta [europaea] asiatica* – complex, и др.). Для ряда «проблемных» таксонов оптимальным видится промежуточное решение с временным приданием видového ранга. Это относится к морфологически дифференцированным группам рода *Remiz* (*pendulinus* – *macronyx* – *coronatus* – *consobrinus*; по Hagar, Quinn, 1996) и некоторым формам комплекса «серебристых чаек» *Larus michahellis*,

L. armenicus, *L. vegae*, *L. mongolicus* (на основе Crochet et al., 2002; Gay et al., 2005; Liebers et al., 2001, 2002, 2004; Pons et al., 2004 и др.).

В литературе голарктический комплекс «серебристых чаек» *Larus argentatus* sensu lato часто рассматривался как классический пример географического видообразования с практически замкнутым кольцевым ареалом (Maug, 1942; Тимофеев-Ресовский, Штреземан, 1959), однако ситуация оказалась сложнее. От широкой трактовки вида «серебристая чайка» отошли, но разногласия трактовок обособленности форм в пределах комплекса остаются (Stegmann, 1934; Степанян, 2003; Юдин, Фирсова, 2002 и др.), выделяют до 20 видов. Попытки классификации на основе исключительно признаков внешней морфологии дают противоречащие друг другу результаты, поскольку наблюдаются значительные вариации по большинству признаков внешней морфологии на фоне малой фенотипической дифференциации.

По современным представлениям, формы комплекса не образуют настоящего замкнутого кольца ареалов (Liebers et al., 2004; Фирсова, 2013). Использование молекулярного анализа позволило модифицировать картину расселения «серебристых чаек» из плейстоценовых рефугиумов, обрисованную Э. Майром (1968). В частности, не подтвердилось североамериканское происхождение *argentatus*, в то же время формы *atlantis*, *michahellis*, *armenicus* оказались ближе именно к *argentatus*, а не к арало-каспийской *cachinnans* (Liebers et al., 2001, 2004).

Larus cachinnans и *L. argentatus*, по данным анализа *cyt-b*, – два «предковых» таксона, расхождение которых произошло около 300 тыс. лет назад, вероятно в результате географической изоляции. Становление указанных видов происходило в Арало-Каспийском регионе и Северной Атлантике соответственно, каждый из них дал начало группе видов (рис. 4). *L. cachinnans* представляется таксоном, близким к предковому для североамериканских *heuglini*, *fuscus*, азиатской *vegae* и североамериканской *smithsonianus* (Liebers et al., 2001; Liebers, Helbig, 2002). Происхождение внутриконтинентальных *mongolicus* и *barabensis* также удалось уточнить. Раньше считалось, что обе формы возникли непосредственно от *cachinnans* при её расселении на восток по внутренним водоёмам. Западносибирские *barabensis* по генетике обнаруживают большое сходство с халеем (*heuglini*) несмотря на значительные различия во внешнем виде (Liebers et al., 2001), и вероятно заселили материковые районы с севера, из районов обитания последнего. Это позволяет рассматривать барабинскую чайку в качестве подвида *L. heuglini barabensis*. Сложнее обстоит дело с мон-

гольской чайкой, которую в последнее время чаще считают подвидом восточносибирской чайки *Larus vegae* (Юдин, Фирсова, 2002; Фирсова, 2013), но по присутствию определённых гаплотипов, выводят из тихоокеанского региона, в котором в тот же период происходило становление *L. schistisagus*, и *L. glaucescens*. По этой причине нам кажется целесообразным признать видовую самостоятельность монгольской чайки, по крайней мере, до получения уточняющих данных. Спорным остается статус таймырской чайки (Юдин, Фирсова, 2002; Фирсова, 2013), для которой предполагается гибридное происхождение. По акустическим показателям (Грабовский, 1992) *heuglini* и *taimyrensis* тяготеют к разным группам форм, первая – к *fuscus* и *cachinnans*, а вторая – к *argentatus* и *vegae*.

Призывы вернуться к трактовке всех форм комплекса в качестве географических рас вида *L. argentatus sensu lato* некорректны, так как при этом игнорируются их реальные филогенетические отношения, уровни репродуктивной изоляции, пути расселения. Чтобы такой «возрождённый» вид не оказался парафилетическим, в него следует включить и чётко дифференцированных морфологически бургомистра, полярную, серокрылую, тихоокеанскую чаек, а также несколько американских видов.

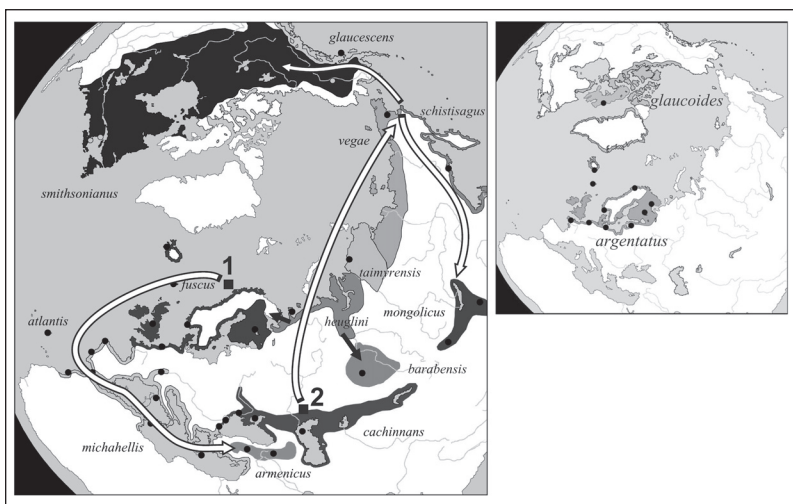


Рис.4. Предполагаемые пути расселения и современные гнездовые ареалы форм комплекса «серебристой чайки» (по: Leibers et al., 2004).

Fig. 4. Hypothetical dispersal routes and current breeding ranges of the «herring gull» taxa (from: Leibers et al., 2004).

Отметим, что любые таксономические новшества, ведущие к «усложнению картины» отрицательно воспринимаются орнитологами-несистематиками, в первую очередь в силу привычки, «по инерции». В этой связи стоит напомнить, что многие чётко обособленные виды, в реальности которых сейчас нет сомнений, ещё не так давно считались подвидами.

Стремясь как можно адекватнее отражать филогенетические связи биологических объектов, современная систематика всё более отходит от исходно поставленной задачи: служить удобным инструментом для их классифицирования с прикладными целями. В то же время континуальность эволюционных процессов входит в противоречие с дискретностью инструментов таксономии – иерархической структурой биологической номенклатуры, биномиальной системой обозначения таксонов видового ранга. В связи с этим, применение категорий полувида (*semispecies*), надвиды (*superspecies*) и даже «пограничные формы с временно неясным статусом», может быть вполне оправдано и полезно с точки зрения поиска компромисса между отражением действительных родственных связей объектов и удобством системы для пользователей.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 14-50-00029 «Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем».

Литература

- Бахтадзе** Г.Б. 2002. Новые данные о распространении черноголового чекана (*Saxicola torquata* (L.), Aves, Turdidae) в Ростовской области//Птицы Южной России. Тр. Тебердинского заповедника, 31: 45–48.
- Бойко** Г.В. 1998а. Фауна гнездящихся птиц Кондинской низменности// Беркут, 7 (1–2): 12–18. **Бойко** Г.В. 1998б. Интересные фаунистические находки на Урале и в Западной Сибири//Мат-лы к распростран. птиц на Урале и в Зап. Сибири: 21–24.
- Бутурлин** С.А. 1907. Интересные находки//Псовая и ружейная охота, 6: 86–88. **Бутурлин** С.А. 1916. Краткий обзор семейства поползней (*Sittidae*)// Тр. Петрогр. о-ва естествоиспыт., Отд. зоол. и физиол., 44 (2): 143–173.
- Воробьев** К.А. 1954. Птицы Уссурийского края, 360 с.
- Глушенко** Ю.Н., **Коробов** Д.В. 2005. Южная белая цапля *Egretta modesta* (J.E. Gray, 1831) в Приморском крае: таксономический статус в свете новых данных//Рус. орнитол. журнал. Экспресс-выпуск, 304: 1028–1032.
- Глушенко** Ю.Н., **Коробов** Д.В., **Кальницкая** И.Н. 2003. Численность и размещение колоний околородных и водоплавающих птиц на Приханкайской низменности в 2002 г.//Животн. и растит. мир Дальн. Востока, 7: 54–65.
- Грабовский** В.И. 1992. Сравнительный анализ вокализации чаек рода *Larus* в комплексе *argentatus* – *cachinnans* – *fuscus*//Серебристая чайка: распространение, систематика, экология: 11–14.

Гричик В.В. 1991. О географической изменчивости некоторых признаков определяющих половой диморфизм у желтой трясогузки//Мат-лы 10 Всес. орн. конф., Ч. 1, Минск: 64. **Гричик В.В.** 1992. Феногеография полиморфизма желтых трясогузок в связи с проблемами систематики и генезиса комплекса «*Motacilla flava*». Автореф. канд. дисс., Киев: 1–16. **Гричик В.В.** 1994. Особенности полиморфизма и таксономический статус зеленоголовых форм желтой трясогузки (*M. flava* L.)//Вестник Белорусского ун-та, 2(2): 30–34.

Казаков Б.А., Бахтадзе Г.Б. 1999. О распространении двух форм черноголового чекана на юге европейской части России//Кавказский орнитол. вестник, 11: 58–70.

Кишинский А.А., Лобков Е.Г. 1979. Пространственные взаимоотношения между подвидами некоторых птиц в берингийской лесотундре//Бюл. МОИП. Отд. биол. 89 (5): 11–23.

Коблик Е.А., Архипов В.Ю. 2014. Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: списки видов/Зоол. исследования, 14: 171 с. **Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю.** 2006. Список птиц Российской Федерации. М., 256 с.

Леонович В.В., Демина Г.В., Вепринцева О.Д. 1996. Обыкновенный поползень (*Sitta europaea* L.) и малые поползны (*S. villosa* Verreaux, *S. kueperi* Pelzen): вопросы систематики и филогении//Бюл. МОИП. Отд. биол., 101 (1): 37–49.

Лобков Е.Г. 1986. Гнездящиеся птицы Камчатки. Владивосток, 290 с.

Марова И.М. 1991. Гибридизация сибирской и восточно-европейской теньковок в зоне вторичного контакта// Мат-лы 10-й Всесоюз. орнитол. конф. Витебск. Минск. Ч. 1: 105–107. **Марова И.М., Леонович В.В.** 1993. Огибридизации сибирской (*Phylloscopus collybita tristis*) и восточно-европейской (*Ph. collybita abietinus*) теньковок в зоне их симпатрии//Гибридизация и проблема вида у позвоночных. М.: 147–163.

Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М., 597 с.

Назаренко А.А. 1978. К орнитофауне Хэнтэй-Чикойского нагорья, Южное Забайкалье//Экология и зоогеография некоторых позвоночных суши Дальнего Востока. Владивосток: 40–56.

Нечаев В.А., Глущенко Ю.Н. 2011. Южная белая цапля *Casmerodius modestus* (J.E. Gray, 1831)//Птицы России и сопредельных регионов: Пеликанообразные, Аистообразные, Фламингообразные. М.: 329–334.

Опаев А.С. 2010. Основные направления дивергенции криптических видов птиц (на примере комплекса «дроздовидная камышевка»). Автореф. канд. дис. Москва: 1–24.

Панов Е.Н. 2008. Сорокопуть (семейство Laniidae) мировой фауны. Экология, поведение, эволюция. М.: КМК. 650 с. + 64 цв. вкл.

Портенко Л.А. 1939. Фауна Анадырского края. Птицы. ч. 1//Тр. Науч.-исслед. ин-та полярного земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. Сер. Промысл. хоз-во, вып. 5: 5–211. **Портенко Л.А.** 1960. Птицы СССР. Ч. 4. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 417 с.

Редькин Я.А. 2001а. Новые представления о таксономической структуре группы «желтых трясогузок»//Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. Казань: 150–165. **Редькин Я.А.** 2001б. Окраска оперения некоторых форм группы желтых трясогузок *Motacilla flava* sensu lato в ювенильном наряде//Рус. орнитол. журн., Экспр.-вып., 10 (128): 3–28. **Редькин Я.А.** 2001в. Окраска ювенильного наряда различных подвидов желтоголовой трясогузки *Motacilla citreola* Pallas, 1776//Рус. орнитол. журнал. Экспресс-выпуск, 10 (133): 135–144. **Редькин Я.А.** 2001г. Таксономические отношения форм в эволюционно молодых комплексах птиц на примере рода *Motacilla* L., 1785 (Таксономическая ревизия подрода Budytes). Автореф. канд. дис. Москва: 1–18. **Редькин Я.А.** 2003. Новые данные о пространственных и репродуктивных отношениях некоторых близкородственных форм воробьинообразных Passeriformes в Туве//Бутурлинский сборник. Ульяновск: 201–206.

Сотников В.Н. 2006. Птицы Кировской области и сопредельных территорий. 2 (1) Воробьинообразные. Киров: ООО «Триада+», 448 с. **Сотников В.Н., Рябов В.М., Пономарев В.В., Акуликин С.Ф.** 2014. Новые материалы к орнитофауне Кировской области//Рус. орнитол. журнал. Экспресс-выпуск, 23 (956): 67–73.

Спангенберг Е.П. 1951. Отряд Пастушки Ralli или Ralliformes//Птицы Советского Союза, 3: 604–677

Степанян Л.С. 1983. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. М., 294 с. **Степанян Л.С.** 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М., 808 с.

Тайкова С.Ю., Редькин Я.А. 2014. О формах группы серых сорокопутов в Европейской России и Украине в свете современных взглядов на систематику этого комплекса//Редкие виды птиц Нечернозёмного центра России. Мат-лы V совещания «Распростр. и экол. редких видов птиц Нечернозёмного центра России». М.: 223–240.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Штреземан Е. 1959. Видообразование в цепи подвидов настоящих чаек группы серебристая – хохотунья – клуша//Труды Уральского отделения МОИП, вып. 2: 99–115.

Фирсова Л.В. 2013. Географическая изменчивость, система и эволюция серебристых чаек и хохотуний комплекса *Larus argentatus* Pontoppidan, 1753 – *Larus cachinnans* Pallas, 1811, обитающих в России//Русский орнитологический журнал. Экспресс-выпуск, 867: 941–979.

Цветков А.В., Редькин Я.А., Коблик Е.А. 2003. О распространении и биологии трясогузок в Туве//Рус. орнитол. журнал. Экспресс-выпуск, 12 (229): 768–787.

Шипилина Д.А. 2014. Взаимоотношения восточно-европейской и сибирской теньковок (*Phylloscopus collybita abietinus*, Ph. (c.) *tristis*) в зоне симпатрии: морфологические, биоакустические и генетические аспекты. Автореферат канд. дис. Москва: 1–26.

Юдин К.А., Фирсова Л.В. 2002. Ржанкообразные Charadriiformes. Поморники семейства Stercorariidae и чайки подсемейства Larinae. СПб., 667 с.

Alstrom P., Saitoh T., Williams D., Nishiumi I., Shigeta Y., Ueda K., Irestedt M., Bjorklund M., Olsson U. 2011. The Arctic Warbler *Phylloscopus borealis* – three anciently separated cryptic species revealed // *Ibis*, 153: 395–410.

Baidya P. 2014. C201337. www.xeno-canto.org/201337.

Blyth E. 1849 *Catalogue of the Birds of the Asiatic Society*. Calcutta: J. Thomas, Baptist Mission Press, 403 p.

Bot S. 2008. XC22703, XC22704. www.xeno-canto.org/22703, www.xeno-canto.org/22704.

Christidis L., Boles W. 2008. *Systematics and taxonomy of Australian Birds*. Collingwood, 277 p.

Clements J.F., Schulenberg T.S., Iliff M.J., Roberson D., Fredericks T.A., Sullivan B.L., Wood C.L. 2014. *The eBird – Clements checklist of birds of the world: Version 6.9*. <http://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>

Cramp S. (editor). 1988. *The birds of the Western Palearctic* 5. Oxford, 1063 p.

Crochet P.-A., F. Bonhomme, and J.-D. LeBreton 2002. Systematics of large white-headed gulls: Patterns of mitochondrial DNA variation in western European taxa // *The Auk* 119: 603–620.

del Hoyo J., Collar N.J., (Eds.) 2014. Introduction by HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. V. I Non-passerines. Barcelona: 19–54.

de Kroon G.H.J. 1991. A comparative study of the subspecies of *Rallus aquaticus* // *Beitr Vogelkd.* 39(3): 155–158.

de Kroon G.H.J., Mommers M.H.J., Slabbekoorn H. 2008. Vocale variatie bij de Waterral: een vergelijking tussen twee ondersoorten // *Limosa*. 81: 81–91.

Dickinson E.C. (ed.) 2003. *The Howard and Moore complete checklist of the birds of the World*. London, 1039 p.

Dunajewski A. 1934. Eurazjatyckie formy rodzaju *Sitta* Linn. Die eurasiatischen Formen der Gattung *Sitta* Linn. // *Acta ornithologica Musei Zoologici Polonici*, I, 7: 181–251.

Gay L., Bell D.A., Crochet P.-A. 2005. Additional Data on Mitochondrial DNA of North American Large Gull Taxa // *The Auk*, 122: 684–688.

Harrap S., Quinn D. 1996. *Tits, Nuthatches and Treecreepers*. A & C Black, London, 464 p.

Helbig A.J., Seibold I. 1999. Molecular phylogeny of Palearctic–African Acrocephalus and Hippolais warblers (Aves: Sylviidae) // *Mol. Phylogenet. Evol.*, 11: 246–260.

Illera J.C., Richardson D.S., Helm B., Atienza J.C., Emerson B.C. 2008. Phylogenetic relationships, biogeography and speciation in the avian genus *Saxicola* // *Mol. Phylogenet. Evol.*, 48: 1145–1154.

Inskipp T., Lindsey N., Duckworth W. 1996. *An annotated checklist of the birds of the Oriental Region*. Sandy, U.K.: 294 p.

Irwin D.E., Rubtsov A.S., Panov E.N. 2009. Mitochondrial introgression and replacement between yellowhammers (*Emberiza citrinella*) and pine buntings (*Emberiza leucocephalos*) (Aves: Passeriformes) // *Biological Journal of the Linnean Society*, 98: 422–438.

Klassert T.E., Hernández M.A., Campos F., Infante O., Almeida T., Suárez N.M., Pestano J., Hernández M. 2008. Mitochondrial DNA points to *Lanius meridionalis* as a polyphyletic species // *Mol. Phylogenet. Evol.*, 47: 1227–1231.

Kushlan J.A., Hancock J.A. 2005. *The Herons*. Oxford, 456 p.

Lastukhin A. 2014. XC185493. www.xeno-canto.org/185493.

Leisler B., Heidrich P., Schulze-Hagen K., Wink M. 1997. Taxonomy and phylogeny of reed warbler (genus *Acrocephalus*) based on mtDNA sequences and morphology // *Journal für Ornithologie*, 138: 469–496.

Liebers D., De Knijffa P., Helbig A.J. 2004. The herring gull complex is not a ring species // *Proc. R. Soc. Lond. B*, 271: 893–901. **Liebers D., Helbig A.J.** 2002. Phylogeography and colonization history of Lesser Black-backed Gulls (*Larus fuscus*) as revealed by mtDNA sequences // *J. Evol. Biol.*, 15: 1021–1033. **Liebers D., Helbig A.J., De Knijffa P.** 2001. Genetic differentiation and phylogeography of gulls in the *Larus cachinnans-fuscus* group (Aves: Charadriiformes) // *Molecular Ecology*, 10: 2447–2462.

Livezey B.C. 1998. A phylogenetic analysis of the Gruiformes (Aves) based on morphological characters, with an emphasis on the rails (Rallidae) // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*; 353(1378): 2077–2151.

Martens J., Bahr N. 2007. Dokumentation neuer Vogel - Taxa – Bericht für 2005 // *Vogelwarte*, 45: 119–134.

Martinez-Vilalta A., Motis A. 2014. Family Ardeidae. – Handbook of the Birds of the World and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. (del Hoyo J., Collar N.J., (eds.)). Vol.1: Non-passerines. Barcelona: 398–407.

Mason P., Allsop J. 2009. *The Golden Oriole*. London, 280 p.

Mayr E. 1942. Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist. New York. (Columbia University Press): I–XIV, 1–334. **Mayr E.** 1956. The interpretation of variation among the yellow wagtails // *Brit. Birds*, 49 (3): 115–119.

Odeen A., Bjorklund M. 2003. Dynamics in the evolution of sexual traits: losses and gains, radiation and convergence in yellow wagtails (*Motacilla flava*) // *Molecular Ecology*. 12: 2113–2130.

Olsson U., Alström P., Svensson L., Aliabadian M., Sundberg P. 2010. The *Lanius excubitor* (Aves, Passeriformes) conundrum – Taxonomic dilemma when molecular and non-molecular data tell different stories // *Mol. Phylogenet. Evol.*, 55: 347–357.

Pavlova A., Zink R.M., Drovetski S.V., Red'kin Ya.A., Rohwer S. 2003. Phylogeographic patterns in *Motacilla flava* and *Motacilla citreola*: species limits and population history // *The Auk*, 120 (3): 744–758.

Poelstra J. 2010. Trends in systematics – Speciation in shades of grey: the great grey shrike complex. *Dutch Birding*, 32(4): 258–264.

Pons J.-M., P.-A. Crochet, M. Thery and A. Bermejo 2004. Geographical variation in the yellow-legged gull: introgression or convergence from the herring gull?//J. Zool. Syst. Evol. Research, 42: 245–256

Pratt H.D. 2011. Observations on species limits in the Great Egret (*Ardea alba*) complex. – J. of Heron Biology and Conservation 1:5. [online] URL: www.heronconservation.org/vol1/art5.

Rasmussen P.C., Anderton J.C. 2005. Birds of South Asia. – The Ripley Guide. Vol. 2. Washington DC & Barcelona, 586 p.

Red'kin Ya.A. 2013. Geographic variation and reproductive isolation in the eastern populations of arctic warbler // Avian migrants in the Northern Pacific: Breeding and Stopover sites in changing Earth. Scientific conference of the Institute of Marine Geology and Geophysics FEB RAS: Abstracts, Yuzhno-Sakhalinsk, September 3–7, 2013/Editor P.S. Ktitorov. – Yuzhno-Sakhalinsk: Institute of Marine Geology and Geophysics FEB RAS: 11. **Red'kin Ya.A., Konovalova M.V.** 2006. The eastern Asiatic races of *Sitta europaea* Linnaeus, 1758. Systematic notes on Asian birds. 63//Zoologische Mededelingen Leiden, 80 (15): 241–261.

Reeves A.B., Drovetski S.V., Fadeev I.V. 2008. Mitochondrial DNA data imply a stepping-stone colonization of Beringia by arctic warbler *Phylloscopus borealis*//Journal of Avian Biology, 39: 567–575.

Saitoh T., Alstrom P., Nishiumi I., Shigeta Y., Williams D., Olsson U., Ueda K. 2010. Old divergences in a boreal birds supports long-term survival through the Ice Ages//BMC Evolutionary Biology, 10 (35): 1–13.

Saitoh T., Nishiumi I., Shigeta Y., Ueda K. 2012. Re-examination of the taxonomy of the Arctic Warbler *Phylloscopus borealis* (Blasius): three separate species withing the *Phylloscopus [borealis]* subspecies//Japanese Journal of Ornithology, 61: 46–59.

Saitoh T., Shigeta Y., Ueda K. 2008. Morfological differences among populations of the Arctic Warbler with some intraspecific taxonomic notes//Ornithol. Sci., 7: 135–142.

Sammalisto L. 1968. Variations in the selective advantage of hybrids in the finnish population of *Motacilla flava* L.// Ann. zool. fenn., 5: 196–206.

Sangster G., Collinson M., Crochet P.-A., Knox A.G., Parkin D.T., Svensson L., Votier S.C. 2011. Taxonomic recommendations for British birds: seventh report // Ibis, 153: 883–892.

Sheldon F.H. 1987. The phylogeny of herons estimated from DNA-DNA hybridization data // The Auk, 104: 33–43.

Stegmann B.K. 1934. Über die Formen der grossen Möven «subgenus *Larus*» und ihre gegenseitigen Beziehungen // Journal für Ornithologie, 72 (3): 340–380.

Tajkova S.U., Red'kin Ya.A. 2014. The Northern Shrike *Lanius borealis sibiricus* Bogdanov, 1881 (Aves: Laniidae) in Ukraine: a taxonomic assessment// Journal of the National Museum (Prague), Natural History Series, 183: 89–107.

Tavares E., De Kroon G.H.J., Baker A. 2010. Phylogenetic and coalescent analysis of three loci suggest that the Water Rail is divisible into two species, *Rallus aquaticus* and *R. indicus*//BMC Evolutionary Biology 10 (226): 1–12.

- Urquhart** E.D. 2002. Stonechats: Guide to the Genus *Saxicola*. London, 320 p.
- Vaurie** C. 1958. Systematic notes on Palearctic birds. No. 32, Oriolidae, Dicuridae, Bombycillidae, Pycnonotidae, Nectariniidae, and Zosteropidae// American Museum novitates, 1869: 1–28. **Vaurie** Ch. 1959. The birds of the Palearctic fauna. Order Passeriformes. L.: Witherby, 762 p.
- van Oosten** H.H., **Emtsev** A.A. 2013. Putative segregation of two Yellow Wagtail taxa by breeding habitat in Western Siberia: possible implications for *Motacilla flava* taxonomy//*Ardea* 101: 65–70.
- Voelker** G. 2002. Systematics and historical biogeography of wagtails: dispersal versus vicariance revisited//*The Condor* 104: 725–739.
- Walther** B., **Jones** P. 2008. Family Oriolidae (Orioles and Figbirds)// *Handbook of the Birds of the World* (del Hoyo J. et al., (Eds.). Vol. 13, *Pendulines* to *Shrikes*. Barcelona: 692–723.
- Wink** M., **Sauer-Gurth** H., **Heidrich** P., **Witt** H.-H., **Gwinner** E. 2002a. A molecular phylogeny of stonechats and related turdids. – Stonechats: a guide to the genus *Saxicola*. London: 22–30.
- Wink** M., **Sauer-Gurth** H., **Gwinner** E. 2002b. Evolutionary relationships of stonechats and related species inferred from mitochondrial-DNA sequences and genomic fingerprinting//*Br. Birds*, 95: 349–355.
- Wittmann** U., **Heidrich** P., **Wink** M., **Gwinner**, E. 1995. Speciation in the Stonechat (*Saxicola torquata*) inferred from nucleotide sequences of the cytochrome-b gene//*J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 33: 116–122.
- Zink** R.M., **Drovetski** S.V., **Rohwer** S. 2006. Selective neutrality of mitochondrial ND2 sequences, phylogeography and species limits in *Sitta europaea*// *Mol. Phylogenet. Evol.*, 40: 679–686.
- Zink** R.M., **Pavlova** A., **Drovetski** S., **Wink** M., **Rohwer** S. 2009. Taxonomic status and evolutionary history of the *Saxicola torquata* complex//*Mol. Phylogenet. Evol.*, 52: 769–773.

Summary

Ya.A. Red'kin, V.Yu. Arkhipov, S.V. Volkov, A.A. Mosalov, E.A. Koblik. Species or non species? Controversial taxonomic treatments of birds of Northern Eurasia

Following the biological species concept and taking in to account such criteria for assignment species rank as 1) morphological segregation, 2) molecular phylogenetic data, 3) ecological, ethological and distribution characteristics, 4) reproductive relationships we analyzed 8 categories of taxa with ambiguous species rank.

We treat *Acrocephalus orientalis* and *Sitta arctica* as cryptic species but with big genetic differentiation. In complex closely related taxa of *Motacilla flava* sensu lato and *Lanius excubitor* sensu lato we allocate western and eastern polytypic forms which treated as independent species. As closely related forms with morphological and genetic differentiation and sympatric zone we treat *Casmerodius albus* and *Casmerodius modestus*. As alopatric pair of species with morphological and genetic differentiation, we treat *Rallus aquaticus* and *Rallus indicus* and

Oriolus oriolus and *Oriolus kundoo*, the differences in vocalization between both Oriolus species are described. The complex of *Phylloscopus borealis* sensu lato is one are not well investigated case yet. We treat Japanese taxon *P. xantodrias* as full species, but Kamchatka's form examinandum as subspecies of *Ph. borealis* because the relationships of these forms are not clear yet and remind the same situation with *Ph. collybita abietinus* and *Ph. c. tristis*. The most palearctic forms of «herring gull complex» we treat as independent species including such as *Larus michahellis*, *L. armenicus*, *L. fuscus*, *L. heuglini*, *L. vegae*, *L. mongolicus*. Taxonomic status the gulls from the Taimyr peninsula requires further detailed investigation.

Методы филогенетики и эволюционной биологии: достижения и ограничения

Н.В. Зеленков

Москва, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: nzelen@paleo.ru

Приведен краткий обзор наиболее распространенных методов, применяемых в филогенетических и эволюционных исследованиях в последние десятилетия. В сжатой форме приводится описание логики, положенной в основу каждого метода. Отмечены достоинства кладистического взгляда на структуру биоразнообразия. Обсуждаются «плюсы» и «минусы» парсимониального анализа и вероятностных методов филогенетических реконструкций, а также основанных на них сравнительно-филогенетических методов. Приведены примеры удачных исследований по филогении птиц, основанных на морфологических признаках. Отмечена важность филогенетического подхода при изучении эволюционных закономерностей.

Птицы как относительно легко доступные для изучения объекты на протяжении столетий привлекали повышенное внимание исследователей, в результате чего многие открытия и обобщения из различных областей биологической науки были впервые установлены именно при исследовании птиц. Так, трудно переоценить вклад орнитологических исследований в создание фундамента синтетической теории эволюции, в преобразованном виде господствующей и в настоящее время. Немаловажно, что первая крупная филогения отдельно взятой группы животных также была выполнена именно на птицах (Sibley, Ahlquist, 1990). В то же время повышенный интерес научного сообщества к вопросам эволюции животных, характерный для последних десятилетий, приводит к постоянному развитию методологии эволюционных исследований, которые теперь уже вторично «проникают»

в орнитологию, позволяя по новому подойти к решению как классических, так и вновь сформулированных проблем.

Традиции эволюционной орнитологии были особенно сильны в среде русскоязычных орнитологов в XIX – середине XX ст.; достаточно вспомнить наших выдающихся ученых М.А. Мензбира, П.П. Сушкина, Б.К. Штегмана, Н.А. Гладкова, Н.В. Кокшайского и многих других. В последней трети XX в. вклад отечественных исследователей в эволюционную орнитологию заметно снизился – по-видимому, значительную роль в этом сыграло идеологическое противостояние середины XX ст., в результате которого многие достижения мировой эволюционной науки рассматривались (и отчасти рассматриваются до сих пор) как ложные. Отсутствие доступной литературы на русском языке, разъясняющей методологию современной эволюционной науки, отчасти сдерживает развитие этой области среди отечественных ученых, при этом обилие специальной литературы, акцентирующей внимание на ограничениях современных методов, затрудняет восприятие их несомненных плюсов. Имеющиеся руководства по филогенетике либо устарели (Павлинов, 1990), либо слишком специальны (Лукашов, 2009; Павлинов, 2005). Многие публикации посвящены большей частью истории развития идей, и притом почти исключительно систематики (Павлинов, Любарский, 2011; Шаталкин, 2012). В попытке частично восполнить этот пробел, в этой статье приведен краткий обзор современных подходов к изучению эволюции, на некоторых примерах показана успешность применения новых методик в орнитологии.

Некоторые философские аспекты. Филогенетика возникла как раздел систематики и до сих пор зачастую называется «филогенетической систематикой». В отличие от эволюционной систематики, господствовавшей до 60-х гг. XX в. и признававшей, что классификация может или даже должна отличаться от генеалогии (Вокс, 1977), филогенетическая систематика, основы которой в современном виде были заложены В. Хеннигом, требует, чтобы система была точным отражением генеалогии. Хенниг был далеко не первым, кто предлагал объединять таксоны строго только по родству. К этому стремились многие биологи в первой половине XX в., но его заслуга, в первую очередь, заключается в разработке ясного методологического аппарата (Hennig, 1966), который впоследствии лег в основу кладистической методологии, получившей самое широкое распространение в биологии на рубеже XX и XXI столетий.

В чем же состоит преимущество кладистической методологии? Еще до Хеннига было понятно, что не любое сходство между изучаемыми организмами может рассматриваться как доказательство родства, однако не было консенсуса о том, как именно ранжировать признаки по их значимости для построения системы (см. Лебединка, 1980). Ситуация затруднялась еще и мозаичностью эволюции, из-за которой разные признаки или их комплексы порой дают совершенно разные классификации, при этом в системе любой группы организмов имеются таксоны, сочетание признаков у которых ведет к конфликту по другим признакам. В результате классификации различных авторов, делавших упор на разные системы признаков, получались разными, а обычный пользователь, выбирая систему, должен был руководствоваться исключительно авторитетом исследователя. Хенниг предложил изящный и, главное, объективный способ ранжирования признаков относительно их пригодности для построения системы. Согласно его методологии, объединение двух отдельных таксонов в таксон более высокого порядка возможно *только по продвинутым признакам* (апоморфиям), отличающим обсуждаемую группу от всех остальных. Но даже и это в неявном виде присутствовало в систематике до Хеннига, а что было абсолютно новым, так это декларация того, что *примитивные признаки* (плезиоморфии) ни в коем случае *не могут использоваться для выделения таксона*, сколько бы их ни было общих у двух отдельно взятых форм (рис. 1). Например, наличие костных челюстей у тритона и крокодила не может служить критерием отнесения их к одному таксону, поскольку является примитивным признаком, попросту унаследованным от общего предка. Здесь очень важно отметить, что апоморфность или плезиоморфность признака – всегда относительное понятие: наличие челюстей становится апоморфным (эволюционно продвинутым) признаком для челюстноротых в сравнении с бесчелюстными. Приведенные примеры могут показаться очевидными, однако гораздо менее очевидно, что практикующий систематик сталкивается с теми же проблемами на любом уровне: в т.ч., например, изучая тонкие особенности посткраниального скелета птиц. Методология Хеннига заключалась в том, что он не только четко обозначил важность различения примитивных и продвинутых признаков, но и предложил методы для их различения. Именно в этой области современная наука ушла далеко вперед (см. ниже).

Морфологическому преобразованию всегда сопутствует стазис (Симпсон, 1948), поэтому по мере эволюции происходит, кроме прочего, накопление групп животных, имеющих примитивную морфоло-

гию. В каждой эволюционной линии есть медленно эволюционирующие группы, которые могут при благоприятствующих условиях сохранять предковый морфологический тип. Стабилизирующий отбор способствует сохранению в эволюции устойчивых морфологий, поэтому и уровень сходства между примитивными группами может быть чрезвычайно велик, а их общее число может составлять значительную часть биоразнообразия. Хенниг называл таксоны, выделенные по при-

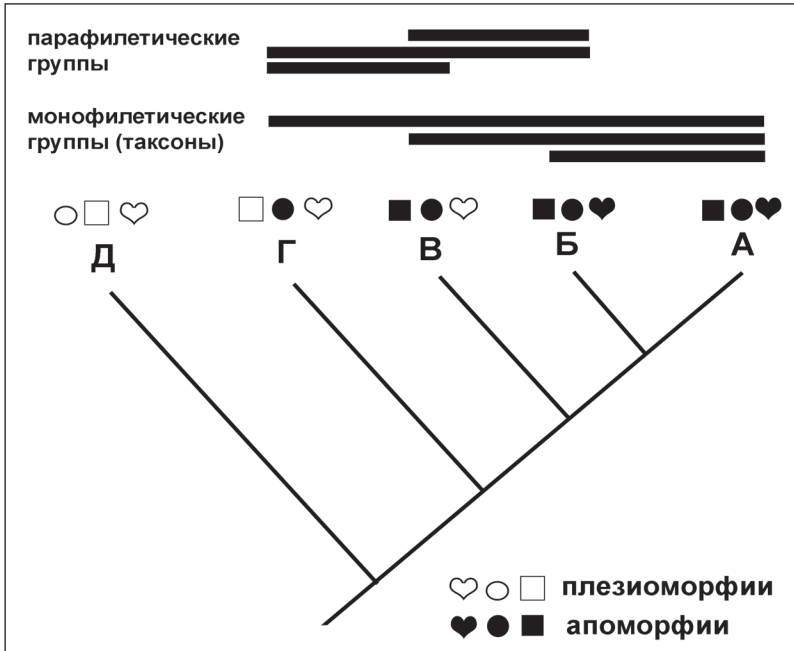


Рис. 1. Варианты группировки таксонов. Классическая систематика может поддерживать классификацию исследуемой группы на две подгруппы А+Б и В+Г, где В+Г – парафилетическая группа, выделяемая по примитивному (плезиоморфному) состоянию признака ♥. Таксон А+Б+В+Г выделяется по продвинутому (апоморфному) состоянию признака ●. Таксон А+Б+В выделяется по продвинутому состоянию признака ■. Возможные варианты сестринских групп: А и Б, А+Б и В, А+Б+В и Г. Таксон Д – внешняя группа, используемая только для установления полярности признаков.

Fig. 1. Different variants of grouping of taxa. Classic systematics may support a classification of the studied group into two divisions: A+B and B+G, where B+G is a paraphyletic group established based on a primitive (plesiomorphic) condition of the character ♥. The taxon A+B+V+G may be established based on the derived (apomorphic) condition of the character ●. The taxon A+B+V may be established by a derived condition of the character ■. Possible combinations of sister-groups: A and B, A+B and B, A+B+V and G. The taxon D is an outgroup which is used here only to establish a polarity of characters.

митивным признакам, «парафилетическими» (рис. 1) и ввел на них полный запрет в систематике. Это правило поддерживается и современными филогенетиками (см. Лухтанов, 2013).

Категоричный отказ от парафилетических групп по сути и отличает кладистическую систематику от классической (т.н. эволюционной), и именно этим кладистика отталкивает многих не-систематиков. Это отторжение отчасти понятно. Действительно, трудно отрицать тот факт, что парафилетические группы могли играть важную роль в эволюции биоты и что они могут эволюционировать как целое. По мнению кладиста, парафилетическая группа – это таксономический «артефакт», однако трудно спорить, что этот «артефакт» может представлять собой биологическую реальность (например, вид бурый медведь, если в него не включать белого – классический парафилетический таксон). Именно поэтому я считаю, что, вопреки уже ставшему традиционным суждению, парафилетические группы могут считаться «естественными» (см. подробнее: Зеленков, 2012). В филогенетической систематике учитывается филогенетическая история биоразнообразия, и во главу угла попросту ставится тот факт, что определенный таксон *может быть выделен* из парафилетической «мусорной корзины» на основании своей генеалогической близости к какой-то более продвинутой группе. Поясню это на примере: если мы полагаем, что археоптерикс – родственник птиц (всех или только каких-то), то почему мы должны классифицировать его с остальными тероподными динозаврами, даже если он находится с ними на одном эволюционном уровне? Следуя именно этой логике, современные исследователи выделяют археоптерикса среди множества родственных ему хищных динозавров и объединяют с птицами (такой таксон называется теперь Avialae).

Почему же классическая систематика защищает парафилетические таксоны? Согласно эволюционной концепции в систематике, восходящей еще к XIX в. и в окончательном виде развитой Дж. Симпсоном и его последователями, система и филогения имеют разные цели и задачи, при этом имеется убеждение, что классическая система (обычно включающая большое число парафилетических групп) имеет преимущество перед филогенетической, поскольку обладает большей предсказательной силой. Эту позицию, прочно закрепившуюся в анти-кладистической литературе, наглядно иллюстрирует замечание Л.А. Несова (1989) о том, что костная рыба Osteolepididae и серая ворона относятся к одной филогенетической линии, но на основе признаков первой трудно прогнозировать свойства второй. Однако это

представление о превосходстве классической классификации над филогенетической не вполне корректно и требует пояснения.

Во-первых, костные рыбы и ворона в филогенетической классификации помещаются в очень крупную группу, находясь при этом на разных ее полюсах. В классической систематике тоже есть группы (например, Amniota), предсказательная сила которых для удаленных таксонов не выше, чем у соответствующей клады в филогенетической систематике. В действительности, она даже ниже. Дело в том, что классические парафилетические систематические объединения (хорошим примером является класс Reptilia) с достаточно высокой степенью вероятности *позволяют предсказывать только примитивные черты* входящих в них таксонов. Однако теперь понятно, что почти не бывает исключительно примитивных и исключительно продвинутых таксонов – почти каждый демонстрирует ту или иную комбинаторику продвинутых и примитивных черт (гетеробатмия по А.Л. Тахтаджяну). В такой ситуации едва ли можно считать полезным предсказывание примитивных признаков – напротив, продвинутые признаки определяют адаптации и уникальную биологическую роль таксона, его возможную будущую судьбу и поэтому оказываются наиболее интересными для биолога/палеонтолога. Но если мы пытаемся реконструировать морфологию плохо изученного животного по членам парафилетической группы, то восстановим лишь примитивные состояния признаков и не будем знать, по каким именно признакам это животное окажется продвинутым. Филогенетическая классификация имеет преимущество в том, что не занимается присущей эволюционной систематике неоправданной экстраполяцией примитивных признаков – в том случае, если не известно ни одного продвинутого признака для определенного таксона, то его позиция на филогенетическом дереве попросту окажется неразрешенной. Ну, а примитивные признаки, в конце концов, позволяет предсказывать и кладистическая система – чем ближе таксон к основанию дерева, тем больше он будет похож на внешнюю группу (рис. 1).

Методология. Хенниг использовал ручные методы различения примитивных и продвинутых признаков и группировал таксоны по выявленным таким образом общим продвинутым чертам (синапоморфиям). Этот принцип и сегодня очень широко используется в некоторых областях биологии – например, в палеонтологии, когда необходимо установить систематическое положение таксона, для которого известно небольшое число признаков. Однако для анализа большого числа дискретных морфологических признаков, начиная с 70-х гг.

(Farris, 1970) используется в основном метод максимальной парсимонии (то есть экономии; см. подробнее Павлинов, 2005; Felsenstein, 2004; Wiley, Lieberman, 2011), согласно которому из разнообразия возможных деревьев выбирается самое короткое, то есть дерево с наименьшим числом переходов между различными состояниями признаков. Оппоненты кладистики заявляют, что применение критерия экономии к эволюции необоснованно, поскольку эволюция зачастую расточительна в своих проявлениях, и на этом основании ставят под сомнение саму правомерность применения парсимониального анализа для реконструкции филогении. Однако вопреки этому распространенному мнению, метод парсимониального анализа апеллирует не столько к экономности эволюции, сколько к экономности в логике научного познания. *Логика парсимонии заключается в том, что минимизируется число ad hoc гипотез*, необходимых для объяснения распределения признаков на дереве (Farris, 1983; см. также Scotland, 1997; Павлинов, 2005, с. 52). Ad hoc гипотезы в науке вообще – это гипотезы, необходимые для объяснения исключений из общепринятой теории. Понятно, что при выборе между несколькими научными теориями предпочтительна та, для которой число необходимых ad hoc гипотез, объясняющих исключения, будет минимально. Основное предположение филогенетики заключается в том, что любое сходство, если не доказано обратное, следует считать унаследованным (т.н. «презумпция познаваемости филогенеза»; Расницын, 2002), поэтому мы выбираем ту филогенетическую гипотезу, в которой большинство наблюдаемого сходства объясняется именно родством. В этом случае ad hoc гипотезы объясняют гомоплазии – сходства, возникающие в результате параллелизмов, конвергенций или эволюционных реверсий (то есть, не унаследованные от общего предка). Таким образом, в первом приближении парсимониальный анализ стремится к минимизации числа неконгруэнтных наблюдений, как и любой логично мыслящий систематик. Однако важно, что одна ad hoc гипотеза может объяснять сразу несколько проявлений гомоплазии на кладограмме, ведь изменение признака в одной линии может разнести на дереве таксоны, имеющие истинно гомологичное сходство – это явление в случае с морфологией я предлагаю называть «морфологической гемиплазией» (см. Зеленков, 2011).

Процедура парсимониального анализа предполагает построение неориентированного дерева (unrooted tree), которое может быть получено различными методами, но всегда без учета примитивности или продвинутости признаков; в последующем это дерево «укореняется»

посредством включения в анализ т.н. «внешней группы». Внешняя группа определяет полярность признаков – состояния, характерные для внешней группы, считаются наиболее примитивными, поэтому таксоны, наиболее похожие на внешнюю группу, как правило, оказываются в основании кладограммы. Не удивительно, что выбор внешней группы зачастую критичен для получения успешной филогении – слишком примитивные и слишком специализированные внешние группы как правило имеют очень мало общих признаков с исследуемой группой (*in-group*) и поэтому не позволяют установить полярность многих признаков. В этом случае «укоренение» дерева может произойти неверным образом. Наибольшую ценность в качестве внешней группы представляют неспециализированные таксоны, максимально близкие к основанию исследуемого филогенетического дерева, однако такие формы зачастую могут быть вообще не представлены ни в современном биоразнообразии, ни и в ископаемом.

Парсимониальный анализ может быть чрезвычайно чувствителен к неравномерной эволюции и неполноте выборки и поэтому теперь практически не используется при анализе молекулярных данных (см. подробнее Holder, Lewis, 2003; Лухтанов, 2013), однако он все же дает неплохие результаты при исследовании относительно медленно эволюционирующих существ (каковыми являются морфологические признаки по сравнению с молекулярными). Так, именно с применением методов парсимонии недавно было показано, что археоптерикс более родственен некоторым хищным динозаврам, чем собственно птицам (Xu et al., 2011). Однако сейчас в морфологии все шире применяются и другие (т.н. вероятностные) методы анализа данных – и примечательно, что применение этих вероятностных методов к той же самой матрице признаков вновь помещает археоптерикса в основание филогенетического ствола птиц (Lee, Worthy, 2012). В связи с этой проблемой важно прояснить, что же из себя представляют вероятностные методы, чем они отличаются от парсимонии и какова их область применения?

К вероятностным методам, массово используемым в филогенетике, относят метод максимального правдоподобия («*maximum likelihood*») и связанный с ним Бэйсов анализ (*Bayesian analysis*). Филогенетическое приложения метода максимального правдоподобия (далее ММП) было разработано для построения деревьев на основе большого числа признаков, т.е. для анализа молекулярных данных (Felsenstein, 1981) и до сих пор очень активно используется молекулярными филогенетиками. При филогенетическом анализе ММП вычисляется,

какова вероятность того, что, имея определенное дерево и заданные правила изменения признаков, мы получим имеющуюся в нашем распоряжении матрицу данных (функция правдоподобия). Дерево, при котором вероятность получить исходную комбинацию признаков наибольшая, и будет статистически наиболее правдоподобным. При подборе деревьев ММП учитывается не только характер ветвления (топология), но и длина ветвей – и в этом заключается, пожалуй, одно из самых существенных отличий ММП от парсимониального анализа. Парсимониальный анализ априори считает одинаковые состояния признака у двух членов филогенетической ветви унаследованным от одного предка, в то время как ММП уменьшает эту вероятность по мере роста длины ветви. Грубо говоря, чем дальше два одинаковых состояния признака разнесены по длине ветви, тем менее вероятной считается их гомология (унаследование от общего предка). Эта особенность ММП позволяет делать корректировку на возрастание вероятности параллелизмов по мере удлинения ветви (увеличения времени эволюции), что особенно важно при анализе молекулярных данных (ввиду обычности синонимичных замен).

Разумеется, на рассчитываемую вероятность существенное, если не определяющее, влияние оказывают установленные правила изменения признаков – эволюционная модель. Параметры модели могут быть очень различными и могут учитывать неравные вероятности различных переходов между состояниями признаков. В существующих моделях молекулярной эволюции, применяемых в ММП, учтены возможности независимой замены нуклеотидов, вариаций в темпе изменений нуклеотидов в разных ветвях дерева и, что особенно важно, в разных областях генома (принимается, что вариации скорости изменения генома лучше всего соответствуют Γ -распределению; Yang, 1993), а также эмпирические наблюдения о том, что некоторые замены более вероятны, чем другие. До недавнего времени исследователи выбирали модель вручную или, чаще, использовали встроенную по умолчанию в филогенетическую программу, однако для разных участков анализируемого генома могут подходить различные модели, поэтому в последнее десятилетие нормой в молекулярных филогенетических исследованиях стал статистический подбор моделей, наиболее адекватных тому или иному локусу (см. Posada, Crandall, 2001).

Метод максимального правдоподобия долгое время использовался почти исключительно для анализа нуклеотидных последовательностей, и лишь в самое недавнее время стал применяться по отношению к морфологической филогенетике. Но если имеются теоретические

расчеты, показывающие преимущество ММП для анализа быстро эволюционирующих последовательностей ДНК (Felsenstein, 1978), то подобных оценок для морфологии нам не известно. Возможно, что для морфологических признаков должны быть разработаны специальные модели эволюции, однако в реальности используется самая простая, исторически первая (предложена в 1969 г.) и весьма нереалистичная модель молекулярной эволюции Джука-Кантора (JC-model), предполагающая равные вероятности изменений модальностей любого отдельно взятого признака по ходу эволюции (обсуждение модели см. Лукашов, 2009). Генерализованная версия этой модели в морфологической филогенетике получила название модели Маркова (Mk model; Lewis, 2001) и нет никакого основания считать, что она более пригодна для реконструкции филогенетических деревьев, чем парсимония.

Как уже отмечалось, при поиске оптимального филогенетического дерева ММП учитывает длину ветвей, при этом вероятности изменения индивидуальных признаков считаются равными и зависят только от длины ветви. Применение Г-распределения существенно не меняет ситуацию, поскольку позволяет варьировать вероятности изменения не индивидуальных признаков, а лишь разных областей генома. Такое предположение (о Г-распределении) представляет собой эволюционную презумпцию, по-видимому, не применимую к морфологическим признакам. Было показано, что результаты парсимониального анализа могут быть воспроизведены при помощи ММП в том случае, когда каждому признаку присваивается независимая вероятность изменения (Tuffley, Steel, 1997). По-видимому, это соответствует свойству морфологических признаков меняться с независимой вероятностью вдоль одной и той же ветви филогенетического дерева. Даже тогда, когда признаки эволюционируют вместе (так называемая «согласованная эволюция»), в морфологической матрице они могут быть разнесены, и поэтому Г-распределение не сможет объяснить их «сцепленного» изменения (обратная ситуация также весьма вероятна). Все это свидетельствует о том, что к результатам филогенетического анализа морфологических признаков, основанного на ММП, следует относиться как минимум с большой осторожностью. Сю и Пол (Xu, Pol, 2014), например, отвергают их как плохо объясняющие реальное распределение признаков в случае с базальной филогенией птиц.

В последнее время наиболее широкое применение получили методы реконструкции филогении на основе Байесовской статистики, постепенно вытесняющие анализ на основе ММП (см. Huelsenbeck et al., 2001). Это также вероятностный метод, но критерием оптималь-

ности дерева служит его так называемая апостериорная вероятность, представляющая собой функцию одновременно правдоподобия дерева и его априорной вероятности. Апостериорная вероятность филогенетического дерева при имеющихся данных [записывается как $P(\text{Дерево}|\text{Данные})$] рассчитываются, исходя из теоремы Байеса, следующим образом:

$P(\text{Дерево}|\text{Данные}) = P(\text{Данные}|\text{Дерево}) * P(\text{Дерево}) / P(\text{Данные})$ где $P(\text{Данные}|\text{Дерево})$ – вероятность получить исходные данные при заданном дереве, то есть правдоподобие дерева (та же, что и в ММП), а $P(\text{Дерево})$ – априорная вероятность дерева. Именно включение априорной вероятности главным образом и отличает Байесову филогенетику от ММП. Априорные вероятности в статистике в целом обобщают имеющиеся наблюдения (например, мы можем заранее знать, что некоторые деревья более вероятны, чем остальные), но современные филогенетики обычно считают вероятности отдельных деревьев равными (Huelsenbeck et al., 2001), поэтому ведущую роль в оценке оптимальности деревьев играет все то же максимальное правдоподобие. Знаменатель в теореме Байеса – это так называемая полная вероятность данных [$P(\text{Данные})$], представляющая собой сумму вероятностей всех возможных деревьев, умноженных на их правдоподобие (см. Felsenstein, 2004; Wiley, Lieberman, 2011). Именно в знаменателе заключена наибольшая проблема Байесовской филогенетики, долгое время мешавшая ее развитию: число возможных деревьев, учитывая возможные вариации длины ветвей, могут принимать поистине астрономические величины.

Здесь мы подходим к одной из самых существенных проблем современных методов филогенетики, связанной с поиском наиболее оптимального дерева. Все множество возможных филогенетических деревьев чрезвычайно велико, и последовательный анализ длины или правдоподобия каждого дерева для всевозрастающих матриц данных может занять очень продолжительное время (иногда многие месяцы), да и попросту может оказаться невозможным (см. Wiley, Lieberman, 2011). Выход, используемый в современных программах – поиск т.н. «локального» оптимума. Все множество деревьев можно разбить на кластеры более и менее оптимальных, поэтому программа нацеливается на поиск не отдельных оптимальных деревьев, но наиболее оптимальных кластеров – это позволяет в сжатое время оценить гораздо большее множество возможных деревьев. Внутри каждого кластера есть свой «пик оптимальности», однако оптимальность каждого кластера оценивается по некоторому числу случайных деревьев, которые

могут попросту оказаться недостаточно репрезентативны. По этой причине считается, что найденные деревья представляют собой локальные пики правдоподобия («локальные оптимумы»), которые почти наверняка не являются глобальным (Wiley, Liebermann, 2011). Но чтобы оценить степень достоверности полученных клад, используются различные статистические подходы, в частности, методы случайного перераспределения данных (например, “Bootstrap analysis”; см. Павлинов, 2005, с. 317).

Данные для реконструкции филогении – морфология против молекул. Вопрос, какого рода информацию следует использовать для реконструкции филогении, сейчас стоит довольно остро. Нет никакого сомнения, что значительная часть того, что нам вообще известно о родственных отношениях между организмами, базируется на морфологических данных (Scotland et al., 2003). В то же время все большая часть биологов ныне отдает предпочтение молекулярной филогенетике или практически полностью отрицает морфологические свидетельства (только если последние не подтверждают молекулярные филогении). У птиц это, по сути, началось с системы Сибли (Sibley et al., 1988) и продолжается до сих пор (Зеленков, 2013; Коблик, Зеленков, этот сборник). При этом рядовому специалисту, не связанному с филогенетикой, зачастую бывает нелегко разобраться, какие плюсы и минусы есть у различных исследований.

Анализируя представленные данные по филогении организмов, первостепенное внимание нужно уделять методике. В первую очередь стоит отметить, что популярные в 80-х и начале 90-х гг. так называемые «дистантные» методы филогенетики ныне полностью относятся к области фенетики, считаются концептуально устаревшими и практически не применяются на практике (кроме редких областей, например, микробиологии). К дистантным методам относятся различные варианты кластерного анализа, в том числе метод невзвешенного попарного среднего (UPGMA), имплементированный в некоторые филогенетические программы (например, PAUP) и ранее иногда использовавшийся для морфологических признаков. На UPGMA-анализ полагались и Сибли с соавторами в своих ранних реконструкциях филогении, на основании которых позднее была предложена их первая классификация (Sibley et al., 1988). В финальной книге (Sibley, Ahlquist, 1990), под давлением серьезной критики еще до её выхода из печати, метод анализа был изменен, однако все равно оставался дистантным, поскольку полученные авторами данные обработать другими методами было, по сути, невозможно. Основная проблема в дистантных ме-

тодах сейчас видится в том, что они оценивают только общее сходство и не способны различить примитивное и продвинутое. По этой причине дистантные методы склонны объединять примитивные медленно эволюционирующие группы (например, Falconidae и Accipitridae в случае с филогенией Сибли), но при этом отделять группы с быстро эволюционирующим геномом (например, Turnicidae). Несомненно, что в данных по ДНК–ДНК гибридизации есть некоторый филогенетический сигнал, но вычленить, какая именно его часть соответствует действительным филогенетическим взаимоотношениям, не представляется возможным.

Морфологические данные, в целом, представляют серьезную проблему для филогенетики, однако их можно рассматривать и как триггер дальнейшего развития этой области. И хотя в настоящее время выбор систематика почти всегда отдается молекулярным трактовкам филогении, морфология всегда будет сохранять свое значение хотя бы потому, что только с помощью морфологии можно установить филогенетические взаимоотношения между современными и ископаемыми формами. А ископаемые формы, в свою очередь, крайне важны для корректной реконструкции путей и закономерностей морфологической эволюции (например, Аверьянов, Лопатин, 2014), даже если они и не влияют на родственные связи между современными представителями (Patterson, 1981).

Основная проблема морфологической филогенетики сводится к проблеме «признака». Некоторые авторы считают, что не следует заниматься предварительным анализом признаков, поскольку наблюдение не может быть полностью независимым (Vogt et al., 2010). По этой причине зачастую анализируется как можно большее число информативных признаков – в надежде, что филогенетический сигнал превысит число гомоплазий и попросту ошибочных наблюдений. Яркий пример подобного исследования на птицах – работа Лайвизи и Цуси (Livezey, Zusi, 2007), в которой проанализировано почти 3000 морфологических признаков. Полученная филогения не выдерживает никакой критики (см. Мауг, 2008), поскольку объединяет большое число групп, морфологическое сходство которых уже давно считается конвергентным (например, гагары и поганки). К сожалению, масштаб этого исследования делает его важнейшим «морфологическим свидетельством» о филогении птиц, а в действительности – «псевдосвидетельством». Нужно заметить, что подобный подход характеризует и более ранние работы Б. Лайвизи: по уткам, ржанкообразным, пастушкам и некоторым другим группам – к результатам этих анализов

также нужно относиться с большой осторожностью. Другие примеры удачных и не удачных морфологических филогений см. в специальном обзоре (Зеленков, 2013).

Однако в последнее время все чаще слышны призывы к более углубленному анализу морфологических признаков (объяснение см. в работах: Rieppel, Kearney, 2002; Winther, 2009). В этом ключе развиваются филогенетические и сравнительно-морфологические исследования Г. Майра (см. Maug, 2014, 2015), направленные, в первую очередь, на реконструкцию родственных связей ископаемых групп птиц. Изучение ископаемых представителей позволяет во многих случаях установить вторичность некоторых состояний морфологических признаков у современных представителей – эти данные учитываются в кодировках признаков и часто заметно меняют представления о родственных отношениях современных групп. Примечательно, что филогенетические реконструкции Майра существенно отличаются от таковых Лайвизи и показывают заметное сходство с молекулярными филогениями (например, ржанкообразные: Maug, 2011; стриже- и козодоеобразные: Maug, 2010). Очень «правдоподобное» дерево всех птиц, заслуживающее особого внимания, получено в морфологическом анализе С. Бертелли с соавторами (Bertelli et al., 2013). Примечательны недавние хорошие морфологические филогении отдельных групп птиц, выполненные на тщательном анализе признаков: например, тинаму (Bertelli et al., 2014), ибисов (De Pietri, Maug, 2014), чистиковых (Smith, 2013), дятловых (Manegold, Topfer, 2013), или ванг из воробьеобразных (Manegold, 2008). Стоит также отметить подробное исследование морфологии и филогении околородных птиц Т. Смита, в котором, в частности, исследовано, как разные порции данных влияют на результат (Smith, 2010). В целом, имеется уверенность, что у морфологической филогенетики есть будущее.

Необходимо специально упомянуть смешанные анализы – когда в единую матрицу собираются данные из разных областей: например, морфологические и молекулярные. К таким анализам стоит относиться с большой осторожностью, поскольку они зачастую страдают от включения больших порций неинформативной информации или данных, приводящих к ошибочным результатам (Lecointre, Deleporte, 2004). Имеющиеся попытки объединить молекулярные и морфологические данные обычно неудачны – так, не вызывает никакого доверия подобным образом составленная филогения Galloanseres (Eo et al., 2009). Я также считаю, что нет оснований (хотя это уже практически стало нормой) объединять остеологические и миологические призна-

ки – поскольку эти две системы связаны устойчивыми эргонтическими (по И.И. Шмальгаузену) и эволюционными корреляциями; таким образом, нарушается основное правило современной филогенетики – независимость признаков. Независимость морфологических и молекулярных данных тоже может оказаться меньшей, чем это казалось еще десятилетие назад – ввиду довольно широкого распространения параллельной адаптивной молекулярной эволюции (см. Parker et al., 2013).

Поскольку морфология, в конце концов, является реализацией онтогенетической программы, а та, в свою очередь, представляет собой продукт взаимодействия генов (Wagner, 2014), не вполне правомерно утверждать (например, Vogt, 2008), что морфология является чуть ли не единственным источником независимой проверки молекулярно-генетических данных. Для ядерной ДНК единственным независимым источником проверки, в действительности, может служить, пожалуй, только митохондриальная ДНК (хотя и тут есть источники ошибки: например, митохондриальные псевдогены, встроенные в ядерную ДНК (NUMT; Bensasson et al., 2001)). МтДНК представляет удобный инструмент для восстановления относительно недавних этапов эволюции, при этом большинство биологов считают, что скорость ее изменения слишком велика, чтобы подходить для реконструкции глубоких дивергенций, например, расхождения отрядов и семейств птиц. Однако попытки в этой области не прекращаются (см. обзор: Зеленков, 2013, Коблик, Зеленков, этот сборник); при этом у мтДНК есть существенное преимущество в том, что она значительно лучше изучена, и, таким образом, гомологизация последовательностей («выравнивание» в случае молекулярных данных) и вообще их анализ происходит более осмысленно.

Молекулярные филогении, несомненно, имеют преимущество перед морфологическими благодаря тому, что охватывают значительно больший объем информации. Новые методы секвенирования (т.н. next-generation sequencing) позволяют достаточно легко восстанавливать последовательности по сотням, а иногда и тысячам генов. Традиционно для обработки подобных данных использовались т.н. методы объединения геномных последовательностей (или конкатенации – “concatenation”), при которых информация по всем генам группируется в единый массив данных, который затем анализируется как целое. Применение таких методов оправданно в тех случаях, когда отдельные гены, включенные в анализ, имеют сходные эволюционные истории. Однако это далеко не всегда так: еще с конца 80-х гг.

(Pamilo, Nei, 1988; Takahata, 1989) стало ясно, что эволюционные деревья отдельных генов зачастую не совпадают. Это было установлено на многочисленных группах организмов, и в частности, показано на птицах: исследование больших порций генома птиц показало, что ни один ген (из филогенетически информативных) не поддерживает все таксономические группы, выявляемые при совокупном анализе большой порции молекулярной информации (см. Hackett et al., 2008; Wang et al., 2012; Kimball et al., 2013; Jarvis et al., 2014). Это, по сути, означает, что нет ни единого гена в геноме птиц, который бы отражал истинные филогенетические отношения внутри класса.

Несоответствие отдельных генных деревьев, в основном из-за генного полиморфизма и т.н. неполной сортировки линий (“incomplete lineage sorting”), привело к формированию концепции молекулярной «гемиплазии» (Avice, Robinson, 2008), под которой в настоящее время понимают процессы, приводящие к несоответствию отдельных генных деревьев организменному (филогенетическому) дереву, и их результат. Однако выяснилось не только то, что разные гены могут давать разные филогенетические деревья; более важной стала разработка понятия т.н. «аномальной зоны» в филогении (Degnan, Rosenberg, 2006). При некоторой критически малой длине ветвей в отдельно взятом секторе филогенетического дерева некоторые («ложные») генные деревья оказываются статистически более вероятными, чем истинное организменное (филогенетическое) дерево. Из этого важного обобщения следует, что объединенный (конкатенированный) анализ заведомо приведет к ложным результатам при наличии в исследуемой филогении аномальной зоны (Kubatko, Degnan, 2007; Liu, Edwards, 2009). К сожалению, установить то, насколько подобные аномальные зоны в действительности представляют проблему, не представляется возможным (Huang, Knowles, 2009), поскольку реальная филогения организмов, которая могла бы служить контролем, для нас недоступна.

В связи с обозначенной выше проблемой предлагается в филогенетических исследованиях использовать специальные методы реконструкции организменных деревьев на основании теории коалесценции («coalescent theory»). Теория коалесценции («схождения»), математический аппарат которой был разработан в начале 1980-х гг., лежит в основе всех современных популяционно-генетических и филогеографических исследований (Avice, 2000). Суть теории сводится к тому, что определенные комбинации аллелей (гаплотипы) периодически элиминируются из популяций в результате стохастических процессов, поэтому все наблюдаемые в определенный момент времени га-

плотипы восходят к какому-то единственному предку (т.н. последний общий предок; “last common ancestor”, LCA). Статистические методы теории коалесценции позволяют реконструировать предковое состояние для всех наблюдаемых гаплотипов и время их коалесценции, то есть время, когда жил последний общий предок. Важно, что этот общий предок не был единственной особью, которая жила в популяции в этот момент времени, но именно от нее происходят (стохастически?) все современные гаплотипы. Широко известный пример применения теории коалесценции – реконструкция т.н. «митохондриальной евы», женщины, являющейся последним общим предком всех современных людей (рис. 2). Важно, что знание «митохондриальной евы» ничего не говорит нам о времени происхождения человека и даже всей современной популяции, но только указывает на минимально возможную датировку.

Теория коалесценции начала получать широкое применение в макрофилогенетике в 2000-х гг. Применение математического аппарата этой теории в макрофилогенетике позволило учитывать независимые филогенетические истории отдельных генов («генные деревья») для реконструкции организменного дерева. Серия экспериментов (как в случае с моделями, так и на реальных филогениях) показала, что в случае значительного расхождения отдельных генных деревьев коалесцентные методы реконструкции филогении могут давать более надежные результаты (Liu et al., 2009; Song et al., 2012), в частности тогда, когда вслед за бурной радиацией (короткие ветви) идет долгая эволюция (длинные ветви), затушевывающая первоначальный филогенетический сигнал (Liu et al., 2015). Однако в некоторых случаях методы конкатенации могут быть предпочтительнее (см. обзор: Mirarab et al., 2014). В филогенетике птиц коалесцентные методы в настоящее время используются очень широко, однако для микрофилогении птиц недавно было показано (Jarvis et al., 2014), что они дают результаты, очень сходные с таковыми, полученными на основе конкатенации.

Реконструкция эволюции. Выявление макроэволюционных закономерностей всецело базируется на сравнительных исследованиях (анатомических, физиологических, биохимических и проч.), при этом степень генерализации выявленных закономерностей во многом определяется таксономическим охватом сравнительных исследований. Однако благодаря зачастую уникальной эволюционной судьбе биологических объектов (см. Zherikhin, 1999) всегда существует опасность того, что тот или иной объект, использующийся в сравнительной биологии, окажется нерепрезентативным для группы, которую он

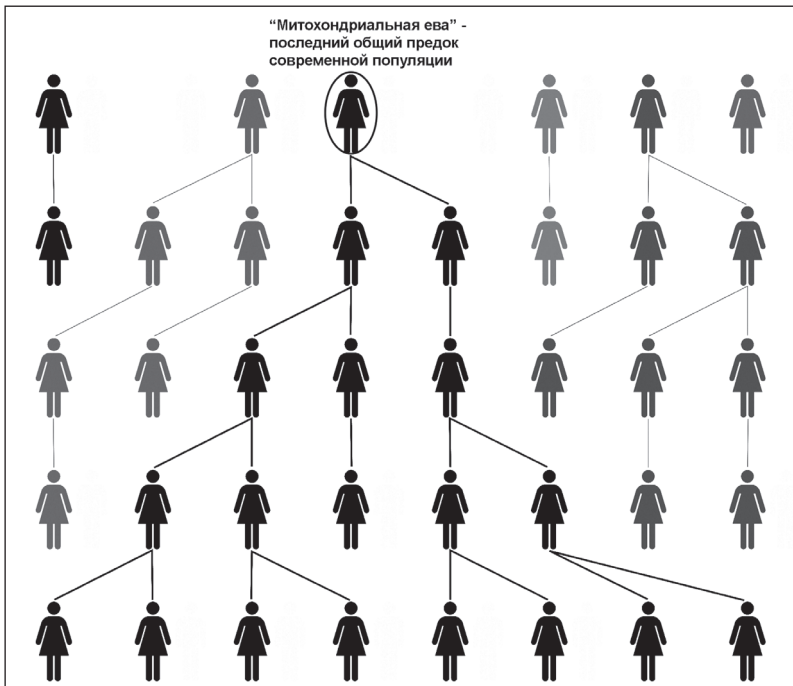


Рис. 2. Схождение всех современных гаплотипов к т.н. последнему общему предку. На примере митохондриальной Евы (автор илл.: С. Rottensteiner; воспроизв. с изменениями).

Fig. 2. Coalescence of all modern haplotypes to the single, so called last common ancestor. Exemplified by the “Mitochondrial Eve”. (Author of the original illustration: С. Rottensteiner; Licensed under the Creative Commons Attribution-Share Alike 3.0 Unported license; reproduced with modifications).

призван отождествлять. Поэтому современная биология все больше направлена на выявление эволюционных закономерностей в отдельно взятых группах организмов, без первостепенной цели построения генерализаций общебиологического характера.

Совершенно очевидно, что все эволюционные характеристики по сути динамические, то есть проявляются лишь с течением времени по мере эволюции группы. Традиционно в качестве источника сведений о прошедших этапах эволюции рассматривались эмбриологические и палеонтологические данные. Однако в настоящее время роль эмбриологии в познании морфологической эволюции в прошлом существенно сократилась. В первую очередь это связано с осознанием того, что индивидуальное развитие так же эволюционирует, как и де-

финитивная морфология, в результате чего гомологичные структуры могут формироваться различным образом у разных таксонов (обзор см. Hall, 2003; Wagner, 2014). Хорошим примером может служить формирование костей черепа бесхвостых амфибий, которое, как выяснилось (PiekarSKI et al., 2014) существенно отличается от такового у всех остальных тетрапод и даже лучеперых рыб. Классическая эволюционная морфология делит кости позвоночных на покровные и замещающие – это разделение играет важнейшую роль в установлении гомологии костей, однако показано, например, что глазнично-клиновидная кость, или орбитосфеноид, у амфисбен формируется по типу покровной, в то время как она является замещающей у всех остальных тетрапод (см. Wagner, 2014). Учитывая эту вариабельность онтогенеза, современные исследования нацелены на вскрытие механизмов, лежащих в основе развития той или иной структуры – сопоставление этих механизмов у разных групп животных позволяет проследить, как индивидуальное развитие менялось в процессе эволюции (направление «Evo-Devo»). Связи между индивидуальным развитием и дефинитивной морфологией имеют неоднозначную природу: с одной стороны, эволюционирует именно дефинитивная морфология, однако никакие индивидуальные вариации не могут проявиться без сдвигов в траектории онтогенеза.

В отличие от эмбриологии, ископаемые до сих пор играют одну из ведущих ролей в изучении процессов эволюции. В то же время данный факт вовсе не значит, что для реконструкции эволюционных закономерностей достаточно сравнивать более древние формы с более молодыми. Хорошо известно, что в современной фауне успешно сосуществуют представители примитивных и продвинутых эволюционных линий. Нет никаких сомнений, что сходная картина была характерна и для предыдущих этапов развития биоты. При всей неполноте палеонтологической летописи существует серьёзная опасность, что более древняя форма, используемая в сравнительном анализе, в действительности может оказаться более продвинутой. Поэтому все современные исследования эволюции опираются на филогению – последняя может в большей или меньшей степени отражать реальные филогенетические отношения между организмами, однако представляет собой по сути единственный возможный «контроль» репрезентативности выборки. Филогения, положенная в основу сравнительного метода, является одной из важнейших презумпций конкретного эволюционного исследования – фальсифицировав филогению, можно поставить под сомнение результаты всего исследования. Любые срав-

нительные исследования, если они выполнены без филогенетического контроля, могут оказаться принципиально не фальсифицируемыми.

Существует множество примеров того, как классические представления об эволюции отдельных групп оказались некорректными в результате находок более примитивных форм. Так, до недавнего времени считалось, что строение скелета жаберного аппарата более примитивно у современных хрящевых рыб, чем у костных. На этом базовом представлении строились схемы возникновения и эволюции жаберного аппарата у рыб в целом. Однако недавняя находка древнейшей акулы с полностью сохранившимся скелетом жаберного аппарата показала, что хрящевым рыбам, по-видимому, изначально было присуще то же устройство жаберного аппарата, что и у современных костистых рыб (Pradel et al., 2014). Таким образом, анатомическое строение современных хрящевых рыб, кажущееся во многом примитивным, в действительности может оказаться вторичным упрощением, не пригодным для реконструкции первичного состояния для тетрапод в целом. Можно привести сходный пример и из орнитологии: до недавнего времени считалось, что курообразные птицы имеют примитивное строение посткраниального скелета – основанием для такого суждения было сравнение курообразных с их ближайшими родственниками в современной фауне – гусеобразными. Однако находка примитивных курообразных показала, что у ранних представителей этого отряда посткраниальный скелет был гораздо больше похож на утиный (Maug, 2006), и таким образом, «утиный» тип посткраниальной морфологии представляется более примитивным в этой группе птиц (Зеленков, 2015).

Тестирование эволюционных гипотез обычно проводится статистическими методами, однако традиционная статистика предполагает, в общем, независимость исходных данных. Очевидно, что когда мы имеем дело с различными таксонами, то полученные данные не могут быть полностью независимыми – близкородственные формы могут оказаться схожи по некоторым параметрам исключительно в силу своего происхождения. Чем менее родственны организмы, тем более независимы будут изучаемые для них показатели. Это особенность биологических данных в настоящее время повсеместно учитывается; исторически первый статистический метод, берущий в расчет филогению, был так называемый метод «филогенетически независимых различий» (phylogenetic independent contrasts; Felsenstein, 1985), который самым широким образом используется и по настоящее время (Laurin, 2011). Суть его состоит в том, что разница в значении между

двумя таксонами стандартизируется с учетом филогенетической удаленности таксонов. Стандартизация осуществляется путем деления различия на квадратный корень суммы длин всех ветвей дерева между таксонами – полученные различия («contrasts») затем анализируются статистически. В основу данного метода положено предположение, что расхождение в показателях изучаемого параметра (признака) будет линейно увеличиваться по мере увеличения времени дивергенции между таксонами (Броуновская модель). Соответственно, метод не работает, если изменения изучаемого параметра не соответствуют Броуновской модели развития (может оказаться частым явлением). Кроме того, на результаты анализа будет влиять топология используемого филогенетического дерева, которое далеко не всегда может отражать реальную генеалогию (Laurin, 2011). Имеются и другие методы учета филогенетической информации (там же), пока не получившие такого широкого распространения.

Необычайно широко распространенный сегодня способ изучения эволюции – картирование («mapping») признаков на филогенетическое дерево. При этом признаки могут изучаться любые – от морфологических и физиологических до географических (реконструкция предковых ареалов). Тестирование эволюционных гипотез в последнее время происходит в основном путем реконструкции состояний у гипотетических предковых таксонов – первоначально такие реконструкции осуществлялись с применением метода максимальной парсимонии на основе различных алгоритмов (см. Felsenstein, 2004), однако теперь чаще основаны на вероятностных методах (в основном, Байесовской статистики). Если мы знаем состояния признаков у двух сестринских таксонов и у внешней группы, то можем вычислить вероятность состояния этого признака для гипотетического предка двух исследуемых таксонов. Степень достоверности реконструкции каждого реконструируемого состояния серьезно зависит от множества факторов (см. Cunningham et al., 1998; Ronquist, 2004), в том числе мозаичности распределения отдельных состояний на дереве, длины ветвей (которая может вообще не учитываться), а также числа таксонов, включенных в анализ. Немаловажное значение имеет также то, что дерево, используемое для реконструкции предковых состояний, само почти никогда не является полностью истинным (см. Ronquist, 2004). Считается, что лучше всего справляется с задачей реконструкции предковых состояний Байесовский анализ, который учитывает вероятностный характер используемых филогенетических деревьев и, по сути, включает в анализ альтернативные топологии (см. подробнее Ronquist, 2004).

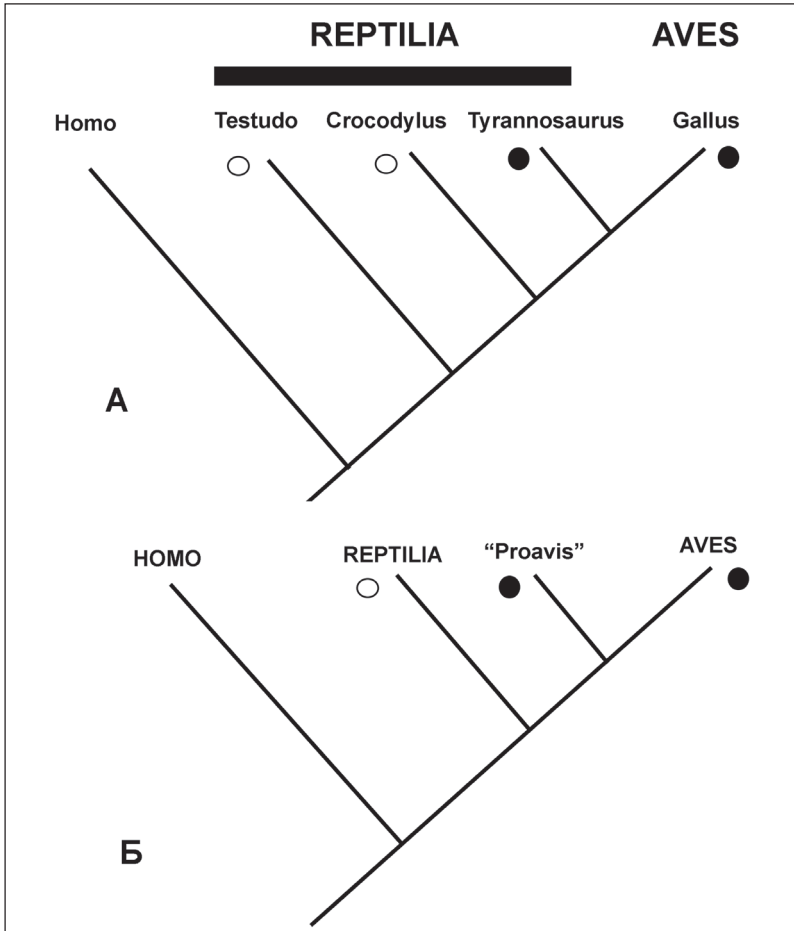


Рис. 3. Неверная реконструкция эволюции признака при ошибочной топологии дерева. А – корректная топология. Б – некорректная топология, при которой парафилетическая группа (Reptilia) трактуется как монофилетическая. Продвинутый признак (●) характеризует птиц (Aves). При некорректной топологии дерева (т.е., если не включать Aves в Reptilia), можно ожидать, что этот продвинутый признак возник у гипотетического предка всех птиц (“Proavis”), в то время как, в действительности, он возник внутри Reptilia.

Fig. 3. Incorrect inference of character evolution when erroneous topology of the phylogenetic tree is used. А – correct topology. Б – erroneous topology with a paraphyletic group (Reptilia) treated as monophyletic one. A derived character (●) characterize Aves. When we use an erroneous topology (Aves are not part of Reptilia), we would expect the first appearance of this derived character in a hypothetical ancestor of birds (“Proavis”), though we know that this character indeed first appeared within Reptilia.

Важное требование, выполнение которого необходимо для успешного изучения эволюционной истории, заключается в том, что все изучаемые группы должны быть монофилетичны (то есть включать всех потомков одного предка). Несмотря на то, что парафилетичные группы могут адекватно представлять биологическое разнообразие (см. выше) и, по сути, могут считаться естественными таксонами, они коренным образом влияют на нашу интерпретацию эволюционных событий в той или иной линии (Velasco, 2008; Wiley, Liebermann, 2011). Например, если мы хотим восстановить эволюционную историю птиц, и при этом используем традиционное филогенетическое дерево, разделяющее рептилий и птиц (рис. 3), то можем посчитать, что птичьи признаки возникли независимо от рептилий, или же у общего предка, единого для рептилий и птиц. Сейчас мы знаем, что это не так, и что птичьи признаки возникли у одной продвинутой группы рептилий. Этот пример достаточно общий, но те же проблемы возникают при любом масштабе исследования (вплоть до внутривидовых) и в каждом случае, когда в используемом филогенетическом дереве парафилетические группы представлены в виде монофилетических. Неправильная топология дерева, искажающая реальность, будет иметь очень сильные последствия на реконструкцию предковых состояний. К сожалению, ошибочное «превращение» парафилетических групп в монофилетические может быть распространенным явлением в филогенетических анализах (см. Зеленков, 2012, с. 16), и бороться с этим, по-видимому, можно только путем увеличения числа включенных в анализ таксонов (в этом случае могут быть особенно важны «промежуточные» ископаемые формы).

Литература

- Аверьянов А.О., Лопатин А.В.** 2014. Макросистематика плацентарных млекопитающих: современное состояние проблемы//Зоол. журн., 93 (7): 798–813.
- Зеленков Н.В.** 2011. Морфологические гемиплазии в кладистических исследованиях филогении (на примере птиц)//Зоол. журн., 90 (7): 883–890.
- Зеленков Н.В.** 2012. Кладистический анализ, эволюция и палеонтология//Совр. палеонтол.: классические и новейшие методы 2012: 9–25.
- Зеленков Н.В.** 2013. Система птиц (*Aves: Neornithes*) в начале XXI века//Тр. Зоол. ин-та РАН. Прил. 2: 174-190.
- Зеленков Н.В.** 2015а. Устойчивые морфологические типы и мозаичность в макроэволюции птиц (*Neornithes*)//Журн. общей биол. (в печати).
- Лебедкина Н.С.** 1980. Ведущие признаки в филогенетике//Морфологические аспекты эволюции. М.: 53–64.

Лукашов В.В. 2009. Молекулярная эволюция и филогенетический анализ. М., 256 с.

Лухтанов В.А. 2013. Принципы реконструкции филогенезов: признаки, модели эволюции и методы филогенетического анализа//Тр. Зоол. ин-та РАН. Прил. 2: 39–52.

Несов Л.А. 1989. Параллелизмы и неравномерности эволюции как факторы, определяющие необходимость различения темпорарного, генеалогического и градилистического подхода в систематике//Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 206: 171–190.

Павлинов И.Я. 1990. Кладистический анализ (методологические проблемы). М., 160 с. **Павлинов И.Я.** 2005 Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект). М., 391 с. **Павлинов И.Я., Любарский Г.Ю.** 2011. Биологическая систематика: эволюция идей. М., 667 с.

Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики//Тр. Русск. энтомол. об-ва, 73: 1–108.

Симпсон Дж.Г. 1948. Темпы и формы эволюции. М., 358 с.

Шаталкин А.А. 2012. Таксономия. Основания, принципы и правила. М., 600 с.

Awise J.C. 2000. Phylogeography: The History and Formation of Species. Cambridge, Massachusetts and London, 447 p. **Awise J.C., Robinson T.J.** 2008. Hemiptyly: A New Term in the Lexicon of Phylogenetics//Syst. Biol., 57 (3): 503–507.

Bensasson D., Zhang D.-X., Hartl D.L., Hewitt G.M. 2001. Mitochondrial pseudogenes: evolution's misplaced witnesses//Tr. Ecol. Evol., 16 (6): 314–321.

Bertelli S., Lindow B.E.K., Dyke G.J., Mayr G. 2013. Another charadriiform-like bird from the lower Eocene of Denmark//Paleontol. J., 47 (11): 1282–1301. **Bertelli S., Chiappe L.M., Mayr G.** 2014. Phylogenetic interrelationships of living and extinct Tinamidae, volant palaeognathous birds from the New World//Zool. J. Linn. Soc., 172 (1): 145–184.

Bock W.J. 1977. Foundations and methods of evolutionary classification//Major patterns in vertebrate evolution. New-York: 851–895.

Cunningham C.W., Omland K.E., Oakley T.H. 1998. Reconstructing ancestral character states: a critical reappraisal// Tr. Ecol. Evol., 13 (9): 361–366.

Degnan J.H., Rosenberg N.A. 2006. Discordance of species trees with their most likely gene trees//PLoS Genetics, 2 (5): e68.

De Pietri V.L., Mayr G. 2014. The phylogenetic relationships of the Early Miocene stork *Grallavis edwardsi*, with comments on the interrelationships of living Ciconiidae (Aves)//Zool. Scr., 43 (6): 576–585.

EO S.H., Bininda-Emonds O.R.P., Carroll J.P. 2009. A phylogenetic supertree of the fowls (Galloanserae, Aves)//Zool. Scr., 38 (5): 465–481.

Farris J.S. 1970. Methods for computing Wagner trees//Syst. Zool., 19 (1): 83–92. **Farris J.S.** 1983. The logical basis of phylogenetic analysis//Advances in Cladistics, 2. New-York: 7–36.

Felsenstein J. 1978. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading//Syst. Zool., 27 (4): 401–410. **Felsenstein J.** 1981. Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach//J. Mol. Evol., 17 (6): 368–376. **Felsenstein J.** 1985. Phylogenies and the comparative method//Amer. Natur., 125 (1): 1–15. **Felsenstein J.** 2004. Inferring phylogenies. Sunderland, 664 p.

Hackett S.J., Kimball R.T., Reddy S., Bowie R.C.K., Braun E.L., et al. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history//Science, 320 (5884): 1763–1768.

Hall B.K. 2003. Descent with modification: the unity underlying homology and homoplasy as seen through an analysis of development and evolution//Biol. Rev., 78 (3): 409–433.

Hennig W. 1966. Phylogenetic systematics. Urbana, 263 p.

Holder M., Lewis P.O. 2003. Phylogeny estimation: traditional and Bayesian approaches//Nat. Rev. Genet., 4 (4): 275–284.

Huang H., Knowles L.L. 2009. What's the biological reality of the anomaly zone?//Syst. Biol. 58: 527–536.

Huelsenbeck J.P., Ronquist F., Nielsen R., Bollback J.P. 2001. Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology//Science, 294 (5550): 2310–2314.

Jarvis E.D., Mirarab S., Aberer A.J., Li B., Houde P., et al. 2014. Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds//Science, 346 (6215): 1320–1331.

Kimball R.T., Wang N., Heimer-McGinn V., Ferguson C., Braun E.L. 2013. Identifying localized biases in large datasets: a case study using the avian tree of life//Mol. Phyl. Evol. 69: 1021–1032.

Kubatko L.S., Degnan J.H. 2007. Inconsistency of phylogenetic estimates from concatenated data under coalescence//Syst. Biol., 56 (1): 17–24.

Laurin M. 2011. Use of paleontological and phylogenetic data in comparative and paleobiological analyses: a few recent developments//Evolutionary Biology – Concepts, Biodiversity, Macroevolution and Genome Evolution. Berlin Heidelberg: 121–138.

Lecointre G., Deleporte P. 2005. Total evidence requires exclusion of phylogenetically misleading data//Zool. Scr., 34 (1): 101–117.

Lee M.S.Y., Worthy T.H. 2012. Likelihood reinstates *Archaeopteryx* as a primitive bird//Biol. Let., 8 (2): 299–303.

Lewis P.O. 2001. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data//Syst. Biol., 50 (6): 913–925.

Livezey B.C., Zusi R.L. 2007. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion//Zool. J. Linn. Soc., 149 (1): 1–95.

Liu L., Edwards S.V. 2009. Phylogenetic analysis in the anomaly zone//Syst. Biol., 58: 452–460. **Liu L., Xi Zh., Davis Ch.S.** 2015. Coalescent methods are robust to the simultaneous effects of long branches and incomplete lineage sorting//

Mol. Biol. Evol., 32: 791–805. **Liu L., Yu L., Pearl D.K., Edwards S.V.** 2009. Estimating species phylogenies using coalescence times among sequences//Syst. Biol., 58: 468–477.

Manegold A. 2008. Composition and phylogenetic affinities of vangas (Vangidae, Oscines, Passeriformes) based on morphological characters//J. Zool. Syst. Evol. Res., 46: 267–277. **Manegold A., Töpfer T.** 2013. The systematic position of *Hemicircus* and the stepwise evolution of adaptations for drilling, tapping and climbing up in true woodpeckers (Picinae, Picidae)//J. Zool. Syst. Evol. Res., 51 (1): 72–82.

Mayr G. 2008. Avian higher-level phylogeny: well-supported clades and what we can learn from a phylogenetic analysis of 2954 morphological characters//J. Zool. Syst. Evol. Res., 46 (1): 63–72. **Mayr G.** 2010. Phylogenetic relationships of the paraphyletic ‘caprimulgiform’ birds (nightjars and allies)//J. Zool. Syst. Evol. Res., 48 (2): 126–137. **Mayr G.** 2011. The phylogeny of charadriiform birds (shorebirds and allies) – reassessing the conflict between morphology and molecules//Zool. J. Linn. Soc., 161 (4): 916–934. **Mayr G.** 2014. Comparative morphology of the radial carpal bone of neornithine birds and the phylogenetic significance of character variation//Zoomorphology, 133 (4): 425–434. **Mayr G.** 2015 Variations in the hypotarsus morphology of birds and their evolutionary significance//Acta Zool. doi: 10.1111 /azo.12117.

Mirarab S., Bayzid M.S., Boussau B., Warnow T. 2014. Statistical binning enables an accurate coalescent-based estimation of the avian tree//Science, 346 (6215). DOI: 10.1126/science.1250463.

Pamilo P., Nei M. 1988. Relationships between gene trees and species trees//Mol. Biol. Evol., 5: 568–583.

Parker J., Tsagkogeorga G., Cotton J.A., Liu Y., Provero P., Stupka E., Rossiter S.J. 2013. Genome-wide signatures of convergent evolution in echolocating mammals//Nature, 502 (7470): 228–231.

Patterson C. 1981. Significance of fossils in determining evolutionary relationships//Ann. Rev. Ecol. Syst., 12: 195–223.

Piekarski N., Gross J.B., Hanken J. 2014. Evolutionary innovation and conservation in the embryonic derivation of the vertebrate skull//Nature comm., 5. DOI: 10.1038/ncomms6661

Posada D., Crandall K.A. 2001. Selecting the best-fit model of nucleotide substitution//Syst. Biol., 50 (4): 580–601.

Pradel A., Maisey J.G., Tafforeau P., Mapes R.H., Mallatt J. 2014. A Palaeozoic shark with osteichthyan-like branchial arches//Nature, 509 (7502): 608–611.

Rieppel O., Kearney M. 2002. Similarity//Biol. J. Linn. Soc., 75: 59–82.

Ronquist F. 2004. Bayesian inference of character evolution//Tr. Ecol. Evol., 19 (9): 475–481.

Scotland R.W. 1997. Parsimony neither maximizes congruence nor minimizes incongruence or homoplasy//Taxon, 46 (4): 743–746. **Scotland R.W.,**

Olmstead R.G., Bennett J.R. 2003. Phylogeny reconstruction: the role of morphology//Syst. Biol., 52 (4): 539–548.

Sibley Ch.G., Ahlquist J.E., Monroe B.L. 1988. A classification of birds of the World based on DNA-DNA hybridization studies//Auk, 105 (3): 409–423.

Sibley Ch.G., Ahlquist J.E. 1990. Phylogeny and classification of birds a study in molecular evolution. New Haven–London: 976 p.

Song S., Liu L., Edwards S.V., Wu S. 2012. Resolving conflict in eutherian mammal phylogeny using phylogenomics and the multispecies coalescent model//Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., 109: 14942–14947.

Smith N.D. 2010. Phylogenetic analysis of Pelecaniformes (Aves) based on osteological data: implications for waterbird phylogeny and fossil calibration studies//PloS one, 5 (10): e13354. **Smith N.A.** 2013. The fossil record and phylogeny of the auklets (Pan-Alcidae, Aethiini)//J. Syst. Palaeontol., 12 (2): 217–236.

Takahata N. 1989. Gene genealogy in three related populations: consistency probability between gene and population trees//Genetics, 122: 957–966.

Tuffley C., Steel M. 1997. Links between maximum likelihood and maximum parsimony under a simple model of site substitution//Bull. Math. Biol., 59 (3): 581–607.

Velasco J.D. 2008. Species concepts should not conflict with evolutionary history, but often do//Stud. Hist. Phil. Sci. C: Stud. Hist. Phil. Biol. Biomed. Sci., 39 (4): 407–414.

Vogt L. 2008. The unfalsifiability of cladograms and its consequences//Cladistics, 24: 62–73. **Vogt L., Bartolomaeus T., Giribet G.** 2010. The linguistic problem of morphology: structure versus homology and the standardization of morphological data//Cladistics, 26: 301–325.

Wagner G.P. 2014. Homology, genes, and evolutionary innovation. Princeton, Oxford, 478 p.

Wang N., Braun E.L., Kimball R.T. 2012. Testing hypotheses about the sister group of the Passeriformes using an independent 30 locus dataset//Mol. Biol. Evol., 29: 737–750.

Wiley E.O., Lieberman B.S. 2011. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. Hoboken, 406 p.

Winther R.G. 2009. Character analysis in cladistics: abstraction, reification, and the search for objectivity//Acta Biotheor., 57: 129–162.

Xu X., You H., Du K., Han F. 2011. An *Archaeopteryx*-like theropod from China and the origin of Avialae//Nature, 475 (7357): 465–470. **Xu X., Pol D.** 2014. *Archaeopteryx*, paravian phylogenetic analyses, and the use of probability-based methods for palaeontological datasets//J. Syst. Palaeontol., 12 (3): 323–334.

Yang Z. 1993. Maximum-likelihood estimation of phylogeny from DNA sequences when substitution rates differ over sites//Mol. Biol. Evol., 10 (6): 1396–1401.

Zherikhin V.V. 1999. Cladistics in paleontology: problems and constraints//Proc. 1st Palaeontomol. Conf. Moscow, 1998. Bratislava: 193–199.

Summary

N.V. Zelenkov. Modern methods of systematics and evolutionary biology: advances and limitations

A brief review of the most commonly used methods in phylogenetics and evolutionary reconstructions is provided. Summaries of logical foundations of each method are given. In this article, I note obvious advantages of the cladistics view upon the biodiversity and discuss merits and demerits of parsimonious and probability approaches in phylogenetics as well as in phylogenetically-based comparative methods. I also provide examples of successful morphology-based studies in bird phylogeny.

Морфофункциональные индикаторы как опора при составлении обновленных характеристик видов и таксонов птиц

Ф.Я. Дзержинский

Россия, Москва, МГУ им. М.В. Ломоносова

Доступная информация о конструкции скелета и мускулатуры животных содержит ценные сведения об их адаптациях. Они затрагивают и приспособительное значение конкретных морфологических состояний, и последовательность предшествовавших адаптивных преобразований как источник филогенетического сигнала. Путём морфофункциональных и морфо-экологических исследований могут быть существенно дополнены и расширены характеристики видов и групп, представления об их морфобиологической специфике, под которой мы вслед за К.А. Юдиным (1957, 1970, 1974) понимаем набор свойств, позволяющий виду захватывать и удерживать за собой место в экосистемах.

Фактически речь идёт о том же, что имел в виду С.С. Шварц, разработавший метод морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968). Но взаимосвязи, использованные нами для индикации, относятся к сфере механических взаимодействий в рамках опорно-двигательной системы (Дзержинский, 1972, 19826, 1997; Корзун, Дзержинский, 2001; Дзержинский, Корзун, 2004), законы которых проще, доступнее исследованию и надёжнее, чем в области физиологии. Анализ конструкции аппарата позволяет предсказать его механические свойства, чтобы на их основе реконструировать функциональные связи внутри организма и его экологические возможности, причём с опережением против прямых наблюдений. Простота ана-

лиза не исключает ошибок; за протекшие 56 лет автору встретилось немало «подводных камней», но нашлись способы их преодоления. Главные источники ошибок – недостаточно внимательное изучение препаратов, а также устранимый недостаток знаний по элементарной механике.

Силовые возможности челюстей зависят как от относительной массы аддукторных мышц, так и от эффективности использования мускульных сил, которая определяется различиями в геометрии челюстного аппарата. Влияние конфигурации механизма удаётся оценить при помощи схемы распределения сил на чертеже черепа в случае, когда они взаимно уравновешены. Таков, например, момент неподвижного сжимания объекта в клюве, при котором доступно максимальное усилие (рис. 1). Определение условий равновесия в нагруженном механизме – типовая задача статики (раздела теоретической механики), позволяющая установить относительные величины всех действующих сил в избранном варианте взаимодействия мышц, связок и костных элементов. Мы применяли для решения такого рода задач графический метод, основу которого составляет параллелограмм сил. Метод весьма удобен, поскольку графическая схема накладывается на чертеж конкретного механизма, придавая ему свойства действующей модели.

Построим для начала чертёж механизма челюстного аппарата ворона в боковой проекции. Надклювье соединено с черепной коробкой шарниром b , который образован гибкой пластинкой носовой кости и в котором оно может поворачиваться вверх и вниз. Каждая из двух квадратных костей подвешена к черепу шарниром x , она может качаться взад-вперед и соединена с верхней челюстью двумя костными штангами. Первая из них – сплошная скуловая дуга, а вторая – двучленное костное небо, имеющее дополнительную скользящую опору на черепную коробку (в двух вариантах). Опускание верхней челюсти сопровождается смещением этих штанг и квадратной кости назад и называется ретракцией, а обратное движение – протракцией.

При неподвижном (т.е. равновесном) сжатии объекта в клюве усилия обеих челюстей контролируют лишь 4 мышцы, из которых 3 очень сложно построены. При наиболее обычном мускульном контроле челюстей, который называется совмещённым, главный источник встречных усилий, сжимающих объект, это расположенный ниже и позади глаза, косо ориентированный *наружный аддуктор*. Нижняя челюсть делит силу его сокращения A на два вектора. Во-первых, это

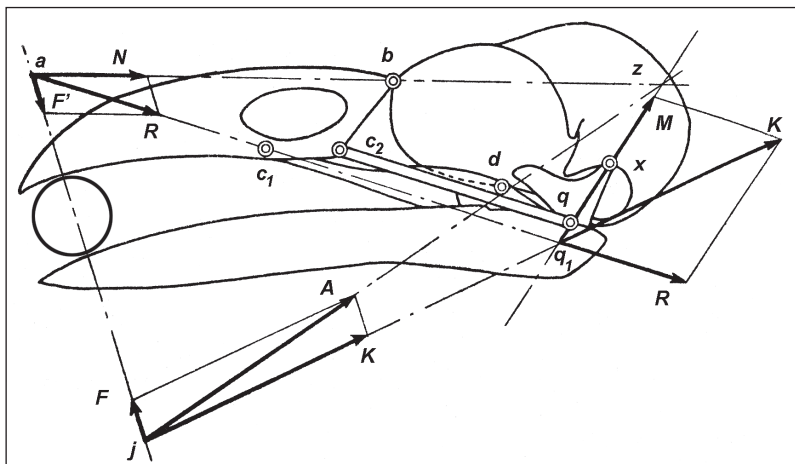


Рис. 1. Графическая модель черепа ворона (*Corvus corax*) и система сил, сжимающих объект, вид сбоку (из: Держинский, 1972).

Fig. 1. The graphic model of the skull of Raven *Corvus corax* and the system of forces squeezing an object, side view (from Держинский, 1972).

F , полезное усилие, действующее на объект, во-вторых, K , сила опоры на другие части механизма.

Чертёж требует некоторых пояснений. Сложение и разложение сил производится в точках пересечения их линий действия, вдоль которых вектора разрешено переносить. Вектор A проводим согласно направлению мускула, а вектор F – через точки касания челюстей с нашим условным объектом. Линия действия третьего вектора, K , обязательно проходит через точку пересечения упомянутых векторов j и точку q_1 , где пересекаются линии, по которым передаются компоненты этой силы, воспринимаемые другими частями аппарата и нейтрализуемые противоположными силами.

Итак, силу A разлагаем на 2 составляющие в точке j . Строим параллелограмм, в котором она образует диагональ, а стороны сформированы векторами F и K . Абсолютная величина изображаемых ими сил совершенно условна, но их соотношение однозначно соответствует особенностям конфигурации изучаемого аппарата. Силу K в точке q_1 воспринимают две структуры, и она разлагается на две составляющие. Сила давления M передается на черепную коробку через квадратную кость по линии q_1x , проходящей через центры челюстного и квадратно-черепного суставов. Приблизительно горизонтальную силу R передает на надклювье *крыловидный мускул*, проходящий под глазом от костей нёба к нижней челюсти. Сила R тянет нёбо и надклювье

в направлении ретракции и названа ретракционной силой. Верхняя челюсть разлагает её точно так же, как нижняя делит силу A – на приложенную к объекту силу F' , направленную противоположно силе F , и силу опоры N , передаваемую на черепную коробку через точку b . Для неподвижности и равновесия (в частности, равенства модулей векторов F и F') сила A должна проходить через пересечение векторов M и N – точку z . В этом состоит один из аспектов влияния геометрии аппарата на характер использования мускулатуры. Необходимые для поддержания баланса поправки в направление силы A вносят сравнительно небольшие мускулы-корректоры; ориентированный вертикально *поверхностный ложновисочный* мускул поддерживает только нижнюю челюсть, а *глубокий ложновисочный* своим наклонным усилием даёт преимущество надклювью.

В описанном варианте распределения сил, который назван совмещённым мускульным контролем, встречные усилия обеих челюстей генерируют *дорсальные аддукторы*, а *крыловидный мускул*, передающий с нижней челюсти на верхнюю порожденную ими ретракционную силу, выполняет лишь вспомогательную роль. Избыточное усилие последнего мускула (т.е. превосходящее силу R) при отсутствии свободы продольного скольжения в челюстном суставе нейтрализуется в пределах костного нёба и остается бесполезным для сжимания добычи в рамках данной модели. Порции *крыловидного мускула* варьируют по направлению, одна из них, строго горизонтальная, передаёт только ретракционную силу, другие вносят некоторый вклад и в поднимание нижней челюсти. На схеме этот вклад находит отражение в виде смещения точки q_1 вниз, несколько изменяя соотношение компонентов силы A .

Отношения сил на схеме характеризуют конкретный вариант геометрии аппарата и, тем самым, позволяют оценить способность вида к сжиманию объектов в клюве. Интуитивно понятно, что механически выгодны короткие челюсти, а также сжатие объекта в основании клюва. Подтверждается это и «экспериментами» с графической моделью. Однако при положении объекта близ угла рта сила N восходит к гибкой пластинке тела носовой кости на переносице (к точке b) круто (рис. 2), под углом к её плоскости, порождая опасное напряжение пластинки на срез и, тем самым, вступая в конфликт с тенденцией истончения этой пластинки ради повышения подвижности надклювья (Держинский, 1972). У птиц известно несколько путей преодоления описанного конфликта, способов защиты переносицы (прокинетической гибкой зоны) от этой опасной нагрузки. Их обнаружение в каж-

дом конкретном случае свидетельствует об адаптации вида к силовой обработке добычи.

У пластинчатоклювых (Anatidae, Anseriformes) сбоку от тонкой пластинки зубец слезной кости погружён в выемку носовой кости и образует зацепление, принимающее на себя опасную силу опоры (Держинский, Гринцевичене, 2002). Несколько слабее аналогичная картина выражена у гагар (Gaviiformes; Корзун, Держинский, 1975). Кроме того, у них (рис. 3), а также у пингвинов (рис. 7А; Sphenisciformes; Держинский, Корзун, 1977), бакланов, олуш (рис. 4А; соответственно, Phalacrocoracidae и Sulidae; Pelecaniformes), многих певчих птиц (Oscines; Passeriformes) и других maxillae через передний конец скуловой кости получает скользящую опору на слезную кость.

У олуш (род *Sula*, Pelecaniformes) гибкая пластинка переносицы очень тонка (рис. 4), но сдублирована подушкой из плотной соединительной ткани, защищена ею. Гибкая пластинка расположена на дне глубокой канавки, поперечно пересекающей переносицу, а заполняющая канавку соединительная ткань фактически образует синдесмоз, который и работает в качестве упора, принимая усилие на себя. У взрослых аистов-клювачей (род *Mycteria*, Ciconiidae, Ciconiiformes) гибкая пластинка разрушена, а скопление соединительной ткани разрослось в толщину, оказалось прорезано щелью цилиндрической

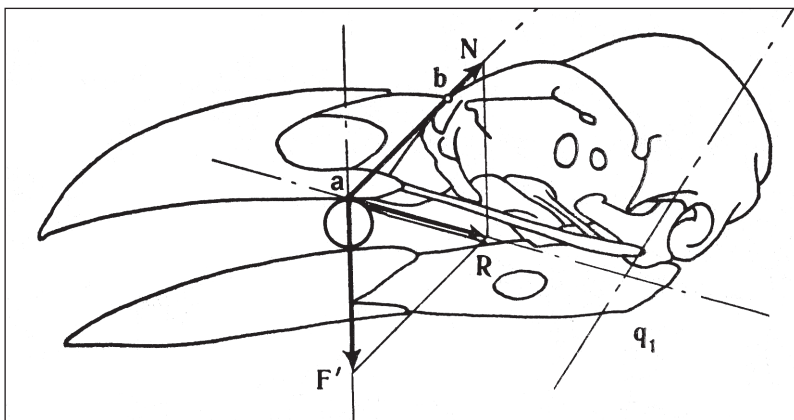


Рис. 2. Разложение ретракционной силы верхней челюстью ворона *Corvus corax* при сжимании добычи в основании клюва. Фрагмент схемы распределения сил, аналогичной рис. 1.

Fig. 2. Decomposition of the retracting force by the upper jaw of Raven *Corvus corax* during the compressing food item in the bill base. The fragment the distribution scheme of forces similar to Fig. 1.

формы и окостенело, превратившись в цилиндрический сустав. Ещё выше дифференцирован сустав у попугаев (Psittaciformes), идеально совмещающий широкий диапазон подвижности со способностью выдерживать силы сжатия в широком диапазоне направлений.

Наконец, по-видимому, у большинства птиц, а именно, у пингинов, курообразных (Galliformes) и у многих певчих птиц боковая часть тонкой пластинки ориентирована в соответствии с направлением восходящего вектора N , тогда как средняя часть горизонтальна. От этого рельеф гибкой зоны усложнён (рис. 5А), она не имеет единого плоского участка, и её гибкость понесла ущерб. Фактически она распалась на пару пластинок, плоскости которых расположены под углом одна к другой (Держинский, Корзун, 1977). Из-за этого и половинки надклювья поворачиваются не в парасагиттальных плоскостях, а под углом к ним (рис. 5Б). При протракции они должны сближаться, а при ретракции – раздвигаться, что требует свободы поперечной де-

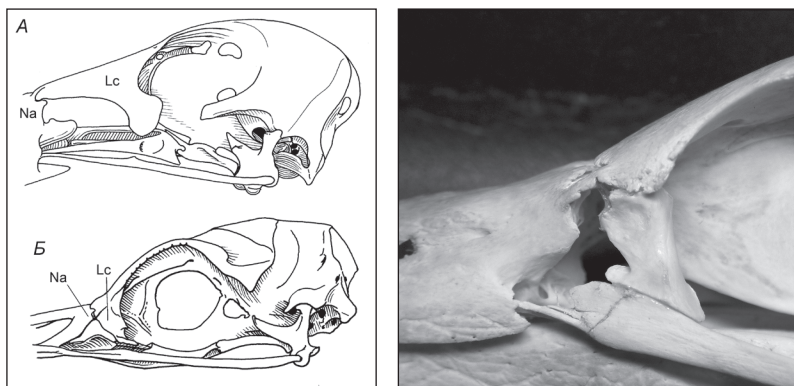


Рис. 3. Варианты костных аппаратов защиты прокинетической гибкой зоны от опасной нагрузки при сжимании добычи в основании клюва. А – взаимное зацепление основания надклювья со слёзной костью у кряквы *Anas platyrhynchos*; Б – Сходное образование у чернозобой гагары *Gavia arctica*, помимо которого основание надклювья получает опору на череп через скользящий контакт скуловой и слёзной костей.

Fig. 3. Variable bony devices defending the prokinetic flexible zone from the dangerous loading during food compressing in the bill base. А – mutual hooking between the bill base and the lacrimal bone in Mallard *Anas platyrhynchos*; Б – a similar formation in the Arctic Loon *Gavia arctica*, besides of what the sliding support via the contact of jugal and lacrimal bones has been obtained.

Рис. 4. К замене костной пластинки в прокинетической гибкой зоне на синдесмоз и сустав. Фрагмент черепа северной олуши *Sula bassana*, вид сбоку.

Fig. 4. On replacement of the bony plate in the prokinetic flexible zone by syndesmosis and joint. Skull fragment of Gannet *Sula bassana*, side view.

формации надклювья. У обладателей схизогнатного (рис. 5В) или эгитогнатного (Passeriformes) черепа такая свобода обеспечена длинной продольной щелью, рассекающей нёбную поверхность надклювья.

Таким образом, способность птиц разных таксонов к форсированию силы сжимания объектов в клюве «оплачена» широким набором разнообразных чётко выраженных и уверенно интерпретируемых конструктивных особенностей, пригодных в качестве морфофункциональных индикаторов.

То же справедливо в отношении стрептогнатизма – способности подклювья выгибаться наружу, расширяя ротовую полость и вход в глотку (Юдин, 1961). Эта способность достигнута благодаря тонкости и гибкости каждой ветви (половинки) нижней челюсти в области середины и симфиза (единой вершины), хотя его может и не быть: в частности, у пингвинов половинки нижней челюсти соединены впереди короткой связкой. Понятно, что увеличение диаметра зева расширяет набор доступных кормов, помогая проглатывать более крупные объекты. Но еще более важный адаптивный эффект такое расширение приносит водным птицам нескольких групп. Это пингвины (*Sphenisciformes*), трубноносые (*Procellariiformes*), поганки (*Podicipediformes*), представители ржанкообразных чайки (*Laridae*, *Charadriiformes*), цапли из аистообразных (*Ardeidae*, *Ciconiiformes*) и некоторые другие. Как показал Л.П. Корзун (1975), активное распыливание подклювья в момент схватывания добычи и соответствующее расширение глотки позволяет ей вместить порцию воды, которая иначе была бы вытеснена при смыкании челюстей наружу и оттолкнула бы мелкий объект. Это та самая «проблема», которая мешает пальцами поймать комара в кружке с чаем. Понятно, что подсосывание «лишней» порции воды при активном распыливании подклювья полностью её решает.

Как было показано К.А. Юдиным (1961) на примере челюстного аппарата чайки (рис. 6), усилие, необходимое для разворота задних половинок подклювья в бока, порождается сокращением *вентромедиальной порции крыловидного мускула*. Это горизонтальная порция, которая способна передавать на нёбо ретракционную силу, но не участвует в поднимании нижней челюсти. Как указано выше, её усилия, если они превосходят силу R (рис. 1Б), в сагиттальной плоскости (при виде сбоку) взаимно нейтрализуются. Здесь же нас интересует картина во фронтальной (горизонтальной) плоскости, вид снизу. Упомянутая мускульная порция тянет своим окончанием (силой R') вперёд вершину внутреннего отростка нижней челюсти (P_{im}), а противоположную силу R прилагает через нёбную кость к верхнечелюстной

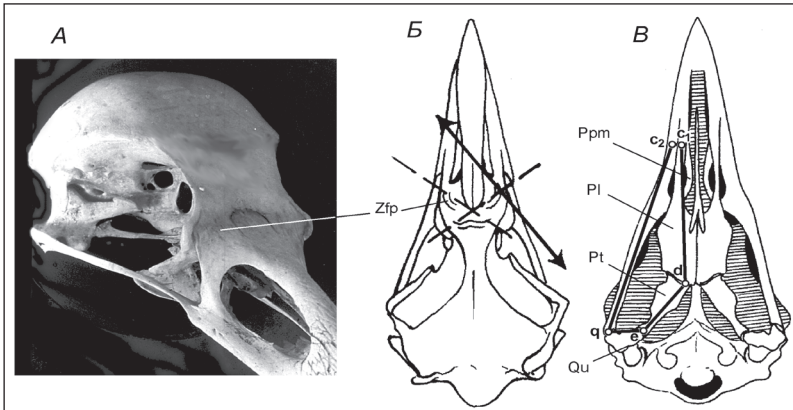


Рис. 5. Усложнение профиля костной пластинки в прокинетической гибкой зоне согласно ориентации нагружающих сил. А – рельеф гибкой зоны ворона *Corvus corax*, вид вполоборота сбоку, спереди и сверху; Б, В – череп пингвина адели *Pygoscelis adeliae*: Б – вид сверху, прерывистыми линиями показаны несовпадающие «оси» левой и правой половинок прокинетической гибкой зоны, стрелками – направление движений правой половины при изгибании; В – вид снизу, показаны характерная для схизогнатного черепа продольная щель нёбной поверхности клюва, а также схема нёбного механизма черепа, обведенная жирной чертой с кружками в точках шарниров. **Fig. 5.** A complication of the bony plate profile in prokinetic flexible zone according to the direction of the loading force. А – half-turned skull of Raven *Corvus corax*; Б, В – skull of the Adelie's Penguin *Pygoscelis adeliae*; Б – dorsal view; dashed lines show “axes” of separated zone halves, arrows show mobility direction of the right half being flexed; В – ventral view; longitudinal cleft characteristic for the schizognathous skull is shown, and also the scheme of palatal mechanism with 4 vertexes.

кости, откуда она передаётся скуловой дугой и наружной суставной связкой опять-таки на суставную область подклювья, но на её боковой край. Тем самым возникает пара сил ($R'R$), поворачивающая задний отрезок нижней челюсти.

У крилеядных пингвинов (родов *Eudyptes*, *Pygoscelis* и *Aptenodytes*) в ротовой полости развит мощный прокачивающий воду насос на основе того же активного стрептогнатизма (Держинский, Корзун, 1977). Производительность насоса зависит от объёма ротовой полости, величины прилагаемого к воде усилия и частоты циклических движений. По всем этим направлениям челюстной аппарат у представителей обсуждаемых родов демонстрирует симптомы специфических адаптаций. Гибкие зоны ветвей нижней челюсти (рис. 7, Zmp) выражены очень чётко как тонкие костные пластинки, а симфиз фактически отсутствует, и половинки челюсти соединены впереди (Zma) лишь связкой. В средней части они уникальным образом

расширены по вертикали, благодаря этому ротовая щель настолько приподнята, что её мысленное продолжение направлено в центр глазницы. Ротовая полость уникально глубока, и объём её резко нарастает при распыливании подклювья. Скуловая дуга (Jg) огибает глаз снизу, образуя дугу почти в 90° , что осложняет для неё передачу значительной силы давления и делает понятной её беспрецедентную относительную толщину. Кожные ноздри (в рамфотеке) у пингвинов названных родов полностью закрыты, что предотвращает возникновения потока воды сквозь носовую полость и косвенно подтверж-

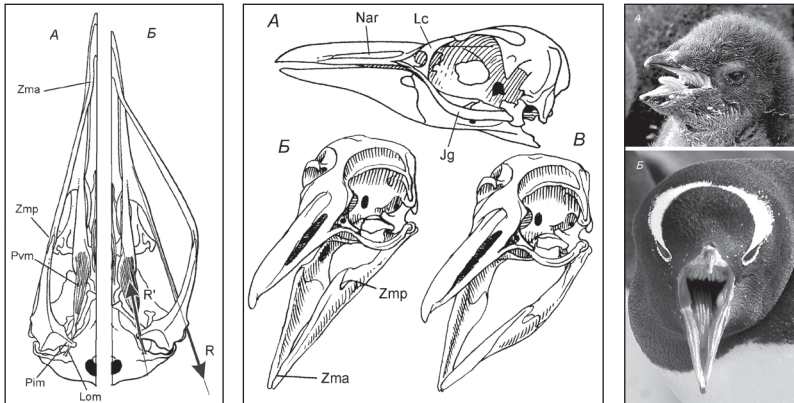


Рис. 6. Схема распыливания нижней челюсти у серебристой чайки *Larus argentatus* усилием вентромедиальной порции кыловидного мускула, вид снизу. На правой половине черепа (А) показано положение покоя, на левой половине (Б) нижняя челюсть распылена. (по: Юдин, 1961, с изменениями).

Fig. 6. A scheme of mandibula stretching in the Herring Gull *Larus argentatus* by exertion of the m. pterygoideus ventralis medialis, ventral view; The resting position is shown on the right cranial half, А, the stretched mandible – on the left half of skull, Б (ater: Юдин, 1961, with changing).

Рис. 7. Череп хохлатого пингвина *Eudyptes crestatus*. А – Вид сбоку; характерны ширина ветви (половинки) нижней челюсти и высокое положение линии разреза рта; Б – вид вполоборота спереди, сбоку и сверху, нижняя челюсть отведена; В – то же, но нижняя челюсть к тому же распылена.

Fig. 7. Skull of the Crested Rock-hopper Penguin *Eudyptes crestatus*. А – side view, the vertical extension of the mandibular branch (a half of the lower jaw) and the high position of rictus (slit of beak) are characteristic; Б – half-turned view with abducted mandible; В – the same view but the mandible also have been stretched.

Рис. 8. Щедильные образования в ротовой полости пингвинов. А – птенец *Spheniscus* sp.; Б – взрослый пингвин папуа *Pygoscelis papua* (А – снимок Piotr Angiel, Б – Л.В. Покровской).

Fig. 8. Filtering structures within buccal cavity of penguins. А – pullus of *Spheniscus* sp. Б – adult Gentoo Penguin *Pygoscelis papua* (А photograph by Piotr Angiel, Б – by L.V. Pokrovskaya).

дает существование высоких перепадов давления, сопровождающих кормёжку. У пингуина адели (*Pygoscelis adeliae*), наиболее высоко специализированного крилеяда (и, кстати, самого относительно короткоклювого из пингуинов), широкая боковая пластинка крыловидной кости (см. рис. 6В, Pt), присущая только пингуинам, вплотную сомкнута с пластинкой нёбной кости (Pl), что несовместимо с обычными для птиц поворотами птеригоида во фронтальной плоскости. Напрашивается мысль, что схема выполняемых нёбным аппаратом движений у пингуина адели упрощена ради снятия инерционных препятствий быстрым движениям. В добавок к эффективным средствам прокачивания воды клюв пингуинов снабжён цедильным аппаратом (рис. 8) в виде «газона» острых эпидермальных сосочков примерно 5 мм длиной на нёбе, изнутри на щеках и на языке, напоминая из-за этого зубную щётку.

В силу всего сказанного о пингуинах от них можно ожидать сбора мелких массовых объектов, что называется, «вслепую» (Корзун, Держинский, 2001), хотя выполнить соответствующие прямые наблюдения пока никому не удалось.

У других специалистов в фильтраторной кормежке – утиных (Anatidae; Anseriformes) и фламинго (Phoenicopteriformes) – вода прокачивается движениями мясистого языка, действующего в качестве поршня, а нижняя челюсть остается жёсткой. У многих утиных обнаружено свидетельство высоких градиентов давления в ротовой полости. Хотя активный стрептогнатизм невозможен из-за отсутствия упомянутой наружной суставной связки (на рис. 12А она показана для ворона, Lje), а пассивный – заблокирован у большинства (кроме крохалей) прочностью ветвей подклювья, на его внутренней стороне как правило имеется сустав (Гринцевичене, 2001) – маленькая синовиальная полость в щели между пластинчатой и угловой костями (рис. 9). Похоже, что высокие перепады давления в ротовой полости в ходе фильтраторной кормежки всё же вызывают определённую упругую деформацию половинок подклювья, которая мешает окончательному зарастанию ювенильного шва.

В данном случае особенность морфологии инструмента говорит о чрезвычайно высоком уровне его напряжения, создаваемого специфической функциональной нагрузкой. Эта нагрузка возникает при работе насоса ротовой полости с высокой частотой (у кряквы *Anas platyrhynchos* – до 18 циклов в секунду, по Zweers, 1974). Утиные демонстрируют индикатор высокой частоты движений, аналогичный таковому, упомянутому выше для пингуина адели, – они обнаружи-

вают упрощение конструкции нёбного механизма (занимающего горизонтальную плоскость), который предположительно снижает неблагоприятные инерционные эффекты. Во-первых, у них объединены передние концы нёбной кости и скуловой дуги (рис. 10), а во-вторых, квадратно-скуловой сустав (точка q) сдвинут назад и попадает на продолжение продольной оси птеригоида, отчего обычный для птиц деформируемый четырёхугольник с шарнирами по вершинам (рис. 5В; c_2dq) заменен на жёсткую фигуру – треугольник (c_2dq).

У видов, которые добывают закреплённый корм путём отрывания или расчлнения его, отщипывая фрагменты, сопротивление объектов направлено противоположно ретракционной силе и частично нейтрализует её, что ослабляет силу F^1 и угрожает выскальзыванием объекта. Для компенсации этого эффекта при отрывании корма требуется дополнительная ретракционная сила сверх той, что создаётся *дорсальными аддукторами* в рамках совмещенного контроля челюстей. Фактически речь идёт о нарушении равновесия в пользу верхней челюсти. В этом случае совмещенный мускульный контроль применен ограниченно, только в меру степени развития *глубокого ложновисочного мускула* – корректора, создающего некоторый перевес силы надклювья. Как показывают реальные примеры, он заменяется другим принципом координации сил – разобшённым мускульным контролем челюстей, предусматривающим значительный резерв опускающей надклювье ретракционной силы. Её самостоятельно производит *крыловидный мускул*, приобретающий эту способность различными пу-

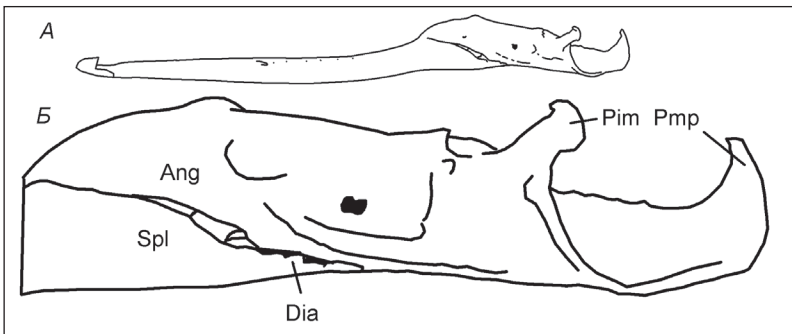


Рис. 9. Малоподвижный сустав в нижней челюсти утиных, вид изнутри.

А – правая половинка (ветвь) нижней челюсти кряквы *Anas platyrhynchos*;

Б – фрагмент заднего отдела в крупном масштабе.

Fig. 9. Sedentary joint inside mandible of waterfowl, medial view. А – right mandibular branch of Mallard *Anas platyrhynchos*; Б – fragment of the rear part of same structure in a more large scale.

тями. Во-первых, среди птиц распространена особая порция *крыловидного мускула* – *ретрактор нёбной кости* (Rtp), соединяющий эту кость не с нижней челюстью, а с основанием черепа, т.е. с нижней стороной мозговой капсулы. Она хорошо развита у оляпки *Cinclus* (рис. 11; по: Держинский, 2008) и многих других Oscines, но особенно сильна у всех попугаев (Psittaciformes; Hofer, 1950; Burton, 1974). Самостоятельно ретрагировать нёбо с опусканием надклювья могут и типичные части *крыловидного мускула* при соблюдении двух условий. Мускул должен получать косвенную опору на череп через подвешивающую подклювье затылочно-челюстную связку (рис. 12Б), по-видимому, присущую всем птицам. Второе условие – отсутствие наружной суставной связки (рис. 12А, Lje), которая обуславливает взаимную нейтрализацию двух противоположных усилий, выходящих за пределы порождаемой *дорсальными аддукторами* силы R, поскольку блокирует продольное скольжение в челюстном суставе. Это условие выполняется у всех представителей группы Galloanseres (Держин-

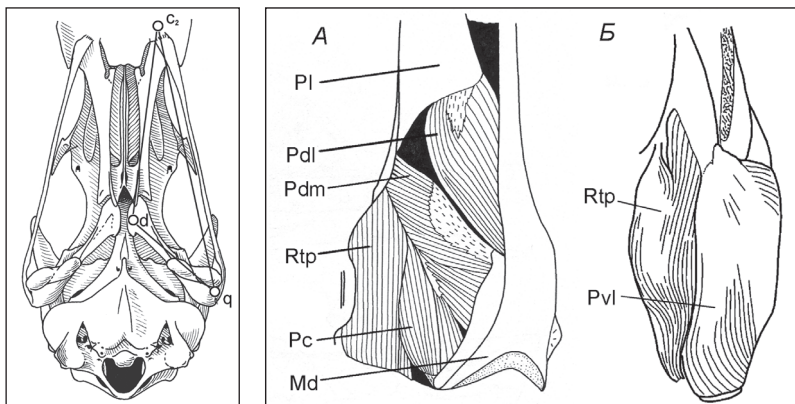


Рис. 10. Задняя часть черепа кряквы *Anas platyrhynchos*, вид снизу; нёбный механизм (в составе костного неба, скуловой дуги и квадратной кости) приближен по форме к треугольнику (сравнить с рис. 6B).

Fig. 10. Rear part of the skull in Mallard *Anas platyrhynchos*, ventral view; palatal mechanism (consisted of bony palate, jugal bar, and quadrate bone) have got a triangular shape (cf. Fig. 6B).

Рис. 11. Примеры обладателей сильного мускула ретрактора нёбной кости; А – челюстной аппарат оляпки (*Cinclus cinclus*), вид снизу; Б – крыловидный мускул антиподского прыгающего попугая *Cyanorhamphus unicolor*, вид снизу. (А по: Держинский, 2008; Б по: Burton, 1974)

Fig. 11. Owners of strong retractor palatini muscle. А – Common Dipper *Cinclus cinclus*, ventral view; Б – pterygoideus muscle of Antipodes Green Parrakeet *Cyanorhamphus unicolor*, ventral view (А after Dzerzhinsky, 2008, Б after Burton, 1974).

ский, 1980, 1982a; Dzerzhinsky, 1995; Дзержинский, Гринцевичене, 2002), т.е. курообразных (Galliformes) и гусеобразных (Anseriformes; рис. 12Б), а также у многих представителей других таксонов, чётко указывая на приспособленность к использованию разобщенного мускульного контроля челюстей.

Поучительна в функциональном и экологическом плане морфология челюстного аппарата гоацина *Opisthocomus hoazin*, единственного представителя класса птиц, близкого по биологии питания к жвачным млекопитающим. Судя по издаваемому запаху, он сбрасывает в своем огромном, дважды перегнутом зобу листовую массу с помощью примерно того же набора микроорганизмов. И хотя было показано, что листья в зобу мелко фрагментированы, ответственность за такую обработку возлагали на некие кератинизированные гребни внутренней выстилки зоба, но не на ротовой аппарат. Известно, что гоацин летает неохотно и после сбора листьев очень долго сидит практически неподвижно, укрывшись в кроне, – может быть, ради экономии энергии? Корзун с соавт. (Korzoun et al., 2003) в ходе функционально-анатомического исследования ротового аппарата показали, что гоацин прекрасно «вооружён» средствами измельчения листовой массы во рту. Его удивительно высокое надклювье (рис. 13А) может навести на мысль о его высокой прочности ради большой силы сжатия объектов, хотя малая высота нижней челюсти такой гипотезы не поддерживает. Зато такое надклювье вмещает объёмную ротовую полость, имеющую довольно высокий свод. Имеется крупный, мягкий мясистый язык (рис. 13Б), видимо, эффективно манипулирующий с растительной массой, а края рамфотеки снабжены двойными зубчатыми лезвиями, из которых внутренние режут листья, а наружные, подобно губам зверей, предотвращают выпадение корма изо рта. Таким образом, морфология ротового аппарата гоацина намекает на его способность обрабатывать корм в клюве и даёт повод форсировать полевые наблюдения, сосредоточив внимание на неподвижно сидящих птицах.

Разумные рамки, которых должно придерживаться мое сообщение, могли вместить лишь малую долю интересных с интересующей нас здесь точки зрения примеров. Самые интересные работы, которыми автор был занят в последние годы, касались частных исследований морфологических адаптаций конкретных видов и групп птиц. Среди них совы, цапли, гоголь, луток, широкий набор чистиковых птиц. И всякий раз морфология их челюстного аппарата подтверждала, сколь богатую, интересную и притом достаточно доступную информацию о биологических проявлениях этих видов припасла она для нас.

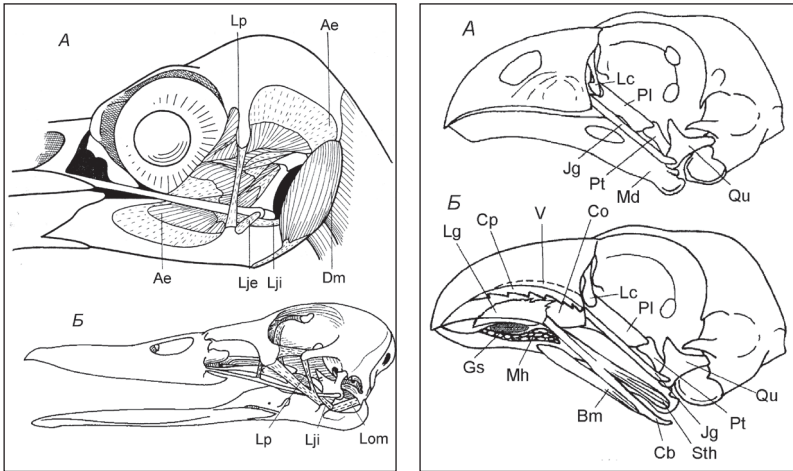


Рис. 12. Связочный аппарат в области челюстного сустава птиц, вид сбоку.

А – поверхность головы ворона *Corvus corax* после снятия кожи;

Б – синдесмологический препарат головы кряквы *Anas platyrhynchos* – череп и связки (А по: Держинский, 1972, с изменениями).

Fig. 12. Several ligaments near quadrato-mandibular joint in birds, side view.

А – head surface of Raven *Corvus corax* after skinning; Б – syndesmological preparation of the head in Mallard *Anas platyrhynchos*: the cranium with ligaments (А after Dzerzhinsky, 1972, with changing).

Рис. 13. Некоторые особенности ротового аппарата гоацина *Opisthocomus hoazin*.

А – череп, внешний вид сбоку; Б – то же, с контуром крыши ротовой полости и силуэтом языка (по: Korzoun et al., 2003, с изменениями).

Fig. 13. Some features of the feeding apparatus of Hoazin *Opisthocomus hoazin*.

А – the side view of the skull; Б – the same, with outline of the buccal cavity roof and the silhouette of the tongue (after Korzoun et al., 2003, with changing).

Список сокращений

а – точка разложения ретракционной силы на надклювье; А – равнодействующая сила дорсальных аддукторов; Ae – наружный аддуктор нижней челюсти; Ang – угловая кость; Bm – жаберно-челюстной мускул; b – точка вращения в области переносицы (в прокинетической гибкой зоне); c_1 – точка вращения нёбной кости относительно надклювья; c_2 – точка вращения скуловой дуги относительно надклювья; Cb – рожок подъязычного аппарата (ceratobranchiale); Co – ротовая полость; Cp – нёбный гребень; d – точка подвижного нёбно-крыловидного сочленения; Dia – сустав на месте шва между костями нижней челюсти; Dm – мускул депрессор нижней челюсти; e – точка подвижного квадратно-крыловидного сочленения; F – полезная сила нижней челюсти, прилагаемая ею к зажиму в клюве объекту; F' – полезная сила, прилагаемая к зажиму объекту верхней челюстью; Gs – слюнная железа; Jg – скуловая дуга; K – сила опоры нижней челюсти на другие структуры головы

в условиях совмещенного мускульного контроля; Lc – слезная кость; Lje – наружная суставная связка; Lji – внутренняя суставная связка; Lg – язык; Lom – затылочно-челюстная связка; Lp – заглазничная связка; M – вертикальная сила опоры нижней челюсти на череп, передаваемая квадратной костью; Md – нижняя челюсть; Mh – подъязычно-челюстная мышца; N – носовая кость; Nag – костная ноздря; Pc – задняя порция крыловидной мышцы; Pdl – её дорсолатеральная порция; Pdm – её дорсомедиальная порция; Pim – внутренний отросток нижней челюсти; Pl – нёбная кость; Pmp – задний отросток нижней челюсти; Prm – нёбный отросток верхнечелюстной кости; Ppr – мускул-протрактор крыловидной кости; Prq – мускул-протрактор квадратной кости; Psp – глубокая ложновисочная мышца; Pt – крыловидная кость; Pvl – вентролатеральная порция крыловидной мышцы; Pvm – её вентромедиальная порция; q – точка вращения в челюстном суставе; q₁ – точка пересечения ретракционной силы (R) и силы опоры на череп (M), в которую направлена сила K; Qu – квадратная кость; R – ретракционная сила; R' – сила сокращения крыловидной мышцы, направленная вперёд; Sth – шиловидно-подъязычная мышца; Rtp – мускул-ретрактор нёбной кости; Spl – пластинчатая кость; V – сошник; x – точка вращения в квадратно-черепном суставе; z – точка пересечения сил опоры челюстей и равнодействующей дорсальных аддукторов при неподвижном сжимании добычи; Zfp – прокинетическая гибкая зона; Zma – передняя гибкая зона ветви нижней челюсти; Zmp – задняя гибкая зона ветви нижней челюсти.

Литература

- Гринцевичене Т.И. 2001. Об адаптивной роли настоящего сустава внутри нижней челюсти утиных//Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат-лы Междунар. конф. (XI Орнитол. конф.). Республика Татарстан (29 января – 3 февраля 2001 г.), Казань: 189–190.
- Держинский Ф.Я. 1972. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. М., 155 с. Держинский Ф.Я. 1980. Адаптивные преобразования челюстного аппарата в эволюции куриных//Морфологические аспекты эволюции. М.: 148–158. Держинский Ф.Я. 1982а. Адаптивные черты в строении челюстного аппарата некоторых гусеобразных птиц и вероятные пути эволюции отряда//Зоол. журн., 61 (7): 1030–1041. Держинский Ф.Я. 1982б. Некоторые пути функционального анализа в морфобиологической филогенетике//Проблемы развития морфологии животных. М.: 121–128. Держинский Ф.Я. 1997. Морфология челюстного аппарата и трофические адаптации птиц (о морфологических подходах к изучению экологии птиц)//Бюлл. МОИП, отд. биол., 102 (5): 5–12. Держинский Ф.Я. 2008. О проблеме соотношения экто- и энтосоматических органов//Журнал общей биологии, 69 (2): 152–157. Держинский Ф.Я., Гринцевичене Т.И. 2002. О возможных филогенетических связях гусеобразных птиц//Казарка, 8: 19–39. Держинский Ф.Я., Корзун Л.П. 1977. К функциональной морфологии аппарата захватывания пищи у пингвинов//Адаптации пингвинов. М.: 5–54. Держинский Ф.Я., Корзун Л.П. 2004. Современные подходы к интерпретации

данных морфологии как путь для получения новых сведений по экологии и эволюции позвоночных (на примере птиц)// Эволюционная морфология от К. Гегенбаура до современности. СПб: 269–294.

Корзун Л.П. 1975. Некоторые аспекты приспособления челюстного аппарата птиц к схватыванию добычи под водой//Вестник Московского ун-та. Биол., почвовед., 3: 9–15. **Корзун Л.П., Держинский Ф.Я.** 1975. Некоторые морфо-функциональные особенности челюстного аппарата гагар//Зоол. журн., 54 (3): 392–401. **Корзун Л.П., Держинский Ф.Я.** 2001. Что делает зоолог-морфолог в тропическом лесу?//Природа, 2: 57–64. **Корзун Л.П., Держинский Ф.Я.** 2001. Функциональный путь интерпретации морфологических данных как средство их всестороннего использования в зоологических исследованиях// Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. Тр. междунар. конф. «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии». Республика Татарстан, 29 января – 3 февраля 2001 г., Казань: 97–117.

Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. 1968. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных, 387 с.

Юдин К.А. 1957. О задачах морфологических исследований в области орнитологии//Зоол. журн., 36 (1): 113–121. **Юдин К.А.** 1961. О механизме нижней челюсти ржанкообразных, трубконосых и некоторых других птиц// р. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 29, Л.: 257–302. **Юдин К.А.** 1970. О некоторых принципиальных и методических вопросах надвидовой систематики птиц// Зоол. журн., 49 (4): 588–600. **Юдин К.А.** 1974. О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных//Тр. Зоол. ин-та АН СССР, Т. 53. Л.: 5–29.

Burton P.J.K. 1974. Jaw and tongue features in Psittaciformes and other orders with special reference to the anatomy of the Tooth-billed pigeon (*Didunculus strigirostris*)//J. Zool., Lond., 174: 255–276.

Dzerzhinsky F.Ya. 1995. Evidence for common ancestry of the Galliformes and Anseriformes//Courier Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main, 181: 325–336.

Hofer H. 1950. Zur Morphologie der Kiefermuskulatur der Vögel//Zool. Jahrb. (Anat.), 70: 427–556.

Korzoun L.P., Érard Ch., Gasc J-P., Dzerzhinsky F.J. 2003. Les adaptations de l'hoazin (*Opisthocomus hoazin*) à la folivorie. Caractéristiques morphologiques and particularités fonctionnelles des appareils du bec et hyoïdien//Comptes Rendus Biologies, 326: 75–94.

Zweers G.A. 1974. Structure, movement, and myography of the feeding apparatus of the mallard (*Anas platyrhynchos* L.)//Neth. J. Zool., 24: 323–467.

Summary

F.Ya. Dzerzhinsky. Morpho-functional indicators as a support in working out renewed synopses of avian species and groups

Морфогенез и экогенез в эволюции птиц: их нетождественность и её последствия

К.Е. Михайлов

*Россия, Москва, Палеонтологический институт им. А.А.Борисяка РАН
e-mail: mikhailov@paleo.ru*

«Наука совершает самоубийство, когда превращается в догму»

Т.Г. Хаксли

Введение

История науки, как древо ветвления конкурирующих воззрений («социальных традиций» мышления, складывающихся в конкретных социумах в конкретное время; см. Дюркгейм, 1980; Шишкин, 2010), тесно связана с конкретными смыслами базовых терминов и понятий, определяющих основание учения (Налимов, 1979; Noble, 2015). На этом основании, как на матрице, вырастает вся парадигма учения, с его разнообразными речевыми оборотами, «правилами» и «моделями». Все эти компоненты учения могут формировать внешне стройное здание, будучи лексически хорошо увязаны друг с другом через саму практику их частого совместного употребления (что порождает ощущение комфорта у обучаемого субъекта), и в то же время быть нефункциональными, т.е. лишенными объяснительной силы и предсказательности в отношении многих фактов (не обладают «экологической валидностью» по выражению У. Найссера, 1981): многое складно описывают, но мало что объясняют по существу в плане причинно-следственных связей и операционных механизмов становления явления. В прежние времена такие «конструкции» довольно точно именовались теоретическими фикциями.

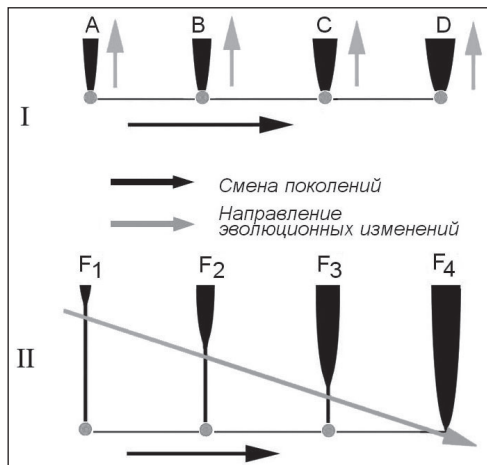
«Априорная вероятность» понимания смысла базовых понятий «создает вход в систему восприятия читаемого текста» (Налимов, 1979, с. 79) и шире, в систему осмысленного восприятия («опознания ситуации») всей сети фактов конкретной предметной области. Говоря проще, базовые понятия любого воззрения, став метаубеждениями исследователя, выступают теми «зелеными очками» (семантическими фильтрами), сквозь которые он смотрит на разнообразные эмпирические факты, автоматически придавая им вполне конкретный смысл, который, как ему часто кажется, естественным образом вытекает из самого сочетания фактов. На самом деле опознание узора фактов в каком-то конкретном объединяющем их смысле полностью зависит от «ожиданий» и «предвосхищений», своего рода смысловых образов-полуфабрикатов, сформированных под влиянием обобщений

из предыдущего опыта (о «перцептивных установках» и «перцептивных циклах» в мышлении и восприятии действительности см. в Найссер, 1981). Объединяющий факты смысл базовых понятий и целых фразеологических оборотов конкретного учения часто вообще не имеет содержания за границами языка данного учения (см. примеры в Шишкин, 2010, с. 7–8).

Большая проблема здесь в том, что ведущий смысл базовых понятий, задающий смысловой контекст значениям всех частных терминов и всей фразеологии учения, изначально задается в виде метафор (другого пути нет в развитии языка естественных наук; Налимов, 1979), и многое зависит от того, насколько корректно и осторожно произведено заимствование понятий, ставших базовыми для учения. Вводящий в фундамент учения новое понятие нередко сам хорошо чувствует границы и особый переносный смысл употребления этого понятия в новой для него среде фактов и новой языковой среде. Однако ощущение этих границ всё более и более теряется у новых поколений адептов учения, незнакомых с другими взглядами и изначально воспринимающих данные понятия в их особом «узком» смысле, как конечную истину и единственный правильный «фильтр» в опознании конфигурации фактов. Учение превращается в догму, а его базовые термины и понятия все более и более вырождаются, т.е. утрачивают лексическую четкость и точность своих смысловых значений применительно к конкретным реальным ситуациям (конфигурациям фактов). Парадигма учения становится всё более расплывчатой и все более оторванной от фактической основы, все более живущей как бы своей собственной «фразеологической жизнью», в рамках которой порождаются разные отвлеченные словесные конструкции («гипотезы»), бессодержательные на языке фактов, поскольку опираются на уже вырожденные по смыслу базовые понятия.

Например, неудачным базовым сравнением у Ч. Дарвина (1898), по мнению Н.Я. Данилевского (1885), было уподобление процессов переживания наиболее приспособленных, идущих в природе на больших массивах особей, искусственному отбору, где главное, как считал Данилевский (эрудит-полиглот по фактическому материалу селекции), не в подборе производителей, а в ограничении скрещиваний как таковом (благодаря чему разрушается сложившаяся структура наследственности и «высвобождается» изменчивость; в самих же чистых, или инбредных линиях, отбор, как известно, не эффективен). К тому же естественный отбор (как абстракция суммарной вероятностной оценки организма средой), как указывал Данилевский, может оце-

нивать исключительно текущее состояние и не способен предвидеть будущие состояния признаков, ради которых заводчик-селекционер, обладая практическими знаниями о направленности изменчивости в поколениях, оставляет форму с ещё «маловразумительными» отклонениями. Некорректное сравнение на уровне ключевого для учения образа, даже неудачный акцент в уподоблении смысла разных явлений, как и смещение смысла понятий в процессе перевода на другие языки, привели, по мнению Данилевского, к серьезным разночтениям



в понимании базовых положений учения Дарвина. Наиболее точным по сохранению смысла понятий оригинала (этот смысл, впрочем, также менялся от первого к шестому изданию «Происхождения видов...»; см. там же) Данилевский считал перевод на русский язык К.А. Тимирязева, наихудшим же – перевод на немецкий Э.Г. Геккеля.

Рис.1. Механизм перестройки онтогенеза в двух разных эволюционных теориях, версиях селекционизма (по Шишкину, 2010).

I – в СТЭ (синтетической, или «генетической» теории эволюции): элементарное эволюционное событие равнозначно «мутации» в зародышевой клетке и реализуется в ходе одного поколения (онтогенетического цикла). II – в ЭТЭ (эпигенетической теории эволюции): элементарное новшество возникает через стабилизацию развития неустойчивых уклонений морфогенеза в череде поколений; эта стабилизация распространяется в поколениях «сверху вниз», от взрослой стадии к зародышевой клетке. A–D – поколения (онтогенетические циклы), связанные с появлением последовательных эволюционных изменений (в СТЭ); F1–F4 – этапы становления (погружения в онтогенез) одного эволюционного изменения (в ЭТЭ).

Fig.1. Mechanism of evolution in two alternative versions of selectionism (according to Shishkin, 2010).

I – in STE (synthetic or genetic theory of evolution): elementary evolutionary event is equated to a single base change in a germ cell and thought to be completed within the course of one generation (single ontogenetic cycle). II – in ETE (epigenetic theory of evolution): any elementary innovation appears in a process of stabilization of at first unstable deviations of morphogenesis; the process of stabilization is spreading in generations, step by step, from the adult stage to the germ cell. Abbreviations: A–D – generations (ontogenetic cycles) presumed to demonstrate consecutive evolutionary changes (according to STE); F1–F4 –stages of the development of a single evolutionary change (according to ETE).

Наиболее резкое уклонение в смысловых значениях базовых понятий учения Дарвина связано с именем А. Вейсмана, который перенёс действие отбора с организма в клетку и стал представлять эволюцию все более как пред-отбор хромосомных детерминантов половых клеток, а сам отбор – как «сито для мутаций». Из этих представлений, несмотря на многочисленные оговорки, поправки и «оправдания», и даже ссылки на работы К.Х. Уоддингтона и Р. Гольдшмидта (см. например, в Майр, 1968), по сути и выросло современное обиходное «генетическое мышление» и видение организма как мозаики признаков (Шишкин, 1988а, 2010). В молекулярную эпоху развития взглядов на «синтез дарвинизма и генетики», оформившихся под именем неodarвинизма, некорректные и в ряде случаев откровенно антропоморфные понятия-клише и целые обороты речи стали появляться с нарастающей быстротой («программа развития», «поток генов», «борьба генов», «генетический груз», «размывание генотипа» и т.д. (Шишкин, 1988а; Noble, 2015). Как писал К.Х. Уоддингтон (1970а, с. 26; курсив здесь и далее наш – КМ) *«современный ортодоксальный дарвинизм, используя ту же фразеологию, изменил смысл почти всех слов, так что в результате получилось нечто, существенно отличающееся от представлений, развивавшихся Дарвином»*. Смещение и резкое сужение смысловых значений в употреблении базовых понятий эволюционного учения Дарвина, прежде всего сложного понятия «наследственность», увели неodarвинизм далеко от той фактической реальности, с которой постоянно соприкасается эмбриолог, зоолог, палеонтолог (Шишкин, 1988а,б; см. рис. 1). Причем это верно как в отношении понимания морфогенеза, т.е. самой «механики развития» формы, так и экогенеза, т.е. причинной трактовки событий исторической эко-географии у подвижных биологических форм с высокоразвитой психикой (нервной системой, нейробиологией), способных быстро оптимизировать свои отношения с частными условиями среды обитания через пластичное поведение на уровне малых групп (Михайлов, 2003). Рассмотрим подробнее второй аспект обозначенной проблемы.

Динамичная эко-география и социальная эволюция у птиц

Принципиальное наличие у птиц механизма быстрой и активной «краткосрочной адаптации» на уровне социумов не вызывает сомнений. Вся «экология вида» у птиц в реальном жизненном цикле предстает как «поведенческая экология», где суть приспособления сводится к изменениям в ориентировочно-поисковом поведении, или точнее, акцентируя внимание на всей нейробиологической «подложке» поведения, включая когнитивные процессы в широком понимании – на

ориентировочно-поисковых реакциях (изменение стереотипа «опознания ситуации», Михайлов, 1992). В конечном счете, «на выходе» это приводит к видимым нами изменениям предпочтений (биотопа, микростации, кормовых объектов и «механики» кормления; параметров социальности, территориальности и т.д.), идущих от особей (поведенческий оппортунизм) к их малым группам (социальные традиции) и, наконец, большим группам («видовые стереотипы поведения» с возможной «редакцией» в настройках контролирующих реакции сигнальных нейронных сетей). Этот механизм хорошо читается в различных динамичных явлениях эко-географии видов и подвидов у птиц: (1) высокой подвижности ареалов на исторической шкале времени; в частности, как результат быстрых и активных процессов расселения и исчезновения популяций и слагающих их социумов; (2) изменчивости биотопических предпочтений и форм избегания конкуренции в пределах ареалов; (3) быстрого обособления малых групп как особых экоморф и социоморф с полной либо частичной репродуктивной изоляцией (т.е. по сути, как морфологически немаркированных для нас «майровских» биологических видов; Михайлов 2003).

Быстрая и адекватная частным особенностям изменчивой среды обитания коррекция поведения – на уровне малых групп особей – является гибким механизмом оптимизации бюджета времени и энергии (на шкале суток, недель, месяцев – суть приспособленности формы), механизмом на порядок более эффективным, в целом, чем долговременные малые изменения в морфологии. Способность к быстрому и адекватному изменению поведения (т.е. переводу «полезных» нетипичных реакций особей в новые стереотипы поведения больших групп) только и может объяснить всю реальную сложность и динамичность эко-географических событий у птиц на исторической шкале времени, которая, в целом, недооценивалась в предыдущие столетия. Быстрые изменения поведения (в том числе сроков передвижений и гнездования) – в контексте изменения сигнальной среды, провоцирующей эти изменения – объясняют и все начальные проявления обособления группы, связанные с установлением социальной репродуктивной изоляции. По сути, весь экогенез, т.е. все средово-адаптивные аспекты дифференциации околотовидовых форм, вынесен у птиц на этап социальной эволюции, которая не тождественна по механизмам наследования и скорости процессов собственно биологической эволюции (морфогенезу).

Механизм изменения поведения на основе высоко развитой психики (важнейший ароморфоз у высших позвоночных) – это механизм

более совершенный в плане адаптации к изменчивой среде обитания (на порядок более быстрый, пластичный и точный – «целенаправленный»), чем долговременные небольшие изменения морфогенеза (в морфологии, физиологии, биохимии). Это утверждение можно назвать очевидным на уровне простого здравого смысла, если со всей ответственностью относиться к таким фактически обоснованным положениям эволюционного учения, как то что «отбор черпает воду решетом», т.е. даже при очевидной средовой ценности новых малых изменений у единичных особей отбору очень тяжело сломить старую структуру наследственности формы, как скоррелированное, подогнанное в деталях синхронное развитие частей единого целого; Данилевский, 1885; Шмальгаузен, 1982; Шишкин, 1988а, 2010; = развитие канализовано, морфогенез инертен в череде поколений; см. ниже). Собственно дарвиновский отбор (на целесообразное условия среды изменение формы) не то чтобы проигрывает, а ему «не за что зацепиться». Механизм приспособления на основе пластичного поведения (в масштабах социумов) всегда действует с опережением.

Признание реальности этажа социальной эволюции у высших позвоночных и высокой динамичности эко-географических событий (расселение и исчезновение популяций, рас, видов), значительно меняет само наше видение не только истории ареалов и всей «механики» видообразования у птиц, но и отношение к постулату о неполноте их околотовидовой систематики при попытке описать таковую простым тандемом понятий «вид – подвид», в том их смысловом значении, которое сложилось в контексте СТЭ и ФТЭ (синтетической и филогенетической теорий эволюции; см. сравнение в Михайлов, 2003) и в единой плоскости анализа, куда суммируются изменения «генетики», физиологии, морфологии и поведения как конгруэнтные (равнозначные, равноскоростные, синхронные) составляющие долговременного процесса адаптации. Именно это, казалось бы, естественное допущение противоречит наблюдаемым фактам и является примером неявных заблуждений, автоматически вырастающих в поле обиходного «генетического мышления» из-за абсолютизации генетической изменчивости как некоей записанной в цепочке ДНК «программы развития» формы, адаптивной во всех её аспектах, включая поведение. Это допущение деформирует все понимание сложности взаимоотношений со средой обитания у животных с высокоразвитой психикой (сложными и пластичными формами поведения) и делает нас как бы намеренно слепыми в опозна-

нии множества простых реальных фактов из области поведенческой экологии и эко-географии птиц. Между тем сами молекулярные биологи, изучающие сложные процессы регуляции и дифференциации клеток, уже уверенно избавляются от ложного посыла абсолютизации генетической изменчивости как синонима наследственности: *«В науке был такой период, когда в ней безгранично господствовало ортодоксальное мнение, что единственное, что заслуживает внимания и имеет значение, это сценарий ДНК, т.е. «генетическая наследственность»». В главах 1 и 2 мы показали, что это убеждение ошибочно...»* (Кэри, 2012, с. 50) .

Если говорить о социальном аспекте видообразования, то в контексте вышесказанного нужно изначально допустить, что репродуктивно изолированные социо-экоморфы (как синантропные экоморфы у черного дрозда, большой синицы, вяхиря) не являются исключительным явлением и, возможно, широко распространены в мире птиц. Просто мы обращаем внимание на такие группировки лишь тогда, когда замечаем хотя бы слабые морфологические отличия, которые, однако, как правило, не играют роли в различении «чужих» и «своих» особей у самих птиц и не наделены какой-либо экологической целесообразностью. В то же время скрытые особенности фенотипа (например, параметры реактивности психики), по которым группировки принципиально отличаются «на выходе», т.е. в поведении и поведенческой экологии, нам не видны и выявляются только специальными трудоемкими исследованиями. К тому же у нас нет разработанного языка для обозначения и классификации этих различий, что никак не способствует их опознаванию в природе.

Так или иначе, но факт остается фактом: эти феномены (социоморфы и экоморфы), несмотря на соответствие базовому критерию вида в СТЭ (Майр, 1968), не встраиваются в одноплоскостную систему классификации видов и подвидов. Выход, однако, не в игнорировании этих интереснейших эко-, социо- и даже нейро- феноменов (что неизбежно, если им не находится места в системе), а в осознании того, что единая плоскость классификации, унаследованная ещё со времен Линнея, недостаточна (слишком проста) для адекватного описания процесса видообразования у животных, где сложно взаимодействуют разноскоростные процессы морфогенеза и социогенеза. Само видение этого процесса сквозь призму одного слоя линейно соподчиненных «генетических» и «морфологических» видов и подвидов не может не трактоваться как заведомое упрощение реальной ситуации (см. рис.2 в Михайлов, 2003).

Организм как целое и морфогенез

как котел компенсаторных механизмов устойчивого развития

Обратной стороной медали рассматриваемой проблемы является следующая постановка вопроса. Если эволюцией создан – в виде высокоразвитой психики и сложного пластичного поведения (ароморфоз) – механизм быстрого и активного контроля над сообразностью биологической организации с частными условиями среды обитания, то чем тогда объяснить непрекращающиеся в филетических линиях, пусть и гораздо более медленные, изменения в ходе морфогенеза? И какие внутренние и внешние причины выступают мотивами взрывной морфологической диверсификации видов, скажем, на островах? Наше понимание причинной основы малых изменений в морфологии важно и потому, что эти признаки в основном и маркируют, на практике, околовидовые таксоны у высших позвоночных. Ключ к ответу на поставленный вопрос лежит, по нашему убеждению, в понимании целостности морфогенеза (скоррелированности всех процессов развития на его разных стадиях и «этажах»), издавна развиваемому на базе дарвинизма учением об эпигенезе (основателями которого считаются К.Х. Уоддингтон и И.И. Шмальгаузен), в т.ч. в его формализованном варианте, именуемом эпигенетической теорией эволюции (ЭТЭ; Шишкин, 1984, 1986, 1988а, б; Shishkin, 1992; Шишкин, 2010; см. также обстоятельный обзор постулатов СТЭ и ЭТЭ в: Гродницкий, 2002).

В самом общем плане суть концепции тривиальна в контексте долгой истории развития учения об эволюции и сводится к тому, что (1) «эволюируют не отдельные признаки сами по себе, а целые организмы» (Шмальгаузен, 1982, с. 16) и (2) «движущие силы индивидуального развития создаются по мере дифференцировки зародыша в результате взаимодействия продуктов этой дифференцировки» (там же, с. 229). Соответственно, живой организм не мыслится как линейное по механике развития производное мозаики неких дискретных детерминантов (зародышевой плазмы, генов и т.д.), свободная рекомбинация которых якобы создает всё мыслимое биологическое разнообразие, но как фактически выявляемый всем опытом эмбриологии авторегулируемый процесс канализованного (т.е. резко ограниченного в выборе вариантов на каждой из стадий) развития с фиксированным итогом. Исторически, т.е. в чередующихся поколениях, конкретный алгоритм развития создается отбором жизнеспособных и «наиболее приспособленных» индивидуумов, *сверху вниз, от фенотипа к зиготе*, через постепенное повышение надежности осуществления удачного для

данных внешних и внутренних условий развития (рис. 1, П; «удачный» означает здесь «в принципе жизнеспособный» и «все еще достаточно сообразный частным условиям среды»). Соответственно, как частное от общего, устойчивость признаков фенотипа в череде поколений рассматривается не как свойство передающихся с хроматином независимых дробных единиц (генов), а как выражение выстроенной отбором взаимозависимости частей и скоррелированности процессов в самой системе развития (Шишкин, 1988а, с. 174), чему и были посвящены почти все основные обобщающие работы И.И. Шмальгаузена (1940, 1968, 1982 и др.) и К.Х. Уоддингтона (1970; Waddington, 1953, 1957 и др.). Изменения в нуклеотидных последовательностях рассматриваются в этих работах и в учении в целом лишь как один из источников разнообразных дискретных уклонений развития, которые (уклонения) неспецифичны по отношению к этим изменениям, т.е. могут быть провоцируемы ими, но не задаются ими как некоей «программой развития». Ключевым для понимания этой схемы взаимоотношений между «изменением генов» и реакцией (ответом) системы развития являются неоднократно повторявшиеся генетические эксперименты Р. Гольдшмидта (R. Goldshmidt; см. Шишкин, 1988а, 2010).

Особо отметим, что учение об эпигенезе всегда развивалось и развивается не как система отвлеченных домыслов и постулатов, а как честное стремление эволюционной науки объяснить весь фактический материал эмбриологии (канализованность, или забуференность эмбриогенеза у всех организмов и дискретно-пороговый характер всех наблюдаемых отклонений) и популяционной генетики (устойчивость нормы и полигенный характер наследования большинства признаков фенотипа) (Шишкин, 1984, 1986, 1988а, 2010).

Учение об эпигенезе в целом и в каждом частном аспекте рассмотрения процесса эволюции глубоко диалектично, что и создает определенные трудности в плане усвоения парадигмы учения, в сравнении, скажем, с таковой СТЭ. Ключевым положением учения, строго обоснованным всем багажом экспериментальной эмбриологии, является положение о забуференности и канализованности индивидуального развития (онтогенеза). Поэтому уделим этому вопросу особое внимание. Эмбриогенез зарегулирован в отношении его итога, или «цели» развития, несмотря на непрерывающуюся изменчивость хромосомного материала в череде поколений. По свидетельству И.И. Шмальгаузена, вариабельность картины индивидуальных эмбриогенезов, в том числе у птиц, на их ранних стадиях огромна (как отмечал К. Бэр, трудно поверить, что из всех этих эмбрионов разовьются нормальные

цыплята), но «различия во времени закладке отдельных органов автоматически сглаживаются в силу закономерностей самого процесса роста» (Шмальгаузен, 1982. с. 50; см. там же и в Шишкин, 1988б, 2012 рассмотрение других многочисленных примеров и ссылки на работы эмбриологов).

Образно говоря, осуществление формы, в динамике процесса, сопротивляется случайной («слишком свободной», «поспешной» и «неточной» в любом смысле адаптивности итога развития) изменчивости «первого этажа», т.е. нуклеотидных последовательностей, без которой, казалось бы, «ничего не могло быть». В этом «сопротивлении» выстраивается отбором, в череде поколений, более дискретная, более системная (по регуляции) и более инертная изменчивость «верхних этажей» (скрытые отклонения эмбрионального развития – неопределенная изменчивость у Дарвина) вплоть до явной, еще более дискретной и, главное, наиболее стабильной в поколениях, изменчивости «на выходе» («норма реакции» в виде спектра фиксированных модификаций, или просто «нормальный фенотип» – определенная изменчивость у Дарвина). Транслируя пример К.Х. Уоддингтона с гравием и мостом (1970, с. 109–110), изменчивость в виде отклонений онтогенеза относится к иному порядку сложности, несводимому к исходным условиям в математических моделях «случайного поиска» итога развития на основе подбора мутаций. Даже одиночная молекула белка, как конкретный функциональный феномен в его селективной ценности, обладает «фенотипом», который частично определяется и средой, а не только последовательностью аминокислот в первичной структуре молекулы (там же, с. 113).

Многое в формообразовательных процессах эмбриогенеза – как на клеточно-тканевом уровне (прежде всего скорость и направление деления клеток, их направленные перемещения, контактное взаимодействие), так и на внутриклеточном (поражающая воображение синхронизация каскадов молекулярного эпигенетического контроля; Кэри, 2012) – может быть уподоблено таким процессам самоорганизации биологических систем, как создание упорядоченных клеточных макроструктур по принципу «усиления флуктуаций», например, при формировании плодового тела у миксамеб (см. в Грабовский, 1989).

То есть, в контексте учения об эпигенезе Шмальгаузена–Уоддингтона, **наследственность** – это синоним постоянства формы («нормального фенотипа»), её стабильности в длительной череде поколений. На этой фактической основе только и могли развиваться систематика и биостратиграфия – лучшее подтверждение

«эмпиричности» понятия. Поскольку непосредственным источником эволюционных преобразований фактически оказываются не изменения в хромосомном материале, а отклонения процесса эмбрионального развития («уравнение вывода» формы существенно усложняется по своим параметрам), то само учение и производная теория именуется эпигенетическими. Закономерным следствием представлений о целостности развития и последовательности перевода ещё слабо наследуемых отклонений развития (аббераций) в стабильные модификации нового фенотипа, является признание условности разделения изменчивости на наследственную и ненаследственную (Шмальгаузен, 1982, с. 216).

Такое понимание наследственности (и самого онтогенеза) звучит парадоксально (дискомфортно) в традиции обиходного генетического мышления (где априорная вероятность смысла понятия «наследственность» резко сужена и смещена в сторону «дискретных носителей информации»), однако (что, возможно, уже парадоксально для части современных молекулярных эпигенетиков) столь же глубоко и системно понимали наследственность все опытные практики-селекционеры и многие ученые биологи второй половины XIX века (см.: Данилевский, 1885), так её всегда понимали эмбриологи (см. ссылки на работы П.Г. Светлова в: Шишкин, 1988а) и так её понимали, сопротивляясь нарастающей волне абсолютизации значения генетической изменчивости, такие выдающиеся биологи-мыслители (эрудиты в фактическом материале экспериментальной эмбриологии, генетики и сравнительной морфологии), как К.Х. Уоддингтон и И.И. Шмальгаузен.

Не менее парадоксален в рамках генетического мышления и один из наиболее часто цитируемых тезисов И.И. Шмальгаузена (1940, с. 57): *«Не изменения генотипа определяют эволюцию и её направление. Наоборот, эволюция организма определяет изменение его генотипа»*. То есть, поддерживающие целостное устойчивое развитие вариации геномов (в определенном смысле просто не мешающие нормальному развитию!) пассивно оставляются «под шапкой» отбираемого фенотипа, и развитие, в целом, всё более и более игнорирует возрастающую генетическую гетерогенность формы – фактический феномен экспериментальной и популяционной генетики, который К.Х. Уоддингтон назвал «генетической ассимиляцией» (Waddington, 1953, 1957). Отсюда понятно (что принципиально важно для понимания процесса морфологической эволюции и для определения систематиком смысла своей работы), что *конечный фенотип и конкретные состояния развивающегося эмбриона могут быть гораздо старше по*

времени появления, чем «определяющие их» сейчас наборы вариаций генома.

Идущая революция во взглядах на молекулярные механизмы контроля над развитием клеток и тканей (см. к примеру, Кэри, 2012) *post factum* дает истинную оценку уклонениям в траекториях развития эволюционной мысли и «упрямству» тех последователей учения Уоддингтона и Шмальгаузена, кто привел его к формализованному варианту в форме эпигенетической теории эволюции. Если свойства клетки не определяются напрямую заложенной в генах «программой развития» (попросту нет такой программы, ДНК – лишь матрица определенных молекулярных соответствий, в которых нет принципиального отличия, скажем, от матричного копирования решетки во время нарастания слоев кристалла, что называется эпитаксией), то свойства организма также не определяются ни свойствами генов, ни свойствами каких-либо других самовоспроизводящих себя «кирпичиков» (клеток и т.д.), из которых слагается организм, как целое (Шмальгаузен, 1982, с. 13). *«Существуют связи, при которых то, что происходит в целом, не выводится из элементов, существующих якобы в виде отдельных кусков, связываемых потом вместе, а напротив, что проявляется в отдельной части этого целого, определяется внутренним структурным законом целого»* (Вертгеймер, 1980)¹.

Лучшим и широко используемым образом морфогенеза как системы развития является визуальная модель эпигенетического ландшафта Уоддингтона, где сеть ветвящихся долин изменчивой глубины соответствует траекториям развития (рис. 2). Уклонение формы возникает как результат дестабилизации системы развития в результате сильных «возмущений», которыми могут выступать как резкие несоответствия со средой обитания, так и сильные сигналы «снизу», например запороговый дисбаланс в состоянии генофонда (вариант б в структуре «ландшафта» на рис. 25 в Шишкин, 1988а). Внешние и внутренние причины одного и того же «возмущения» (с одной и той же реакцией на него в системе развития) взаимозаменяемы (что было столь ярко показано в опытах Р. Гольдшмидта с идентичными рядами генокопий и фенокопий, см. в Шишкин, 1988а, 2010), и чем бы они не вызывались (сама система развития их не дифференцирует, её реакция есть суммарный адаптивный компромисс), эти уклонения всегда имеют пороговый характер и неспецифичны по отношению к конкретным

¹ Примечательно, что неперебиваемое линейно на другие языки немецкое Gestalt буквально означает процесс придания формы (в отношении к идее, процессу, результату), т.е. процесс формообразования. - *Примечание автора.*

локусам и их комбинациям (Шмальгаузен, 1982; Шишкин, 1984, 1986, 1988а, 2010; см. рис. 2Б).

Отбор постепенно перестраивает в череде поколений систему развития в сторону повышения надежности реализации наиболее благоприятных (лучшим образом компенсирующих «возмущение») дискретных уклонений развития, которые, в конце концов, могут составить новую норму реакции, т.е. новый фенотип (рис. 3). В «тонкой» механике перестройки онтогенеза отбор всегда выступает как фактор стабилизации (рис. 4). Движущая форма отбора – упрощенная абстракция, по совокупному итогу, волнового процесса фактически выявляемых стадий дестабилизации и стабилизации развития, идущего в течение долгого времени в одном направлении (Шмальгаузен, 1968;

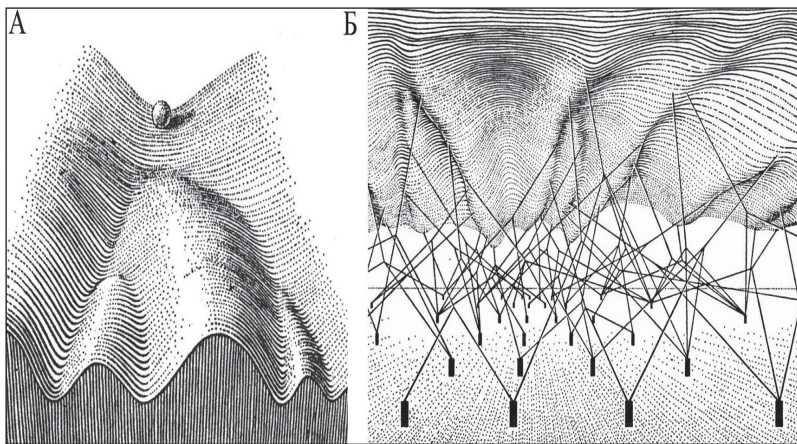


Рис.2. Образная модель «эпигенетического ландшафта» (системы развития) Уоддингтона (по Waddington, 1957). А – поверхность ландшафта с наиболее вероятными траекториями развития (креодами) в онтогенезе в виде сети ветвящихся долин с переменчивой глубиной. Верхнее положение шарика соответствует зиготе, наиболее углубленные части долин – модификациям нормального фенотипа (в молекулярной эпигенетике – зрелым дифференцированным клеткам различных тканей). Б – нелинейная природа соотношений между ролью генов (квадратики), функционирующих в ходе развития, и целостной структурой эпигенетического ландшафта.

Fig.2. Visual model of Waddington's epigenetic landscape (according to Waddington, 1957). А – surface of the landscape with the most feasible ontogenetic trajectories (creods) as a network of branching valleys with changeable depth. The upper position of the ball corresponds to the zygote, the most profound parts of the valleys – to modifications of the normal phenotype (in molecular epigenetics – to mature differentiated cells of various tissues). Б – nonlinear nature of relationship between the role of individual genes (small squares), functioning in the course of development, and the integral structure of the epigenetic landscape.

Шишкин, 1988а, 2012). Отбор может стабилизировать (после стадии дестабилизации) как новую норму реакции (что систематик трактует как новый морфотаксон) так и старую норму (что может быть истолковано как новый криптический «гаплотипный вид»). Скрытые изменения в структуре эпигенетического ландшафта будут происходить в любом из этих вариантов (именно они и составляют, образно говоря, «сырой материал эволюции» – неопределенную изменчивость у Дарвина; Шишкин, 1988а, с. 147). Во втором из них (восстановлена старая норма) они могут быть выявлены только на большом материале в области аберрационной изменчивости, либо в статистике эмбриональных препаратов, либо в экспериментах генетиков по разрушению нормы реакции.

Еще раз повторим основополагающий посыл учения об эпигенезе: сложный организм не следует бесконечным «слепым» изменениям в последовательности нуклеотидов. Подавляющее число генных мутаций дезорганизуют развитие и делают его невозможным (Шмальгаузен, 1982), и многие из них распознаются и блокируются через репрессию генов уже на уровне внутриклеточных процессов (Кэри, 2012). Вскрытая И.И. Шмальгаузеню и К.Х. Уоддингтоном диалектика индивидуального развития подразумевает создание эволюцией сложной сигнальной системы регуляции («авторегуляторное развитие») и множества автоматически включаемых (индуцируемых самим ходом уклонения – особыми продуктами дифференцировки, результатами контактных и бесконтактных взаимодействий клеток, слов и зачатков тканей, как и «не случившимися вовремя контактами» – в случае гетерохроний) блокирующих и компенсирующих механизмов той же природы (изменение скоростей и направленности клеточных делений и перемещений, настроенности рецепторов, действия медиаторов и т.д.), возвращающих развитие в состояние равновесия (индуктурно-реакционные циклы; Шмальгаузен, 1982, с. 93–94 и 253–268), благодаря которым система развития реагирует на «изменчивость первого этажа» подобно гироскопу и, в конечном итоге – в плане осуществленного фенотипа – воспринимает многие из этих изменений как несущественные помехи развития (Шишкин, 1988а, с. 147).

Отбор «оценивает» состояния системы развития «сверху» (через надежность и жизнеспособность последующих стадий, вплоть до взрослой) и через это постепенно подбирает под удачные состояния (ставшие частью устойчивых траекторий развития) те вариации геномов, которые, производя нужный «строительный» и сигнальный белковый материал, все еще не нарушают хода развития в его эволю-

ционно более древней, чем сами эти геномы, структуре внутриклеточной, межклеточной и надклеточной системной самоорганизации и саморегуляции («генетическая ассимиляция» Уоддингтона; см. рис. 2Б). Это положение вещей очень точно отражено в образном высказывании Ю.М. Оленова (цит. по Исаева, Преснов, 1990, с. 150): «Гены

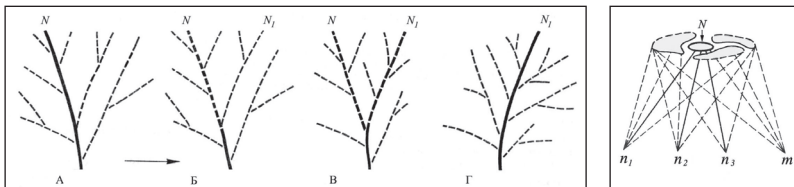


Рис.3. Элементарный морфогенетический сдвиг (эволюционное изменение), как перестройка системы развития (по Шишкину, 1987, 2010).

От А к Г идет перестройка эмбриогенеза от прежней нормы (N) к новой норме (N1) через стабилизацию одной из еще неустойчивых (абerratивных) траекторий развития, показанных нежирными пунктирными линиями. А – исходное состояние;

Б, В – частичная дестабилизация прежней фенотипической нормы и переход к состоянию с двумя преобладающими путями развития; Г – закрепление новой нормы в качестве единственной. Жирными линиями выделены траектории, ведущие к норме (креоды эпигенетического ландшафта) в стабильном осуществлении (сплошная линия) либо еще в неустойчивом (пунктирная линия). [KM – все пунктирные линии представляют собой «сырой материал» эволюции, или неопределенную изменчивость Дарвина].

Fig.3. Elementary morphogenetic shift (evolutionary change) as a reconstruction of the ontogenesis (according to Shishkin, 1987, 2010). From A to Г there is shown a remodeling of the previous normal development (N) to the new normal development (N1) with stabilization of one of the former aberrant trajectories, shown by dotted lines. A – initial condition; Б, В – partial destabilization of the former phenotypic norm and transition to a state with two predominant pathways of development; Г – fixation of a new norm as the feasible trajectory. The trajectories of development leading to the normal phenotype (creodes) are shown by bold lines regardless whether they are feasible ways of development (solid line) or unstable ways (dotted lines).

Рис. 4. Пространство возможных траекторий развития одной формы в онтогенезе (по Шишкину, 1987, 2010).

N – «норма реакции» в модификациях («нормальный фенотип»); три поля вокруг – области аномального формообразования (морфозы, абerratционная изменчивость); n1–n3 – зиготы с высокой помехоустойчивостью нормального развития (креоды, ведущие к норме, показаны сплошной линией), m – зигота с неустойчивой траекторией нормального развития (все линии прерывистые, включая ту, что ведет к норме), она же зигота с дестабилизированным развитием.

Fig.4. The space of possible trajectories of development of one form in its ontogenesis (according to Shishkin, 1987, 2010).

N – reaction norm in four modifications of normal phenotype; three larger fields around it are the areas of abnormal development; n1–n3 are zygotes with a high extent of interference immunity during their development to normal phenotype (the trajectories leading to the norm are shown by solid line); m is zygote with unstable way of development to normal phenotype (all lines are dotted lines including that which leads to the norm).

представляют собой не диктаторов, от которых зависит ход событий, а скорее чиновников, работающих соответственно установившимся традициям». Эволюционно «зрелая» форма постепенно становится всё более гетерогенной по набору ассимилированных геномов и всё более не боится «размывания генотипа», в том числе и через гибридизацию (еще один парадокс популяционной генетики для обиходного «генетического мышления», наделяющего отдельные гены собственными коэффициентами адаптивности).

Может ли быть «мелочный отбор» на малые отклонения в морфологии «в угоду» частным характеристикам среды обитания?

Возвращаемся к вопросу, обозначенному в начале предыдущей главы (каков мотив малых морфологических отклонений). Из всего сказанного очевидно, что по причине высокого порядка системности морфогенеза отбор в принципе не может быть «мелочным», т.е. не может работать на «вытягивание» каких-то отдельных частных структур «в угоду» каким-то незначительным требованиям среды. Такой отбор, в форме движущего отбора, нередко допускается в рамках «генетического мышления», но это лишь иллюзия, порождаемая верой в отбор мутаций и рекомбинацию генов как причину изменения фенотипа. Стабилизирующий отбор может создавать (стабилизировать) некоторое разнообразие вариантов любой структуры только в том случае, если её осуществление было дестабилизировано по более серьезным системным причинам (сильное «возмущение» системы развития). Возражение против идеи «мелочного» отбора на полезные частные признаки с позиции жесткой скоррелированности всех без исключения частей единой системы развития было сделано уже Г. Спенсером, и И.И. Шмальгаузен рассматривал его как самое серьезное возражение Дарвину (Шмальгаузен, 1982, с. 24). Вера в «мелочный адапционизм», т.е. в эко-целесообразность любых малых морфологических изменений, уже в ранних стадиях их проявления, связана с абсолютизацией «внешней» составляющей естественного отбора (метафора – «среда лепит организм»), что на наш взгляд приводит к не меньшим искажениям в понимании процесса эволюции (иногда даже к полному отрицанию роли отбора, от обратного) как и абсолютизация генетической изменчивости. Средовая целесообразность малых изменений (например, на подвидовом и видовом уровне) всегда вызывала скептицизм у многих зоологов (на уровне простого здравого смысла), как и вырастающие на её основе всевозможные модели направленного «разведения» отдельных признаков у близких видов в зоне их симпатрии.

Видимая корреляция (выраженная в очень разной степени, сезонно, вплоть до полного отсутствия) между «тонкой» морфологией, с одной стороны, характерной механикой движения и излюбленными приемами добывания корма, с другой, и частными параметрами архитектуры среды обитания (в предпочитаемых кормовых микростациях), с третьей, находит гораздо более естественное простое объяснение в том, что «тонкая» морфология выступает лишь как матрица для разнообразных поведенческих реакций, т.е. должна рассматриваться как неспецифическая преадаптация к разным вариантам поведения для любого рассматриваемого момента исторического времени. Иначе и не может быть, поскольку даже на изменения в морфометрии требуется на два порядка больше времени, чем на адекватные текущей ситуации компенсирующие поведенческие реакции, в том числе, в виде временных социальных традиций. Как уже говорилось, вторые (поведение) всегда будут действовать с опережением, как механизм подгонки, по отношению к первым.

Неизбежность малых морфологических отклонений безотносительно к «требованиям внешней среды», т.е. как неспецифических реакций целостной системы развития, хорошо понятна, если помнить, что «возмущением» развития может выступать не только внешняя среда, но и внутренние факторы, например запороговые количественные изменения в генофонде. Эти «возмущения» могут быть спровоцированы изоляцией малой группы (в любом варианте «островного ареала»), сопровождаемой инбридингом. Малые изменения в этом случае будут выступать неспецифическими «шумами релаксации» (Михайлов, 2003), что хорошо встраивается в логику понимания И.И. Шмальгаузенем эргонтических корреляций, важной характеристикой которых является «побочный формообразовательный эффект» от нарушения зависимостей (Шмальгаузен, 1982, с. 40). Одними из таких «шумов», очевидно, будут и последствия «возмущений», затрагивающих систему кальциево–кератинового обмена (см. в качестве модели пример И.И. Шмальгаузена с триггерным переключением в использовании локального скопления скелетогенной мезенхимы, идущей обычно на формирование 4-го пальца, на построение закладок перьев у мохноногих кур).

Компьютерное моделирование показывает (Грабовский, 1989), что первичные, еще слабо выраженные морфологические сдвиги (как и сдвиги в генофоне популяции) неизбежны в разных частях большого ареала матричного вида, как результат усиления флуктуаций, безотносительно к необходимости меняться сообразно каким-то особен-

ностям частной среды обитания. Здесь, наконец, уместно вспомнить, что географическая изоляция фактически является важным фактором, провоцирующим дивергенцию даже в крайне сходных средовых условиях. Это положение можно назвать золотым зерном в учении Э. Майра (1968), сформулированным им как практикующим орнитологом, работавшем на тропических островных архипелагах. Другое дело, что механизм дивергенции будет иной в понимании ЭТЭ, чем как это трактуется через «дрейф генов» в парадигме СТЭ.

Далее, чем сложнее организм и чем он автономнее от внешней среды обитания в целом (чем совершеннее все системы регуляции гомеостаза и чем более зарегулирован и изолирован от среды эмбриогенез), тем всё более и более «возмущения» будут отражениями дезорганизации самого процесса развития и тем все большая часть отклонений в морфологии, «на выходе», будет выступать в качестве побочных «шумов релаксации» системы развития на данные «возмущения». Как части проявления общей компенсаторной реакции по отношению к «возмущению» эти малые изменения должны быть признаны адаптивными, но по отношению к среде обитания данного организма они сами по себе безразличны (нейтральны), если не принимать во внимание тот факт, что, в конце концов, когда они уже выражено оформлены в силу инерции развития (см. ниже), они могут спровоцировать социально наследуемые изменения в поведении и, соответственно, в поведенческой экологии их носителей (особей и социумов). Последние изменения, хотя и не имеют критического значения для выживания в данной среде обитания (всё это ещё в пределах «достаточной экологической сообразности» формы), могут повлиять на ближайшую эко-географическую историю новой группы – через её расселение и новые предпочтения, и посредством этого, уже в других масштабах времени, на судьбу представляемого ею вида или рода.

В силу общего принципа канализируемости развития многие малые изменения (уже стабилизированные, т.е. в фенотипе), несмотря на их средовую нейтральность, с большой вероятностью будут иметь характер временной клины, т.е. проявлять инерционность и направленность в чередующихся поколениях по какому-то параметру (увеличению, удлинению, изгибанию конкретных костных, перьевых и любых других структур). Это понятно в рамках модели эпигенетического ландшафта Уоддингтона, где найденная «спасительная» (компенсаторная) траектория развития будет всё более и более углубляться, пока система окончательно не вернет себе на «выбранном пути решения проблемы» (подсказанным структурой «ландшафта», если такие пути

вообще в ней найдутся) состояние равновесия или, напротив, не зайдет в окончательный тупик в попытках отрегулировать последствия «возмущения». В первом случае образуется новая успешная форма, готовая при расселении к быстрой эко-диверсификации через разнообразную поведенческую трансляцию новых малых морфологических отклонений (если поиск таких вариантов провоцируется сигналами из внешней среды, включая локальную конкуренцию). Во втором случае палеонтологи наблюдают разнообразие быстро исчезнувших аберрантных «островных» форм примерно одного геологического возраста. Последнее понятно, поскольку первой реакцией изолята на «возмущение» в системе развития будет резкое повышение изменчивости, включая дифференциальную плодовитость и выживаемость (Шишкин, 1988а), что как раз и может быть уподоблено по сценарию искусственному отбору (что отмечал ещё Н.Я. Данилевский, 1885). Остается добавить, что в соответствии с правилом дестабилизации дезорганизация регуляторных механизмов всегда начинается с «крыши» эпигенетического ландшафта, т.е., в первую очередь, изменчивость будет проявляться в признаках структур, формирующихся на поздних стадиях эмбриогенеза.

Заключение

Неизбежность появления средово-нейтральных малых морфологических уклонений как «шумов релаксации» целостной системы развития освобождает нас от требования объяснения средовой ценности любого малого изменения (уже устойчиво наследуемого), пока оно, меняясь в заданном направлении (свойство траектории развития по определению) всё ещё находится под шапкой «достаточной экологической сообразности» формы. Эта сообразность тем больше, чем большим буфером между средой и конструкцией организма выступает пластичное и активно регулируемое поведение. Также оно освобождает нас от кошмара требования всеобщей напряженной и непрекращающейся конкуренции, вне которой сам Дарвин не видел исполнения условий, необходимых для материализации идеи «мелочного отбора» (переживание даже чуть-чуть более приспособленных к конкретным частным условиям среды обитания). Эти условия (напряженная конкуренция «всех со всеми») всегда были ахиллесовой пятой изначального дарвинизма, куда и были направлены стрелы критики, как в эпоху самого Дарвина (Данилевский, 1885), так и в наше время – со стороны вообще отрицающих отбор морфогенетиков-сальтационистов.

Хочется верить, что идущая революция во взглядах на молекулярные механизмы контроля над развитием клеток и тканей (Кэри, 2012)

постепенно устранил болезненный разрыв между фактически доказанной системной обусловленностью цитогенеза и эмбриогенеза, с одной стороны, и уже слишком оторванным от действительности языком интерпретации тех же фактов в традиции корпускулярного «генетического мышления», в том числе применительно к собственным задачам систематики, этологии, экологии, эко-географии и изучения видообразования. К сожалению, в языке обобщений фактов всех этих научных направлений до сих пор широко тиражируются в качестве объяснений причинности событий такие бессодержательные в контексте смысловых установок ЭТЭ лексические клише, как «мутации» (в отношении признаков фенотипа, – мыслится линейная связь признаков с генами), «поток генов» (как синоним панмиксии, уподобляемой чему-то вроде диффузии газов), «размывание генотипа» и «удержание генотипа», что подразумевает адаптивную маркировку к среде уже на уровне геномов и массу производных от этого гипотетических «необходимостей» – удержания пред-адаптивности в виде формального набора геномов («горох в мешке»), а, следовательно, необходимость насильственного ограничения панмиксии, а следовательно – необходимость в особом отборе на изоляцию т.д. и т.д., уже по цепочке казалось бы логичных, но пустых в отношении к реальности причинно-следственных связей.

В заключение осмелюсь высказать несколько общих пожеланий в отношении изучения динамичной эко-географии и других социальных аспектов биологии птиц.

1. В рабочем анализе структуры вида стоит четко разделять филогенетическую («генетика» и морфология) и эко-географическую историю популяций, как неконгруэнтные по времени и не сводимые друг к другу по «механике осуществления» процессы, которые нельзя линейно проецировать на одну и ту же плоскость классификации. Экологическая история популяций сложнее и не укладывается в схемы, практикуемые при гаплотипном сравнении форм.

2. Социовид и эковид (экоморфа, экораса, ценопопуляция) могли бы стать более активно используемыми лексическими инструментами для изучения социально-поведенческих аспектов адаптации и обособления. Несомненно, большее внимание могло бы уделяться динамике становления и исчезновения нетипичных социальных традиций (*cultural traditions* в *англ.* терминологии), как у синантропных, так и у «диких» группировок видов.

3. Необходимо разрабатывать формальный язык описания тех поведенческих различий особей и видов, которые с очевидностью ха-

рактизируют особенности их психической организации (реактивность психики, эмоциональные статусы и т.д. – такие же объективные признаки фенотипа, как, скажем, морфометрия), которые могут даже в большей степени предопределять поведенческую экологию видов, популяций и группировок (ритм движения, механику кормовых приемов, предпочтения в микростациях и окружающей вокальной среде, структуру песенной активности), чем особенности в морфологии (примеры см. в Михайлов, 2014а, б). Осмысление этого «слоя» биологии форм подведет нас к большему пониманию скрытой от прямого наблюдения нейро-составляющей социо-поведенческих уклонений и её роли в осуществлении «контакта» социальных (подражание, научение) и чисто биологических (врожденных) механизмов наследования.

4. Нужно обратить внимание на более дробную инвентаризацию группировок вида (подвида) по поведенческой экологии и социальному поведению, включая биотопические, микростациональные и другие предпочтения в рамках сезонного ритма жизни, независимо от выраженности их (группировок) морфологической и генетической маркировки. Для начала можно сосредоточить внимание на нескольких модельных широко распространенных лесных и синантропных видах воробьиных птиц. Было бы правильно запустить проект по созданию единого архива или базы данных (строго разделенных по географическим районам, с указанием периода наблюдений) биотопических параметров популяций и даже малых группировок на основе уже опубликованных региональных сводок. В противном случае эти сведения будут продолжать теряться в результате их искусственного усреднения (при суммировании в разделах «экология», «биотопия», «местообитания» видовых очерков), как это происходит при составлении крупных обобщений, таких как «Handbook of the Birds of the World» или «Птицы России».

Дополнительные материалы по ЭТЭ, а также некоторые работы И.И. Шмальгаузена и К.Х. Уоддингтона; Шишкин, 1988а, б и Михайлов, 2003 могут быть найдены на Интернет-ресурсе <http://www.evolbiol.ru/epigenetics.htm>; все включенные в список литературы статьи автора на Интернет-ресурсе http://elibrary.ru/title_about.asp?id=9842 и https://cloud.mail.ru/public/160de6abe3ad/Русский_орнитологический_журнал

Литература

Вергеймер М. 1980. О гештальтеории//Хрестоматия по истории психологии. М.: 84–98.

Грабовский В.И. 1989. Самоорганизация биосоциальных систем// Поведение животных и человека: сходство и различия. Пуццино: 187–204.

Гродницкий Д.Л. 2002. Две теории биологической эволюции (изд. второе). Саратов, 159 с.

Данилевский Н.Я. 1885. Дарвинизм (критическое исследование), том 1. С.-Петербург: 519 с.

Дарвин Ч. 1898. Происхождение видов путем естественного отбора. Собрание сочинений, Т.1. СПб., 323 с.

Дюркгейм Э. 1980. Социология и теория познания//Хрестоматия по истории психологии. М.: 212–256.

Исаева В.В., **Преснов** Е.В. 1990. Топологическое строение морфогенетических полей. М., 255 с.

Кэри Н. 2012. Эпигенетика: как современная биология переписывает наши представления о генетике, заболеваниях и наследственности. Ростов-на-Дону, 349 с.

Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М., 597 с.

Михайлов К.Е. 1992. Опознание ситуаций и пусковые механизмы расселения у птиц//Современная орнитология–1991. М.: 5–21 [повт. публ.: *Рус. орнитол. журн.*, 22 (926):2715–2731]. **Михайлов** К.Е. 2003. Типологическое осмысление «биологического вида» и пути стабилизации околотовидовой таксономии у птиц//Орнитология, 30: 9–24 [повторн. публ.: *Рус. орнитол. журн.* 2014, 23 (994):1305–1330]. **Михайлов** К.Е. 2013. Опознание ситуаций и пусковые механизмы расселения у птиц//Рус. орнитол. журн., 22 (926): 2715–2731. **Михайлов** К.Е. 2014а. Различия в заполнении тайги (сплошных массивов бореальных лесов) мелкими лесными птицами-мигрантами на примерах нескольких «модельных» для севера Приморского края групп видов Passeriformes. Часть 1//Рус. орнитол. журн., 23 (978): 773–827. **Михайлов** К.Е. 2014б. Различия в заполнении тайги (сплошных массивов бореальных лесов) мелкими лесными птицами-мигрантами на примерах нескольких «модельных» для севера Приморского края групп видов Passeriformes. Часть 2//Рус. орнитол. журн., 23 (979): 831–884. **Михайлов** К.Е. 2014в. Типологическое осмысление «биологического вида» и пути стабилизации околотовидовой таксономии у птиц//Рус. орнитол. журн., 23 (994):1305–1330.

Налимов В.В. 1979. Вероятностная модель языка. М., 303 с.

Найссер У. 1981. Познание и реальность. М., 229 с.

Уоддингтон К.Х. 1970а. Основные биологические концепции//На пути к теоретической биологии. I. Прологомены. М.: 11–38. **Уоддингтон** К.Х. 1970б. Зависит ли эволюция от случайного поиска?//На пути к теоретической биологии. I. Прологомены. М.: 108–115.

Шишкин М.А. 1984. Фенотипические реакции и эволюционный процесс//Экология и эволюционная теория. Л.: 196–216. **Шишкин** М.А. 1986. Эпигенетическая система как объект селективного преобразования//Морфология и эволюция животных. М.: 63–74. **Шишкин** М.А. 1988а. Эволюция как эпигенетический процесс//Современная палеонтология, Т.2. М.: 142–169. **Шишкин** М.А. 1988б. Закономерности эволюции онтогенеза//Современная палеонтология, Т.2. М.: 169–209. **Шишкин** М.А. 2010. Эволюционная

теория и научное мышление//Палеонтол. журн., 2010 (6): 3–17. **Шишкин** М.А. 2012. Системная обусловленность формообразования и ее проявления в палеонтологической летописи//Палеонтол. журн., 2012 (4): 3–15.

Шмальгаузен И.И. 1940. Пути и закономерности эволюционного процесса. М., Л., 231 с. **Шмальгаузен** И.И. 1968. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М., 451 с. **Шмальгаузен** И.И. 1982. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избранные труды. М., 383 с.

Noble D. 2015. Evolution beyond neo-Darwinism: a new conceptual framework//J. Exper. Biol., 218: 7–13.

Shishkin M.A. 1992. Evolution as a maintenance of ontogenetic stability//Acta Zool. Fenn., 191: 37–42.

Waddington C.H. 1953. Genetic assimilation of on acquired characters//Evolution, 7: 118–126. **Waddington** C.H. 1957. The tragedy of the genes: a discussion of some aspects of theoretical biology. London, 262 с.

Summary

Konstantin E. Mikhailov. **Non-congruence of morphogenesis and ecogenesis in the evolution of birds and its consequences.**

Entire species ecology in birds, over the seasons of a year, is the behavioral ecology of the species communities, and quick adaptations to particular conditions of changeable environment boils down to particular changes in the complex searching behavior and, finally, to visible by an observer preferences in the selection of habitats, microhabitats, food, feeding habits etc. These changes follow from the adequate to the current situation opportunistic behavior of individuals to cultural tradition of smaller groups (social units) and finally to species-specific behavioral stereotypes of larger groups (populations). This flexible mechanism of adaptation in birds, as organisms with highly developed psychic (the stage of the “perceptive psychic” in the higher vertebrates) is well recognized through such dynamic phenomena of avian eco-geography as (1) movability of species ranges at historical scale of time, in particular, quick spreading of particular species populations and races over thousands of kilometers for several years, (2) variability of habitat preferences within species and subspecies ranges, (3) quick separation and socio-ecological divergence of small social groups in a form of synathropic eco-morphs with full or incomplete reproductive isolation (i.e. as good Mayr’s “biological species”).

Such flexible mechanism, based on both highly developed psychic and sociality, always works ahead, i.e. wins by definition the slow morphogenetic evolutionary changes. In essence, we can discuss seriously that eco-genesis of bird species, as ecogenesis of its communities, runs on the floor of social evolution, which is not congruent in speed and mechanisms of heredity with biological evolution of form *strict sensu*. The acceptance of this simple fact change seriously our understanding of the entire issue in regards of the histories of the recent bird Holocene populations and clarifies the thesis about the incompleteness of near-species taxonomy (Mikhailov, 2003).

But what then is behind actual slow changing in morphology of species, if conformity with particular habitats is achieved far more quicker and effectively

through active changing of behavior at the level of small social groups? The main “impetus” of these changes seems to be connected with the problems of inner Umwelt of organism, i.e. with disturbances in homeostatic balance, in particular in calcium and keratin metabolism. These disturbances can occur as result of threshold changes in genofond of population in geographic isolation of smaller groups. The entire issue is discussed in detail in the context of epygenetic theory of evolution grown on the bases of Waddington-Schmalhausen learning about (1) canalization of morphogenesis and (2) “genetic assimilation” into adaptive states of integrated morphogenesis under stabilizing selection.

Эволюция пуховых покровов птенцов

В.Ю. Ильяшенко

Россия, Москва, ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН

e-mail: valpero53@gmail.com

Построение филогенетических схем на основе гомологичных признаков организмов, как правило, гипотетично, поскольку для отражения реального исторического процесса необходимо использование максимально полного набора признаков, что на современном этапе развития науки проблематично. Тем не менее, поиск и учет новых признаков, важных для понимания филогенеза исследуемых групп, а также аналитический аппарат, позволяют объяснять процессы морфологических образований. Набор филогенетически важных признаков, в том числе полученных экспериментальным путем, постоянно пополняется новыми примерами, обнаруженными на разных стадиях эволюции, онтогенеза и уровнях организации животных организмов. До последнего времени полагали, что большинство кожных дериватов позвоночных животных служат показателями эволюционного процесса, с постепенным переходом от простой к более сложной форме. Последние два десятилетия отличались особой интенсивностью дискуссий по фундаментальным вопросам, касающимся методологии эволюционной биологии позвоночных животных, в т.ч. птиц, и эволюции их наружных покровов.

Классическая гипотеза предполагает происхождение пера из чешуи. Наиболее ранние из известных пероподобные образования обнаружены у *Longisquama* из позднего Триаса. Эти вертикальные выросты на спине, как у современных игуан, морфологически весьма сходны с трехлопастными опахалами на стержне (овальной формы в поперечной проекции) кожной структуры *Præornis*, обитавшей на

рубеже средней и поздней Юры. Каждая лопасть опахла этого деривата *Praeognis* представляет собой армированную поперечными тяжкими мембрану. Предполагают, что поперечное рассучивание лопастей могло привести к образованию пера (Dzik et al., 2010). Экспериментально показано, что эта модель – превращение пера в бородку (пух), не корректна (Yu et al., 2002).

Находки на северо-востоке Китая отпечатков покровов раннемеловых “оперенных динозавров” позволили развить гипотезу происхождения дериватов кожи. К ним отнесли представителей хищных динозавров (Theropoda). У одних видов отпечатки покровов имели чешуйчатый тип, у других обнаружили большое разнообразие перообразных придатков кожи, в том числе и «перьев» птичьего типа, главным образом на передних, а также и задних конечностях и на хвосте. Были найдены и удлиненные структуры, предположительно недифференцированной цилиндрической формы, названные “протоперьями”, например, как у *Sinosauropteryx*. Подавляющее большинство палеонтологов считают, что именно цилиндрические одиночные протоперья, достигающие на некоторых участках тела более 10 см длины, положили начало образованию перьевых структур – пуха, пуховых и контурных перьев. Сначала образовались одиночные цилиндрические структуры, из которых, одним путем развился стержень с бородками, сформировавший опахало «контурного пера», другим путем – агрегация из нескольких объединенных в базальной части протоперьев дало начало «пуху». Чаще полагают, что стержень пера преобразовался из одной бородки пуха и далее разветвлялся, образуя пуховое, полупуховое и контурное перья.

Предполагают, что у оперенных динозавров опахало симметричных и ассиметричных перьев лишено бородочек (= бородок 2-го порядка), снабженных крючками и лучами, т.е. формально их относили к пуховидному перу (O'Connor et al., 2012). Другие авторы отмечают наличие бородочек (Ji et al., 1998). Отмечено, что покровы терапод меняются в онтогенезе (Xiaoli et al., 2014). Детальное изучение хорошо сохранившегося *Sinosauropteryx* показало, однако, что удлиненные цилиндрические структуры могут являться не придатками кожи – протоперьями, а отслоившимися в процессе мацерации кожными коллагеновыми волокнами и гипотезу морфогенеза перообразных структур необходимо пересмотреть (Lingham-Soliar et al., 2007).

Разнообразие строения покровов демонстрируют и птицеподобные динозавры (Ornithischia). Некоторые из них обладали нитевидными структурами, сходными внешне с покровными придатками терапод.

Они представлены чешуёй с щетинковидными выростами на наружном конце тонкой пластинки с погруженным в кожу округлым проксимальным краем. От дистальной части одной пластинки может отходить несколько выростов разной длины. Обычно такая структура уплощена, но в некоторых случаях имеет кольцевидный изгиб. В этом случае щетинки собраны в венчик, придавая чешуе пуховидное строение. Развитие нескольких щетинок значительной длины из общего основания допускает возможность долговременного и непрерывного роста, что объясняют образованием нескольких ростовых зон на дистальном крае уплощённой чешуи. Важность такого эволюционного сценария подчеркивает сходство расположения ростовых зон щетинок с топологией бородок эмбрионального пуха птиц. Упрощённым типом являются монощетинковые чешуи. Последние могли стать основой для возникновения пера. Поли- и монощетинковые чешуи интерпретируют в качестве важной стадии эволюции покровов на пути преобразования чешуи птицетазовых динозавров в пух и перо птичьего типа (Савельев, Алифанов, 2014).

Есть мнение (Feduccia, 1999), что динозавры и птицы произошли от общих предков, таких как базальные архозавры, и перья птиц и динозавров – результат дальнейшей конвергентной эволюции. Scansoriopteryx – лесные архозавры из Юры с оперенными передними конечностями, обладают птичьими характеристиками и имеют базальный статус птиц, в отличие от динозавров Saurichia и Theropoda (Czerkas, Feduccia, 2014).

Щетинковая чешуя, протоперо, пух, варианты контурных и полетных перьев являются частными вариантами реализации общей эволюционной тенденции к образованию удлинённых придатков кожи, проявляемой независимо и многократно у древних ящеров с облигатно двуногим способом передвижения (Алифанов и др., 2014).

Таким образом, данные палеонтологии легли в фундамент представлений большинства современных исследователей об эволюции пера и пуха. Это находит место и в гипотезе отражения древних перообразных структур в онтогенезе современных птиц. Покровы птенцов современных видов птиц до сих пор могут демонстрировать содержание древних отрезков длительной эволюции (Lucas, Stettenheim, 1972).

Дискуссии о начальных путях эволюции, что было первым – перо или пух (бородка), продолжаются. Внутреннее строение стержня пера демонстрирует наличие в его оболочке элементов соответствующих бородкам (Lingham-Soliar et al., 2010). У Confuciusornis тело было

покрыто контурными перьями, схожими с таковыми у *Archaeopteryx* и *Enantiornithes*. Эти перья принципиально ничем не отличались от контурных перьев рецентных птиц. На туловище более ранних и нелетающих *Sinosauroptryx*, *Microaptor*, *Caudipteryx*, *Epidendrosaurus* росли волосо- или пуховидные выросты, лишенные стержня, распределенные диффузно или собранные в пучки. На передних и задних конечностях некоторых из них имелись контурные перья. Предполагают, что главной функцией удлинённой чешуи и пухообразных структур у древних ящеров являлась защита от инсоляции, а пероподобные структуры на конечностях и хвосте позволяли балансировать при беге и способствовали пассивной локомоции при планировании.

Принимая во внимание возможное полифилетическое происхождение оперенных существ, следует очевидно согласиться с тем, что одной из причин эволюционных прорывов *Ornithurae*, как и млекопитающих, стало приобретение гомойотермии, обеспеченной в т.ч. термоизоляционными качествами внешних покровов. При этом пуховидные структуры способствовали термоизоляции, а перовидные – освоению воздушного и водного пространств. Возможно, главным образом поэтому, веерохвостые предки современных птиц имели взрывообразное эволюционное продолжение, поскольку, переходя к активному полету или плаванию, основательно утеплились.

Представления об эволюционных преобразованиях дериватов на основе их морфологии во многом противоречивы, так как не подтверждены фактическими данными об изначальных и переходных формах, индукции их морфогенеза, различиях биохимического состава предполагаемых гомологических структур и т.д. Попытки системного обсуждения проблемы с сопоставлением данных морфологии, биохимии, молекулярной биологии и тканевой инженерии показывают продуктивность комплексного подхода для ее решения.

В последнее время приходят к выводу, что большинство кожных дериватов позвоночных животных не служат показателями эволюционного процесса, так как многие дериваты эволюционно не связаны, а являются аналогичными новообразованиями (на уровне класса). Разнообразные кожные дериваты являются “вариациями на общую тему”. Они произошли от сходных эпителиально-мезенхимных зачатков, однако, благодаря сдвигам в молекулярно-генетической программе развития и специфике пренатального онтогенеза, развились в различные кератиновые придатки (чешую, перо, волос), без постепенного перехода от более простой формы – чешуи, к более сложным – пуху, перу или волосу.

Кожные дериваты многочисленны и разнообразны. Их разделяют на придатки и лежащие в толще кожи железы. Фолликулы перьев залегают в дермальном слое, иногда и в подкожной клетчатке, а наружу выходят кератинизированные стержни или бородки пуха. Железы расположены в коже, но часто и они сопровождаются кожными или роговыми выростами, протоки многих из них кератинизированы. При этом фолликулы перьев – неороговевающие, способные к постоянной регенерации кератинизированных перьевых структур, в отличие от рептилий. Таким образом, условность разделения кожных дериватов – придатков и желез, очевидна. Она развита у современных млекопитающих, также произошедших от древних рептилий. Железистая природа – характерная черта кожи позвоночных, в т.ч. традиционно считающейся нежелезистой кожи рептилий и птиц. У рецентных птиц сохранились некоторые специфические железы в ротовой и носовой полостях и на копчике. Отмечены мультифункциональность кожного покрова и его железистого аппарата, различные функции которых находятся в динамическом равновесии, показывая примеры антагонизма, замещения или взаимного дополнения, а также отсутствие эволюционной преемственности желез в различных классах позвоночных животных.

Перо и чешуя образуются путем эвагинации (выпячивания) эпителия и мезенхимы под индукцией мезенхимы. Инвагинация (впячивание, проседание) происходит на более поздних этапах морфогенеза перьевого фолликула путем образования эпидермального впячивания вокруг зачатка-выроста пера (= перьевого сосочка) с формированием цилиндрического фолликула. В морфогенезе пера присутствуют такие специфические процессы, как перемещение зоны роста с апикального конца кожного выроста вниз на боковые стороны фолликула, локализация нескольких популяций стволовых клеток, разветвление опахала не путем нарастания клеток (как у рептилий), а посредством апоптоза клеток маргинальных пластин (Lucas, Stettenheim, 1972). Очины кровеносных перьев снабжены кровеносными сосудами, питающими растущее перо, нервами и мышцей, обеспечивающими пилomotorную реакцию – поднимание и опускание перьев. Эти системы отсутствуют у чешуи рептилий.

При формировании перьевого сосочка за счет верхних слоев эпидермиса образуется только лишь его роговой чехол, который сбрасывается при разворачивании пуха или опахала пера. Дорсальная и вентральная стороны пера, производимые промежуточным слоем эпидермиса цилиндрического фолликула, не гомологичны одноимен-

ным сторонам чешуи – производным верхних слоев эпидермиса, что не поддерживает гипотезу о происхождении пера из чешуи древних ящеров (Чернова, 2008).

В эволюции позвоночных животных разнообразные кожные дериваты возникли как экто-мезодермальные новообразования на узловых этапах филогенеза. Они формировались в разных классах независимо, параллельно или конвергентно в связи с особенностями межтканевого взаимодействия, изменений характера обмена веществ и молекулярно-генетической регуляции морфогенеза для обеспечения внутреннего гомеостаза. Диверсификация структур в рамках одного морфотипа шла не путем их эволюции от простейшей до более сложной формы или наоборот, а благодаря возникновению новых генераций экто-мезодермальных структур, разделенных гетерохрониями и регулируемых изменениями градиентов молекулярных сигнальных путей под воздействием факторов окружающей среды. Дериваты как тканевые структуры являются гомологичными образованиями, но как органы они не связаны эволюционной преемственностью и не переходили один в другой. Поэтому считают не продуктивным искать пути преобразования одних структур в другие, представляя различные эволюционные схемы таких переходов. Все они являются новообразованиями. Независимое происхождение придатков может объяснить отсутствие четких переходных форм между ними (Чернова, 2009).

Палеонтологические данные свидетельствуют, что темпы эволюции крайне неравномерны. Крупные преобразования, связанные с повышением уровня организации, происходят по геологическим меркам очень быстро, после чего наступает период стабильности и очень медленных изменений. Крупные преобразования не могут идти путем мелких изменений, поскольку промежуточные формы будут функционально неработоспособными, в лучшем случае – бесполезными, значит, не могут подвергаться естественному отбору. Даже с позиций математического анализа случайное появление сочетания генов, имеющее приспособительное значение – маловероятно. Дело в том, что речь идет о накоплениях мелких изменений, а даже относительно небольшие признаки контролируются достаточно большим количеством генов.

Дискуссии о механизмах, которые лежат в основе эволюционных изменений, особенно крупных изменений, макроэволюции, претерпели революционные изменения после того, как с середины 1990-х гг. накопились открытия в области генетики онтогенеза и появилось но-

вое направление – эволюционная биология развития, по-английски *evolutional and developmental biology (evo-devo)*.

Началась эра геномики. Было открыто, что функционирование сети взаимодействующих генов в развивающемся зародыше представляет собой сложную систему, организованную по иерархическому принципу, т.е. есть гены «главные» и гены, которые им подчиняются. К главным относятся сегрегационные гены – обеспечивают разделение тела на части, гомеозисные гены – отвечают за качественную специфику частей тела, «гены–господа» – запускающие формирование органов. К подчиненным генам относят «гены–рабы» – регуляторные гены более низких уровней, которые осуществляют строительство органов под управлением «генов-господ». Каждый из главных генов запускает каскад работы других генов. Образована сложная генетическая регуляторная сеть, или геномная регуляторная сеть взаимодействующих генов, где «гены-господа» исполняют роль инструментов, выполняющих в онтогенезе задачу формирования органов. Эти гены оказались очень консервативными и очень похожими не только у многих животных, но и у животных и растений, и даже у простейших. Путем экспериментальных процедур пересаживают такие гены из одного организма в другой, и он нормально работает. Запускаются каскады регуляторной сети, и идет нормальный эмбриогенез совершенно другого организма, непохожего на тот организм, из которого он был взят. Таким образом, имеются генные инструменты, причем достаточно универсальные.

Выделены мономорфный и полиморфный части генома. Мономорфная часть определяет стабильные видовые признаки и в т.ч. спектр внутривидовой изменчивости, т.е., при изменении мономорфных частей генома, появлении нового вида, меняются все внутривидовые признаки, а не наоборот. В полиморфной части генома изменчивость гораздо реже, а мутации бывают и летальными. Крупные мутации часто связаны с механизмами, где главную роль играют мобильные генетические элементы, которые захватывают большие блоки. Крупные мутации, вызываемые этими мобильными элементами, носят мгновенный упорядоченный характер и, что особенно важно, они – массовые.

Таким образом, *evo-devo* предполагает и обосновывает отказ от постепенных макроэволюционных процессов. Макроэволюция не только может двигаться скачками, но она способна происходить только так, поскольку это связано с закономерностями устройства генома: значительные изменения возникают только при мутациях генов-

господ и они возникают сразу, а не постепенно. Массовые мутации возникают при сильных изменениях во внешней среде (то, что называют стрессом) и затрагивают большую часть особей. Гены это только набор инструментов, встроенных в сеть взаимодействий запускаемых организмом под воздействием окружающей среды. Это направление называют *есо-ево-дево*. Естественный отбор это не активная сила, которая в результате накопления мелких изменений приводит к крупным формообразованиям, а выступает в качестве фильтра, который выбирает из уже возникающих в результате мутаций крупные изменения; т.е. естественный отбор не главный и не единственный формообразующий фактор, а именно фильтр. *Evo-devo*, в отличие от дарвинизма, подчеркивает активную роль в крупных преобразованиях самого организма.

В начале в регуляторных сетях, в результате мутаций главных генов, возникают крупные изменения, которые определяют первичные признаки типа. Это «сердцевинная» часть регуляторных сетей генома. Животные, которые возникают таким путем, относительно простые. После этого начинаются последующие изменения. «Сердцевина» обрастает новыми изменениями, и возникают продвинутые представители классов, отрядов и так далее. В этом процессе появляются и вторичные упрощения. После того, как возникли типы, классы, отряды и т.д., эволюция может идти только на уровне видообразования за счет мелких мутаций регуляторных генов более низких статусов. Такой подход объясняет феномен «кембрийского взрыва», в котором возникла большая часть таксонов высокого ранга, также возникновение новых органов, в том числе пуха, пера и волоса, не путем медленных преобразований имеющихся дериватов или желез, а скачкообразно.

Предложенная А.Н. Северцовым (1949) модель основных путей эволюции больше соответствует представлениям *evo-devo*, чем дарвинизму. Сначала скачкообразно возникают признаки, формирующие принципиально новый путь развития на уровне ароморфоза, затем идет диверсификация новых таксономических форм по принципу идиоадаптаций.

Признаки современных птиц у их предков возникли очень быстро. Согласно *evo-devo* немногочисленные главные гены, кодирующие сигнальные белки, регулируют данные процессы. Эти гены не уникальны. Они многофункциональны и свойственны большинству животных. Специфичными являются геномные регуляторные сети, в которые они входят. Взаимодействия в этих сетях определяют время и место экспрессии таких генов в ходе онтогенеза. Одна или несколько

мутаций в этой сети могут резко изменить один или несколько органов или даже весь организм.

Гены *Shh* и *Vmp2* управляющие формированием чешуй рептилий, в ходе эволюции встроились в новую геномную регуляторную сеть, которая изменила временной и пространственный характер их экспрессии. Ген *Shh* играет ключевую роль в организации дермальных клеток в дермальные сосочки, входящие в перьевой фолликул. Именно от дермального сосочка поступает сигнал, определяя вращение, ведущее к формированию перьевого фолликула, который далее «созревает» под воздействием ряда экто-мезодермальных взаимодействий, благодаря чему стали формироваться перья (Чернова, 2009).

Щитки у современных птиц расположены только на ногах. Однако являются ли они гомологичными чешуям рептилий или это вторичные дериваты – остается дискуссионным вопросом (Sawyer, Knapp, 2003). У белых и тундряных куропаток, каменного глухаря, шелковых домашних кур они замещены перьями. У «лохманных» пород домашних голубей перья растут между щитками. Молекулярно-генетические эксперименты с эмбрионами домашних кур показали, что перья вырастают между щитками, или бородачки развиваются из эпидермиса зоны щитка, образуя регенерирующий фолликул. Отмечено, что в последнем случае часть щитка конвертируется в перьевой фолликул, а не трансформируется в него полностью (Widelitz et al., 2000).

Проблема возникновения и диверсификации кожных дериватов позвоночных животных остается интригующей и малоизученной областью зоологии. Основная трудность ее решения заключается в том, что эволюционные связи дериватов, характерных для представителей разных классов, не определяются. Кроме того, многочисленные примеры параллелизма и конвергенции еще более затрудняют выделение генеральной линии их эволюции. Обсуждение проблемы сопровождается множеством гипотез, предлагающих эволюционные сценарии возникновения, морфогенеза, диверсификации, гомологичности или исторической разобщенности этих структур. Это объясняется скудностью палеонтологических, эмбриологических, сравнительных морфологических и экспериментальных данных.

Современные новеллы о конвергентной эволюции оперенных динозавров и птиц и независимом происхождении их перьевых покровов, к тому же, на разной основе, получают в последнее время все большее развитие. Сходство при конвергенции, в отличие от параллелизмов, всегда поверхностно и затрагивает лишь немногие черты организации групп, развивавшихся в филогенезе по конвергентному

пути (Шмальгаузен, 1969). Проводимая аналогия кожных дериватов древних рептилий с птицами относится к гомотипии - конструкционному подобию сравниваемых структур без генетической преемственности таксонов (Беклемишев, 1964).

Закончив краткий обзор гипотез происхождения перьевых структур, перейдем к рассмотрению их вариантов у птенцов рецентных птиц. Особенности внешней морфологии птенцов и их адаптивное значение остаются малоизученной областью орнитологии. До настоящего времени, даже в обобщающих монографиях и фундаментальных сводках, терминологически четко не дифференцированы пух и перо птенцов, генерации пуха и перьев, пуховые наряды, содержатся неверные толкования структуры и последовательности смены нарядов в онтогенезе, продолжают дискуссии об их значении в экологических адаптациях, а также возможности использования в филогенетических построениях. Уместно напомнить, что некоторые дериваты кожи сохраняются на теле птенцов лишь несколько дней и получить такой материал достаточно трудно из-за скрытного образа жизни большинства видов птиц в короткий гнездовой период. Они могут отличаться простотой строения (примитивностью), либо сложной архитектурикой, и не встречаться у взрослых особей.

Эволюция нарядов и составляющих их структур шла во многом независимо от нарядов взрослых птиц в результате действия разнообразных факторов – ограниченность жизненного пространства, темпы становления терморегуляции и роста и развития тела, адаптация к субстрату, защита от хищников и т.д. Этот процесс и его результаты во многом сходны, к примеру, с эволюцией окраски и наружных дериватов у гусениц и бабочек.

Сведения о структуре оперения, рисунке нарядов, генерациях и строении перьевых покровов птенцов остаются малоизвестными, а некоторые элементы еще не описаны. К настоящему времени перьевые покровы птенцов изучены у представителей менее одной трети видов мировой фауны и далеко не во всех возрастных нарядах, а часто – и по плохо сохранившимся в коллекциях экземплярам.

Наружные покровы птенцов составляют различные модификации пуха и пера, общая архитектурика которых достаточно детально описана. Малоизученным остается разнообразие строения этих и других кожных дериватов у разных групп птиц. Выделяют четыре последовательные возрастные генерации пуха – эмбриональную, мезоптильную, ювенильную и дефинитивную. У ряда таксонов эмбриональная и мезоптильная генерации представлены пером, т.е. в структуре при-

существует стержень пера. В ювенильной и дефинитивной генерациях существует, как правило, полный переход между пухом и пером. Иногда в структурах всех генераций присутствует и дополнительный (побочный) стержень. Тем не менее, птенцов с пуховидными перьями, также как и вылупляющихся голыми, принято называть пуховичками, а наряды – пуховыми.

Первый пуховой наряд у одних таксономических групп представлен эмбриональной генерацией, у других, вылупляющихся голыми, – ювенильной. У ряда птиц второй пуховой наряд может составлять мезоптильная генерация, у других – ювенильная. То есть с формальной точки зрения ювенильная генерация пуха (пуховидного пера), может образовывать как первый, так и второй, и третий пуховые наряды. Таким образом, указание на порядковый номер наряда без ссылок на образующие его генерации пуха (пуховидного пера), создаёт существенную путаницу.

Эмбриональный пух (пуховидное перо) практически полностью формируется во время пребывания зародыша в яйце. В постэмбриогенезе он выталкивается либо мезоптильным пухом (пуховидным пером), либо ювенильным пуховидным или контурным перьями. Мезоптильный пух (пуховидное перо) и ювенильный пух (перо) могут вырастать и между предшествующими структурами из не функционировавших до этого сосочков.

Морфологическое разнообразие и особенности развития перьевых структур в онтогенезе рецентных птиц могут иллюстрировать гомотипию кожных дериватов древних ящеров и птенцов, а также птиц и млекопитающих, птиц и насекомых и даже растений.

Бородки первого порядка опахала дефинитивных контурных перьев, как и у волос млекопитающих, состоят из трех слоев: кутикулы (cuticula), коры (cortex) и сердцевины (medulla). Кутикула контурного пера и пуха обычно также образована тремя слоями плоских ороговевших клеток – эпи-, экзо- и эндокутикула. У эмбрионального, мезоптильного, ювенильного пуха, дополнительного пера и пуховой части опахала контурного дефинитивного пера эндокутикула может быть не выражена, а сердцевина отсутствует. Такая микроструктура сходна с эмбриональными и пуховыми волосами млекопитающих. Конвергентное сходство строения перьевого покрова птиц и волосяного покрова млекопитающих выражается в сходстве тонкого строения пуха и пуховых волос, бородок первого порядка контурной части опахала пера и остевых волос. Это свидетельствует о конвергентной эволюции покровов, обеспечивающих эктодермическую термоизоляцию двух

классов животных. Строение элементов покровов на ранних стадиях постнатального онтогенеза современных птиц, в сравнении с волосом млекопитающих, может служить основой для реконструкции возможных путей формирования и морфологического разнообразия покровов у теплокровных животных (Чернова и др., 2006).

Более того, строение бородок второго порядка – членистое, с ребристой наружной поверхностью, и, как отмечено выше, полое внутри. Ребра образованы не только кутикулой, но и заходящим в них корковым слоем, что в отсутствие сердцевины, безусловно, улучшают механические качества. Бородка второго порядка пуховой части опахала контурных перьев представляет собой сегментированный вытянутый цилиндр. Каждый последующий сегмент (по направлению к дистальной части бородки) вставлен в расширение (узел) предыдущего сегмента. На “узлах” имеются крупные выросты. Конфигурация “узла”, как и форма бородки, служит диагностическим признаком в систематике птиц (Чернова и др., 2005, 2006). У эмбрионального и мезоптильного пуха такие выросты отсутствуют, а бородка снабжена лишь внутренними перегородками и не имеет четко выраженных “узлов”. Такой же принцип структуры имеют, к примеру, усы дневных бабочек, жуков-усачей, а также хвощи и бамбук. Очевидно, что природа, соблюдая законы физики и механики, обеспечила одинаковые принципы строения тонких удлинённых конструкций для придания им упругости и эластичности. Это яркие примеры конвергентной эволюции частей организма.

Использование электронной микроскопии и грибковой биодegradации показало, что и кора стержня пера не мономорфно-губчатая, а состоит из тонких коллагеновых волокон представляющих собой точные морфологические копии бородок со всеми их атрибутами – сегментарным (состоящим из отдельных члеников) строением, ребристой поверхностью и выростами (Lingham-Soliar et al., 2010), т.е. бородки исполняют роль арматуры в стержне пера.

Птенцы многих видов вылупляются голыми. Лишь на вершинах перьевых папилл рулевых, маховых, а иногда и больших верхних кроющих маховых перьев у них имеются чехлики. Часто на вершинах этих чехликов имеются и щетинки, представленные одним-тремя выростами. Они очень короткие, жесткие. Функция этих чехликов и щетинок заключается в физической защите вершин растущих полетных перьев.

Сформировавшиеся на последних стадиях эмбриогенеза перьевые структуры опушенных птенцов заключены в тонкую мембрану.

У вылупившегося птенца она быстро разрушается после обсыхания остатков яичного белка. До разрушения именно эта мембрана создает внешнее впечатление шерстистого или волосовидного облика покровов птенцов большинства видов. Гомологичная, но более толстая мембрана покрывает растущие контурные маховые и рулевые перья, а, например, у ракшеобразных – перья на всех птерилиях. Чехлики, щетинки и оболочки образованы эпидермисом. Пожалуй, только в этом и прослеживается гомология этих дериватов с морфологией трубчатых и плоских моно- и полищетиноквой чешуей рептилий и их происхождением от наружных слоев кожи.

Птенцы подавляющего большинства современных птиц вылупляются в эмбриональном наряде «опушенными». Описывая эмбриональную генерацию, многие авторы терминологически не разделяют пухо-, перообразные и иные структуры, обобщенно называя их – *protopile* (Ruscraft, 1907 и др.), подчеркивая, что они могут быть предшественниками, последующих возрастных генераций пуха и пера. Применение этого термина в описании онтогенеза птенцов неудачно, так как он используется в эволюции кожных дериватов древних ящеров.

Обнаружено, что максимальное число пуховых нарядов птиц может достигать трех – эмбриональный (*neoptiles* = *neossopiles*), мезопильный (*mesoptiles*) и ювенильный пуховой (*plumulae juveniles*). У представителей некоторых родов пастушковых, кукушкообразных и лысухи обнаружены волосовидные образования – трихопиль (*trichoptile*). Это замкнутые с концов, полые внутри, либо заполненные ссохшимися стенками клеток, веретенообразные структуры. Они в принципе соответствуют внешней морфологии протопера и можно спекулировать на морфологической аналогии с древними рептилиями.

У кукушек трихопиль выталкивается ювенильным пером. У других групп в промежутках между трихопилем, из не функционировавших до этого фолликулярных перьевых сумок, а также на некоторых участках головы и других участках тела, ювенильный пух в оболочках вырастает без трихопиля. Наружная часть красных булавовидных образований трихопиля на голове обыкновенной лысухи (у гигантской лысухи трихопиль схож с пастушковыми – без булавовидного окончания) состоит из многослойной эпидермальной оболочки, а внутренняя заполнена высохшими клетками дермы.

Основание оболочки трихопиля лысухи покрывает вершину растущего пера (Steinbacher, 1930). Так же крепятся чехлики и щетинки. У представителей кукушкообразных основание веретенообразного трихопиля переходит в воротничок, который крепится на бороздках

ювенильного пера (Ильяшенко, 2006а). Такое соединение трихоптиля, а также чехликов и щетинок, с последующими перьевыми генерациями принципиально отличается от крепления эмбрионального пуха и пера. Трихопиль – уникальное образование и присутствует у не самых древних по происхождению и далеко не родственных групп современных птиц. Красные булавовидные окончания трихоптиля лысухи могут иметь сигнальное значение, а веретенообразный трихопиль некоторых опушенных видов кукушек – новообразование, очевидно, нефункциональное. Внешне веретенообразный трихопиль похож на кожные дериваты птенцов опушенных голубеобразных. Однако, при механическом повреждении наружной мембраны такого деривата, внутри обнаруживаются плотно сцепленные бородки первого порядка. Такая структура отсутствует у многих родов голубеобразных, а также утрачена у красных пород домашних голубей. Фактически она представляет собой заключенный в мембрану эмбриональный пух и сохраняется в таком виде на теле птенца, а затем – и на концах ювенильных перьев, в течение всего постнатального онтогенеза. Очевидно, и эта эмбриональная структура не несет функциональные нагрузки.

Эмбриональное перо (*neoptile pennaе*) имеет хорошо развитый стержень и очин, который выталкивает стержень следующей возрастной генерации или он является его продолжением. Бородки второго порядка, в отличие от контурных дефинитивных перьев, лишены крючочков. Хорошо развитое эмбриональное перо обнаружено только у птенцов наиболее древних из современных птиц: древненёбных – страусообразных (*Struthioniformes*), в т.ч. киви, и тинамуобразных (*Tinamiformes*), а также близких к ним курообразных (*Galliformes*) и гусеобразных (*Anseriformes*). Морфологически они соответствуют одному из вариантов пера динозавров. Шауб (Schaub, 1912), впервые описавший такую структуру у кряквы и употребивший этот термин, считал, что эмбриональное перо современных птиц «представляет раннюю стадию в филогении перьев». Отмечу, что у африканского страуса эмбриональный наряд представлен не пером, а высокоразвитым эмбриональным пухом с разными по форме и внутреннему строению бородками.

Сорные куры вылупляются сразу в мезопильном пере – проявление гетерохронии, одновременности прохождения основных стадий онтогенетического развития, в данном случае – выпадение одного или двух последовательных нарядов. Связано это с длительным эмбриональным развитием. Птенцы киви утратили и эмбриональный и мезопильный наряды и сразу вылупляются в ювенильном пере – уни-

кальное явление у современных птиц. К тому же они, как и взрослые особи, наносят на перья гроздевидные секреты копчиковой железы со стойким запахом. По-видимому, основное их назначение не столько в косметическом уходе за оперением, а, главным образом, в увеличении площади источника специфического запаха, предположительно используемого этими птицами в качестве средства химической коммуникации (Ильяшенко 2006а).

Птенцы тинаму и курообразных быстро меняют эмбриональное пуховидное перо на мезоптильное, особенно быстро – на маховых птерилиях, и начинают порхать уже с недельного возраста. У гусеобразных крупные рулевые эмбриональные перья. На рулевых впоследствии развивается жесткий сегмент мезоптиля, иногда состоящий только из стержня и слабо дифференцированных от него боронок, иногда такая структура аналогична по строению трихоптилю. При этом у крохалей и ручьевых уток эта мезоптильная генерация пера достигает 6–8 см длины, жесткая структура которых обеспечивает лавирование в стремительных потоках воды. Все остальное тело покрыто пуховидными перьями (Ильяшенко, 2004а).

У птенцов большинства отрядов птиц эмбриональная генерация покровов представлена эмбриональным пухом – «neoptile plumulae», состоящим из боронок первого порядка, сращенных в основании. Они отходят от короткого очина, либо являются непосредственным продолжением боронок следующей генерации пера или пуха. Архитектоника эмбрионального пуха весьма разнообразна. Обычно она представлена радиально расположенными бороночками простой структуры радиально отходящими от основания в виде венчика. У многих видов вершины в виде остей, так как лишена бороночек. У многих куликов вершины снабжены развитыми бороночками, которые объединяют бороночки, создавая шарообразные конфигурации. У типичных пустынно-степных групп – дрофиные, рябковые, бегунки, бороночки расходятся веерообразно от основания, создавая аналог опахала пера (Ильяшенко, 2006). Структуры, соответствующие протоперу древних ящеров, – одиночные цилиндрические или щетинки плоской чешуи – у птенцов современных птиц не обнаружены.

В подавляющем большинстве литературных источников при упоминании «второго» пухового наряда птенцов, в т.ч. птенцов сов и дневных хищных птиц, употребляют термин «мезоптиль», не указывая генезис составляющих его компонентов. Разные генерации пуха птенцов этих птиц хорошо отличаются по структуре, а иногда и по окраске, и позволяют достаточно легко разобраться в процессе смены

пуховых нарядов. Однако напомним, что «второй» по счету пуховой наряд может быть мезоптильным, а в случае отсутствия мезоптильного сегмента, второй наряд является ювенильным пуховым. У одних таксонов птиц этот сегмент может быть неразвитым и располагаться лишь на незначительном числе птерилий, у других он достигает больших размеров, распространен по всему телу и образует самостоятельный наряд, как, например, у пингвинов и трубконосых.

У мелких сов с коротким постнатальным онтогенезом эмбриональный пух очень редкий и короткий. Ювенильные пуховые перья отсутствуют, соответственно отсутствует и второй пуховой наряд. У представителей крупных видов на месте рулевых, первостепенных и второстепенных маховых перьев и их верхних больших кроющих, а также перьев бедренных и плечевых птерилий, между эмбриональным пухом и ювенильными контурными перьями, имеются короткие сегменты мезоптиля, т.е. второй пуховой наряд этих сов – ювенильный пуховой. Только у сипух на всех птерилиях имеется развитый мезоптильный пух, образующий самостоятельный мезоптильный пуховой наряд. Ювенильный пуховой наряд выражен не отчетливо, так как вслед за мезоптилем отрастают преимущественно ювенильные контурные перья (Ильяшенко, 2009). У дневных хищных птиц второй пуховой наряд представлен только ювенильным пухом (Ильяшенко, 1990), а у грифов Нового Света имеется три пуховых наряда – эмбриональный, мезоптильный и ювенильный пуховой, как у аистов, журавлей и некоторых других групп (Ильяшенко, 2006б).

Гуахаро, которого считают промежуточной формой между совами и козодоями, имеет два наряда – редуцированный эмбриональный и развитый ювенильный пуховой. У совиных козодоев короткий эмбриональный пух сменяет развитый ювенильный. Представители семейства козодоевых имеют короткий эмбриональный пух на верхней стороне, более длинный на нижней стороне тела. Ювенильные пуховые перья хорошо развиты только в нижней части спины, в районе крестца, и не образуют самостоятельного пухового наряда. Однако, как и у некоторых других отрядов птиц, у козодоевых имеется мезоптильный перьевой наряд. Строение мезоптильных перьев занимает промежуточное положение между пуховым и контурным перьями. У него отсутствуют крючочки, в результате чего опахало рассучено, однако стержень – главный атрибут пера, хорошо развит. Таким образом, представители семейства козодоевых имеют эмбриональный пуховой, мезоптильный перьевой и ювенильный перьевой наряды (Ильяшенко, 2009).

Ювенильные пуховые перья образуют второй пуховой наряд у ряда представителей некоторых родов стрижей, колибри, а также у воронков и папагонской ласточки. Тонкие стержень и бородачки обеспечивают физическую терморегуляцию птенцов, которые в отсутствие родителей способны впасть в длительную обратимую гипотермию (Ильяшенко, 2004б). Второй пуховой наряд из ювенильных пуховых перьев имеют и некоторые представители тиранновых, муравьеловковых, скворцовых и крупных врановых. Он развивается по границам аптерий и птерилий. Отмечаемый некоторыми исследователями «своеобразный» второй пуховой наряд у оляпок представлен не отдельной структурой, а длинными рассученными бородачками растущих ювенильных контурных перьев, т.е. второй пуховой наряд этих групп современных птиц представлен разными структурами, и генезис их отличается.

Перьевые покровы птенцов современных видов как результат длительной эволюции отражают отрезки филогенеза, на каждом из которых они были адаптированы к конкретным условиям среды, к определенному характеру взаимодействия с внешними объектами. У рецентных форм различия в образе жизни, условиях и характере гнездования наложили глубокий отпечаток на структуру, формирование и функции наружных покровов птенцов.

Обычно у птенцов выводковых птиц аптерии слабо развиты, а у некоторых таксономических групп они покрыты эмбриональным пухом или эмбриональным пером. Это обстоятельство, в том числе, дало основание многим исследователям предполагать, что нелетающие птицы – страусы и пингвины, отделились от общего ствола пернатых ещё до обретения ими полёта. В настоящее время редукцию аптерий считают вторичным признаком. Они обнаружены у однодневных птенцов и пингвинов, и страусов (Ильяшенко, 2010а).

Не вызывает сомнений, что выводковый тип развития первичен в истории птиц. К моменту вылупления такие птенцы приобретают гомойотермию, перьевые покровы, слух у них развит, глаза открыты, покидают гнездо в короткое время. Птенцы большинства видов птиц с выводковым типом постнатального развития способны самостоятельно питаться, а некоторые и вовсе обходятся без родителей и ведут самостоятельный образ жизни. Рисунок птенцовых нарядов выводковых птиц разных таксономических групп, в отличие от взрослых нарядов, особенно самцов, бывает весьма схожим и иногда демонстрирует филогенетические взаимоотношения. Однако необходимо иметь в виду, что эволюция нарядов птенцов имеет собственную морфоло-

гическую направленность, обусловленную в первую очередь спецификой адаптаций к окружающей среде в критический период первых дней и недель жизни. Внешнее сходство птенцов неродственных таксонов показывает лишь использование ими аналогичных решений проблемы обеспечения защитных качеств внешних покровов, позволяющих сливаться с фоном и рельефом субстрата. В одних случаях, существует большая неоднородность рисунка нарядов у близкородственных таксонов, в других, – наряды птенцов демонстрируют морфологические конвергентность и параллелизм эволюции таксонов, связанных весьма дальним родством или вообще неродственных.

Неспециализированный куриный «архетип» вполне вероятен как базовый этап эволюции веерохвостых птиц. Гнездование птиц с выводковым типом развития обычно сопряжено с открытыми местообитаниями. Одна из распространенных версий – что наиболее архаичен и примитивен полосатый рисунок. Отметим удивительное сходство полосатого рисунка наряда казуара и эму, имеющих лесное происхождение, курообразных, живущие в лесах и кустарниках, а также трехперсток и облигатных обитателей лесов вальдшнепов, с представителями узкоспециализированного отряда поганкообразных. Расположение темных и светлых полос на спине у птенцов поганок, обусловлено необходимостью маскировки среди длинных стеблей и листьев надводной растительности. Рисунок наряда нанду схож с журавлями, а африканского страуса, и степных тинаму, в принципе соответствует схеме рисунка эмбрионального наряда курообразных открытых пространств – например, уларов и пустынных куропаток. Яркий контрастный рисунок наряда лесных тинаму не имеет аналогов. Таким образом, эти примеры прекрасно иллюстрируют морфологическую конвергенцию в нарядах птенцов филогенетически далеко неродственных групп птиц.

Гусеобразные, относительно близкие, как и курообразные, родственники древнебных птиц, в связи со специфическим образом жизни имеют оригинальный рисунок эмбрионального наряда – темный верх тела с четырьмя симметричными светлыми пятнами по бокам спины. Лишь виды, ведущие преимущественно сухопутный образ жизни, или гнездящиеся далеко от водоемов в разреженном растительном покрове, имеют сложный контрастный рисунок эмбрионального наряда, например, куриные гуси и земляные утки. С другой стороны, птенцы лебедей, которых активно защищают родители, практически утратили контрастный рисунок эмбрионального наряда.

Среди страусоподобных птиц наиболее сложный, адаптированный к субстрату, рисунок эмбрионального наряда у африканского страуса. По-видимому, это связано с необходимостью иметь дополнительную самозащиту молодых птенцов от многочисленных, в т.ч. стайных, хищников в саваннах. Взрослые птицы не могут в полной мере отразить атаку таких хищников от «детского сада».

Эволюция птенцовых нарядов киви весьма примечательна. Очевидно, наземный ночной образ жизни в лесах, отсутствие хищников и особенности онтогенеза привели к практически полной утрате возрастных различий рисунков нарядов. Рисунок эмбрионального наряда птенцов обширного семейства тинаму, в целом подтверждают деление его на две группы – подсемейство лесных и степных тинаму. Особенности нарядов обеспечивают скрытность на субстрате лесных и открытых местообитаний, что отражает и названия подсемейств. В отличие от других древненёбных птиц тинаму имеют выделяющийся «зашеек», также хорошо развитый, у птенцов курообразных и многих представителей ржанкообразных. Эта особенность придает птенцам расчлененную комковатую форму. Необходимо еще раз подчеркнуть, что использование птенцовых признаков далеко не всегда приводит к выявлению результатов истинных исторических процессов.

Подавляющее большинство современных видов птиц с птенцовым типом развития обитает в лесах, кустарниках и иной высокорослой растительности, обеспечивающей защиту птенцов, до того, как они покинут гнездо и приобретут способность к полету.

Дискуссия о причинах отличий в окраске, степени опушенности и функциональном значении эмбрионального наряда воробьинообразных птиц имеет длительную историю, и продолжается до сих пор. Распространены суждения, которые предполагают, что пуховой покров воробьинообразных имеет серьезное значение в терморегуляции и защите от хищников и кровососущих насекомых, наличие пуха возле слухового отверстия – в увеличении остроты слуха и защиты от эктопаразитов, белый цвет пуха на брюшной стороне туловища – в дополнительной помощи родителям в поиске клоаки, для захвата и выноса из гнезда фекальной капсулы, а отсутствие пуха на голове считают вторичным признаком колониальности вида. Густое опушение птенцов у видов, гнездящихся в дуплах или норах, объясняют унаследованным от открыто гнездящихся предков и т.д.

И.А. Шилов (1968) продемонстрировал, что эмбриональное опушение у птиц с пойкилотермным типом развития, не может иметь какого-либо значения. У птенцов воробьинообразных среднего раз-

мера химическая терморегуляция начинает проявляться обычно с недельного возраста. До этого весь период эмбрионального и ранний этап постнатального развития обеспечивается за счет эктотермического регулирования теплообмена родителями и термоизоляционными качествами гнезда. Только что вылупившиеся птенцы обычно лежат в гнезде в изогнутой «эмбриональной» позе. С 2-3-дневного возраста они располагаются грудью к центру гнезда, при этом голова одного лежит на шее или спине другого. Такая поза является средством группового эктотермического регулирования теплообмена, который реально может поддерживать только совокупная масса птенцов, сохраняя полученное от родителей тепло. Редкое расположение пушинок, наличие обширных участков кожи, лишенных и этого пуха, в том числе на верхней стороне туловища, где эти участки не прикрыты соседними птенцами, убеждают, что опущение воробьинообразных скорее рудиментарное образование, чем структура, сохраняющая свое экологическое значение.

И.А. Нейфельдт (1970) подчеркивает, что «здесь следует соблюдать особую осторожность, ибо поспешность в выводах, базирующихся к тому же на весьма ограниченных и в большинстве своем случайных фактах, уже успела сыграть, именно в этой области, свою немалую отрицательную роль». Опущение птенцов воробьинообразных унаследовано от предковых форм с полувыводковым типом развития, имевших густой пуховой покров, который утратил ныне свой первоначальный адаптивный смысл. Сокращение времени онтогенеза и постоянное обеспечение родителями терморегуляции птенцов на ранних стадиях постнатального периода обусловили редукцию эмбрионального опущения. Степень редукции указывает, по-видимому, не на относительную древность происхождения таксонов, а на стабильность присутствия или прогресс утраты этого агавистического покрова у разных рецентных таксономических групп.

Таким образом, эмбриональный пух рецентных воробьинообразных птиц является агавистическим, рудиментарным и абортивным образованием. В качестве дополнительных аргументов необходимо отметить, что у многих видов, распространенных преимущественно в тропиках, где амплитуда суточной и сезонной температуры воздуха относительно небольшая, в противоположность ожиданиям, птенцы значительно более опущены, чем у видов, гнездящихся в высоких широтах.

Тем не менее, яркие примеры адаптации эмбрионального пухового наряда обнаружены у бронзовых кукушек. Птенцы некоторых их

видов опушены в точном соответствии с птенцами видов-хозяев. Похож даже цвет кожи. Удивительный пример коэволюции конвергентных органов (Langmore et al., 2011).

Таким образом, число генераций перьевых покровов, а также строение слагающих их структур в онтогенезе и рисунок нарядов у птенцов филогенетически близких таксонов могут демонстрировать параллельное постепенное развитие и отличаться мелкими различиями, хотя и теряют ряд признаков в процессе гетерохронии, но могут иметь и конвергентное сходство с неродственными таксонами, и даже с другими классами животных. Последнее обстоятельство согласуется с гипотезой эволюционной биологии развития – evo-devo, независимым скачкообразным формообразованием.

Эволюция пуховых покровов птенцов имеет собственную морфологическую направленность, обусловленную, прежде всего, решением проблемы обеспечения терморегуляции, адаптациями к условиям обитания, сроками и темпами постэмбрионального развития, размерами тела, скоростью становления активной локомоции, защитой от хищников, поведением родителей и самих птенцов. Внешнее сходство ранжированных по возрасту птенцов разных таксонов демонстрирует лишь использование ими аналогичных приемов. Как справедливо отмечает Б.С. Матвеев (1932), в этих случаях анализируют признаки не прямых потомков, а сформировавшиеся конечные формы боковых ветвей родословного древа.

Литература

Алифанов В.Р., Савельев С. В., Терешенко Е.Ю., Артемов В.В., Серегин А.Ю. 2014. Строение кожных покровов у птицеподобных динозавров (Hypsilophodontia, Ornithomimidae) из поздней Юры Забайкалья// Палеонтологический журнал, 5: 72–80.

Беклемишев В.Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т.1: Проморфология М.: Наука, 432 с.

Ильяшенко В.Ю. 1990. Методика описания перьевого покрова дневных хищных птиц//Методы изучения и охраны хищных птиц (Методические рекомендации). М.: 118-125. **Ильяшенко В.Ю.** 2004а. Пуховые наряды птенцов гусеобразных птиц//Бюлл. Рабочей группы по гусеобразным Северной Евразии, Казарка, вып. 10, М.:66-80. **Ильяшенко В.Ю.** 2004б. Сравнительный анализ внешней морфологии птенцов некоторых стрижеобразных// Орнитология, 31:183-186. **Ильяшенко В.Ю.** 2006а. Независимое происхождение трихоптиля и неоптиля в оперении птиц//Докл. Академии Наук, Общая биология, 411 (4). М., «Наука»:498-500. **Ильяшенко В.Ю.** 2006б. Пуховые наряды птенцов//Развитие орнитологии в Северной Евразии. Тр. XII Межд. орнит. конф. Северной Евразии, Ставрополь: Изд-во СГУ:709-

722. **Ильяшенко В.Ю.** 2009. Наряды и генерации пуха птенцов совообразных и козодоеобразных//Совы Северной Евразии: экология, пространственное и биотопическое распределение. М.:266- 272. **Ильяшенко В.Ю.** 2010а. Наряды и структура оперения древненёбных птиц//Древненёбные птицы (очерки филогении, систематики, биологии, морфологии и хоз. использ.). М.:65- 77. **Ильяшенко В.Ю.** 2010б. Значение структуры пуховых покровов в экологических адаптациях птенцов//Орнитология в Северной Евразии. Мат-лы XIII Межд. орнит. конф. Сев. Евразии. Оренбург: 142-143.

Матвеев Б.С. 1932. Об эволюции кожных покровов позвоночных путем эмбриональных изменений//Зоол. журн. 11 (2):39-54.

Нейфельдт И.А. 1972. Ювенильные признаки воробьиных птиц (Passeriformes) и возможности их использования в систематике//Зоол. журн. 51 (12):1836-1845.

Савельев С.В., Алифанов В.Р. 2014. Новый тип кожных дериватов у птицеподобных динозавров из поздней Юры Забайкалья//Доклады Академии Наук, Общая биология, 456 (2):251–253.

Северцов А.Н. 1949. Морфологические закономерности эволюции. Т.5. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 536 с.

Чернова О.Ф. 2008. Проблема возникновения кожных дериватов в эволюции амниот. Кожные придатки – чешуя, перо, волос//Журн. общ. биологии. 2:130-151. **Чернова О.Ф.** 2009. Кожные дериваты в онто- и филогенезе позвоночных//Известия РАН. Серия биологическая. 2:218-227. **Чернова О.Ф.** 2010. Микроструктура кожных дериватов как отражение филогенеза позвоночных//Онтогенез, 41 (5):1–12. **Чернова О.Ф., Ильяшенко В.Ю., Целикова Т.Н.** 2006. Сравнительное изучение тонкого строения дефинитивных перьев и постэмбриональных генераций пуха журавлей//Журавли Евразии (биология, охрана, разведение). М. 2:82-103. **Чернова О.Ф., Ильяшенко В.Ю., Перфильева Т.В.** 2005. Архитектоника перьев и ее диагностическое значение: теоретические основы современных методов экспертного исследования. М.: Наука. 98 с.

Шилов И.А. 1969. Регуляция теплообмена у птиц (эколого-физиологический очерк). М. Изд. МГУ. 252 с.

Шмальгаузен И.И. 1969. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 494 с.

Czerkas S.A., Feduccia A. 2014. Jurassic archosaur is a non-dinosaurian bird//J. Ornithol., 155:841–851.

Dzik J., Sulej T. and Niedzwiedzki G. 2010. Possible link connecting reptilian scales with avian feathers from the early Late Jurassic of Kazakstan//Historical Biology: An International Journal of Paleobiology, 22(4):394-402.

Feduccia A. 1999. The Origin and Evolution of Birds. 2nd Edition. New Haven, CT: Yale University Press.

Ewart J.C. 1921. The nestling feathers of Mallard//Proc. Zool. Soc. of London: 602-642.

Ji Q., Currie P.J., Norell M.A. and Ji S.A. 1998. Two feathered dinosaurs from northeastern China//Nature, 393:753-761.

Langmore N. E., Stevens M., Maurer G., Heinsohn R., Hall M.L., Peters A. and Kilner R.M. 2011. Visual mimicry of host nestlings by cuckoos//Proc. R. Soc. B., doi:10.1098/rspb.2010.2391.

Lingham-Soliar T., Bonser R.H.C. and Wesley-Smith J. 2010. Selective biodegradation of keratin matrix in feather rachis reveals classic bioengineering//Proc. R. Soc., 277: 1161–1168.

Lingham-Soliar T., Feduccia A. and Xiaolin W. 2007. A new Chinese specimen indicates that ‘protofeathers’ in the Early Cretaceous theropod dinosaur *Sinosauropteryx* are degraded collagen fibres//Proc. R. Soc. B., 274:1823–1829.

Lucas A.M. 1979. Integument commune//Nomina anatomica avium, London:19-51. **Lucas A.M. and Stettenheim P.R.** 1972. Avian anatomy: Integument. Agriculture Handbook 362. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.

Pycraft W.1907. Nestling birds and some of the problems they present//Brit. Birds, I (4):102-106; (5):129-136; (6):162-167.

O’Connor J.K., Chiappe L.M., Cheng-ming C., Bouittjer D.J. and Hailu Y. 2012. Homology and Potential Cellular and Molecular Mechanisms for the Development of Unique Feather Morphologies in Early Birds//Geosciences, 2:157-177.

Sawyer R.H., Knapp L.W. 2003. Avian skin development and the evolutionary origin of feathers//Biology of integument. Vol. 2. Vertebrates. N.-Y.: Springer Verlag. 194 S.

Schaub S. 1912. Die Nestdunen der Vogel und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Feder//Naturf. Gesell. Basel. Verhandl.:131-182.

Steinbacher G. 1930. Entwicklung und Bau der roten Stirnpapillen bei Dummhühnern von *Fulica atra*//J. Ornithol., 78: 53-58.

Studer Th., 1878. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Feder//Z. wiss. Zool., Bd. 30: 423-436.

Widelitz R.B., Jiang T.X., Lu J., Chuong C.V. 2000. Beta catenin in Epithelial Morphogenesis: Conversion of Part of Avian Foot Scales into Feather Buds with a Mutated beta catenin//Dev. Biol. 219:98-114.

Xiaoli W., O’Connor J. K., Xiaoting Z., Min W., Han H. and Zhonghe Z. 2014. Insights into the evolution of rachis dominated tail feathers from a new basal enantiornithine (Aves: Ornithothoraces)//Biological Journal of the Linnean Society, 113: 805–819/

Yu M., Wu P., Widelitz R.B. and Chuong C.-M. 2002. The morphogenesis of feathers//Nature, 420: 308-312.

Summary

V.Yu. Ilyashenko. Evolution of downy nestling covers.

Generation of feather and down covers in ontogenesis and drawing of nestling plumage may show both a parallel and convergent similarity to unrelated taxa, and even with other classes of animals. The latter circumstance is consistent with the hypothesis of evo-devo, that is, saltatory morphogenesis. Evolution of downy nestling covers has its own morphological direction different from the evolution of adult bird plumages.

**Современная систематика вьюрковых птиц:
соотношение результатов молекулярных
и морфологических исследований**

В.А. Паевский

Россия, Санкт-Петербург, Зоологический институт РАН

e-mail: payevsky@yandex.ru

Происхождение и филогения птиц всегда были предметом дискуссий, которые в наше время заметно усилились в связи с использованием молекулярных методов. Среди отряда воробьеобразных (Passeriformes), систематика и классификация которого издавна вызывала многочисленные трудности (Sibley, Ahlquist, 1990; Cracraft, 2001), семейство вьюрковых (Fringillidae) особенно показательно (Паевский, 2015). Несмотря на популярность многих его представителей, объем семейства до сих пор вызывает споры, а родственные связи отдельных видов изучены слабо и требуют ревизии. Разными авторами на протяжении долгой истории исследований в это семейство включались или удалялись овсянковые (Emberizidae), дарвиновы вьюрки (Geospizidae), ткачиковые (Ploceidae) кардиналовые (Cardinalidae), гавайские цветочницы (Drepanididae), танагровые (Thraupidae), трупиялы (Icteridae) и американские славки (Parulidae). В результате объем семейства колебался в пределах от 140 до 1000 видов. Осложняла ситуацию и семантика, поскольку английское слово “finch” означает не только вьюрков, но и ткачиков, кардиналов, дарвиновых вьюрков, астрильдов и некоторых овсянок.

В самое последнее время филогения вьюрковых птиц весьма интенсивно исследуется молекулярными методами. Серия публикаций молекулярных биологов из Мадрида (Arnaiz-Villena et al., 1998, 1999, 2001, 2007a, 2007b, 2008, 2012, 2014) в сочетании с другими молекулярными исследованиями (van den Elzen, 2000; van den Elzen et al., 2001; Yuri, Mindell, 2002; Ericson, Johansson, 2003; Yang et al., 2006; Nguembock et al., 2009; Töpfer et al., 2011; Zuccon et al., 2012; Tietze et al., 2013, и др.) во многом изменили представления о систематике и скорости диверсификации видов этого семейства. Синтез молекулярных, морфологических, палеонтологических и биогеографических данных дал возможность конструировать филогенетические схемы с учетом времени происхождения и скорости дивергенции отдельных эволюционных линий. Было показано, что быстрое видообразование вьюрковых происходило в конце миоцена и в плиоцене (9–2 миллиона лет назад) и в южном, и в северном полушариях, тогда как плейстоценовые оледенения были существенными для образования подвидов.

Разные взгляды на филогению вьюрковых, как и других групп в отряде воробьеобразных, во многом объясняются отсутствием явных отличительных признаков у отдельных групп, и это согласуется с историей быстрой радиации и частого параллельного или конвергентного характера эволюции. Из имеющихся ныне методов анализа, используемых для реконструкции филогении (алгоритмы максимальной парсимонии, максимального правдоподобия и Байесова анализа) ни один не может быть назван совершенным, поэтому их часто используют вместе. Несовпадающие результаты при этом могут свидетельствовать о каких-то возможных системных ошибках, например при выравнивании нуклеотидных последовательностей, на стадии определения гомологии признаков.

Во многих публикациях по филогении вьюрковых при обсуждении полученных дендрограмм цитированные выше авторы дополняют свои рассуждения анализом разных морфологических, экологических и поведенческих признаков. *По-видимому, в этом и может состоять дополнительная критическая оценка картины филогении, когда полученные молекулярные результаты* пытаются связать с данными по морфологии, биогеографии и даже с акустическими особенностями видов. Такая оценка приобретает в наши дни особое значение, поскольку многие ветви филогенетического древа воробьиных всё еще остаются слабо поддержанными (Коблик и др., 2013; Паевский, 2013а, б). Научная система класса птиц, построенная в своей основе в XIX в. на сравнительном изучении классических морфологических признаков, была солидно обоснована надежными фактами, и в наше время, по-видимому, следует надлежащим образом интерпретировать признаки анатомических структур для получения наилучшего конечного результата (Юдин, 1978). В плане этих рассуждений интересно сравнить некоторые положения, полученные в свое время традиционными морфологическими исследованиями, с современными результатами по анализам ДНК. Наряду с неожиданными открытиями есть и много случаев совпадения результатов морфологических и молекулярных анализов. Последовательное их рассмотрение и является целью данного сообщения.

Неотропические зуфонии – подсемейство вьюрковых птиц

Виды из двух родов зуфоний (*Euphonia* Desm., 1806 с 24 видами и *Chlorophonia* Bonap., 1851 с 8 видами) всегда причислялись к семейству танагровых, Tanageridae, несмотря на существование некоторых отличий от других представителей этого семейства. Географическое распространение (Центральная и Южная Америка), общий облик и строение тела, сходный тип питания, яркое многоцветное оперение

– всё это указывало на родство с танаграми. Молекулярные исследования танагровых (Burns, 1997) показали, что два обсуждаемых рода формируют кладу вне главной группы, что позволило говорить об исключении их из танагровых. Последующие молекулярные анализы (Yuri, Mindell, 2002; Klicka et al., 2000; Ericson, Johansson, 2003) это активно поддержали, но привели к разным предположениям о родстве зуфоний с подсемейством *Carduelinae*. Однако крупномасштабное исследование при комбинации секвенирования ядерного и митохондриального геномов для выяснения родственных отношений внутри вьюрковых (Zuscon et al., 2012), при котором в анализ были включены 10 видов из южноамериканских представителей зуфоний, позволило доказать их родство с вьюрковыми и идентифицировать три хорошо поддержанные клады уровня подсемейств: *Fringillinae*, *Euphoniinae* и *Carduelinae*. Неожиданность этих результатов связана с тем, что отличия зуфоний от других вьюрковых весьма значительны. Кроме различий в цветовой гамме оперения, они, в основном, не семеноядны, а плодоядны, и выкармливают птенцов отрываемыми плодами и фруктами, гнёзда же их – с боковым входом, а не открытые, как у вьюрковых. Близкое родство такой южноамериканской тропической группы птиц с другими вьюрковыми, большинство представителей которых обитают в Старом Свете, говорит о происшедшей очень давно значительной межконтинентальной дисперсии и последующей быстрой радиации.

Ближайшее родство клестов (род *Loxia*) и чечеток (род *Acanthis*)

Секвенирование митохондриального цитохрома *b* от 24 видов подсемейства *Carduelini*, включая клестов, чечеток, снегирей, чечевиц и дубоносов (Arnaiz-Villena et al., 2001), показало, что по всем анализам и дендрограммам все виды рода *Loxia* близкородственны обыкновенной (*Acanthis flammea*) и пепельной чечетке (*A. hornemanni*). Несмотря на некоторую неожиданность такого родства, эти же отношения были найдены и в предыдущих (Arnaiz-Villena et al., 1998), и в последующих молекулярных исследованиях (Ryan et al., 2004; Yang et al., 2006; Nguembock et al., 2009;). При обсуждении этих результатов высказывалось предположение, что клесты имеют более древнее происхождение, чем чечетки, и, вероятно, произошли от какого-то предка, близкого роду *Carduelis*, приблизительно 9 миллионов лет назад. Кроме этого, молекулярные данные указали (Arnaiz-Villena et al., 1998; Zuscon et al.; 2012 и др.), что обыкновенная и горная коноплянки генетически далеки от чечеток и не могут относиться ни к роду *Acanthis*, ни к роду *Carduelis*.

Новая систематика чечевиц (триба *Carpodacini*) и снегирей (триба *Pyrrhulini*)

Большое видовое разнообразие чечевиц, особенно в Гималайских горах и Тибете, представляет особый интерес для исследователей. Несколько работ с молекулярным анализом группы чечевиц (Arnaiz-Villena et al., 2001; 2007b; Zuccon et al., 2012; Tietze et al., 2013) привели к совершенно новым результатам в отношении их родственных связей. Во-первых, выяснилось, что североамериканские виды чечевиц, *Carpodacus cassinii* Baird, *C. purpureus* (Gmelin) и *C. mexicanus* (Müller), в сравнении с евразийскими, принадлежат к другой генетической линии, поэтому для них было предложено другое, прежнее родовое имя *Haemorrhous* Swainson. Оказалось также, что тонкоклювая чечевица *Carpodacus nipalensis* (Hodgson) из Непала и чечевица Блэнфорда *C. rubescens* (Blanford) из центральных Гималаев генетически не имеют отношения к чечевицам, а принадлежат группе снегирей. Каждая поэтому была выделена в отдельный род в трибе *Pyrrhulini*, первая – в *Procarduelis* Blyth, а вторая – в *Agraphospiza* Zuccon et al.

Что же касается урагуса *Uragus sibiricus* (Pallas), то подтвердилось мнение орнитологов, называвших его длиннохвостой чечеви-

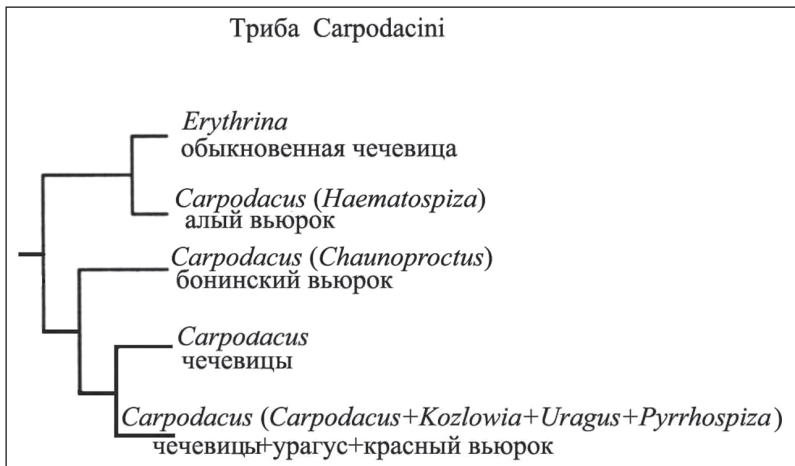


Рис. 1. Кладограмма родственных связей в трибе чечевиц (*Carpodacini*) по комбинированным данным секвенирования митохондриальной и ядерной ДНК. Упрощенная схема по данным из: Arnaiz-Villena et al., 2001; Zuccon et al., 2012; Tietze et al., 2013.

Fig. 1. Cladogram of relationship within the tribe Rosefinches (*Carpodacini*) based on combined data of mitochondrial and nuclear genes DNA sequences. Simplified scheme from: Arnaiz-Villena et al., 2001; Zuccon et al., 2012; Tietze et al., 2013.

цей (в противоположность другому взгляду о его принадлежности к снегирям). К роду *Carpodacus* должны быть отнесены и урагус, и рододендровый щур, *Pinicola subhimachala* (Hodgson), и чечевица Роборовского, *Kozlowia roborowskii* (Przewalski), а также *Chaunoproctus ferreorostris* (Vigors) – вымерший выюрок с Бонинских островов возле Японии. Однако наиболее широко распространенная евразийская обыкновенная чечевица *Carpodacus erythrinus* (Pallas) генетически резко отличается от основной ветви чечевиц (Zuccon et al., 2012), а поэтому для неё предлагается прежнее родовое имя *Erythrina* Brehm (рис. 1). Полагают (Tietze et al., 2013), что предки чечевиц возникли в юго-западном Китае и Гималаях 14 миллионов лет назад, и за это время расщепились на 4 главных линии, часть видов которых стали лесными, а часть – горными и пустынными птицами.

Анализ родственных связей внутри выюровых при сочетании секвенирования ядерного и митохондриального геномов (Zuccon et al., 2012) показал, что одна из ветвей семейства включает вместе с родами *Pyrrhula* и *Pinicola* также две группы видов открытых и горных местообитаний – *Leucosticte* и *Rhodopechys* с *Bucanetes*, а также монотипические роды *Callacanthis* и *Pyrrhoptectes*. Топологическое положение *Leucosticte* вполне совместимо с данными филогеографического анализа (Drovetski et al. 2009), который поддержал сестринские отношения североамериканского *Leucosticte tephrocotis* и азиатского *L. arctoa*. По секвенированию митохондриального гена цитохром b (Arnaiz-Villena et al., 2014) сибирский и американский горные выюрки, пустынный и монгольский пустынный снегирь, а также тонкоклювая чечевица *Procarduelis (Carpodacus) nipalensis* составляют одну филогенетическую группу выюров аридных зон. Несмотря на то, что вся эта группа включает виды, различающиеся по морфологии, особенностям оперения, среде обитания и образу жизни, генетически все виды этих родов близки и могут быть помещены в трибу снегириных, *Rughulini* (рис. 2). У многих видов в этой кладе есть подъязычные мешки, используемые для большого запаса семян, которыми они выкармливают птенцов, при дальних полетах за кормом в гнездовой период. Предполагается, что эта особенность представляет синапоморфию, ограниченную этой группой выюровых.

Проблемы систематики канаречных выюров

Секвенирование митохондриального ДНК цитохрома *b* от 20 видов канаречных выюров (Arnaiz-Villena et al., 1999) показало, что генетическое расхождение было минимальным – всего 4%, что может говорить об очень быстрых темпах радиации этой группы. В настоя-

шее время её распространение ограничено в основном Африканским континентом, Аравией, бассейном Средиземного моря (и один вид – *Serinus thibetanus* – в восточных Гималаях). Географическое распространение и размер тела в сочетании с молекулярными результатами дали возможность этим авторам выделить среди всех 43 видов канареечных вьюрков пять групп, что не нашло поддержки у других исследователей. Новый молекулярный анализ этих вьюрков

(Nguembock et al., 2009) привел к обособлению среди африканских видов трех генетических линий, которые почти повторяли линии, выделенные на основе морфологических и поведенческих признаков

(van der Elzen, Houry, 1999). Однако впоследствии (Zuccon et al., 2012) они были признаны полифилетичными, и было показано, что несмотря на сходство оперения, канареечные вьюрки Западной Палеарктики (*Serinus serinus*, *S. canaria*, *S. syriacus*, *S. pusillus*) не являются сестринской кладой к основной группе африканских видов канареечных вьюрков, а формируют отдельную линию вместе с двумя африканскими видами – *S. canicollis* и *S. alario*. Этими шестью видами и предложено ограничить род *Serinus*, а все 37 оставшихся африканских и аравийских видов канареечных вьюрков попадают в другую генетическую линию, для которой эти авторы предложили воскрешенное родовое имя *Crithagra* Swainson.

Гавайские цветочницы – вьюрковые птицы

Обитатели Гавайских островов гавайские цветочницы, ярко демонстрирующие своим внешним обликом суть и возможности адаптивной радиации в животном мире, представляли ранее большие

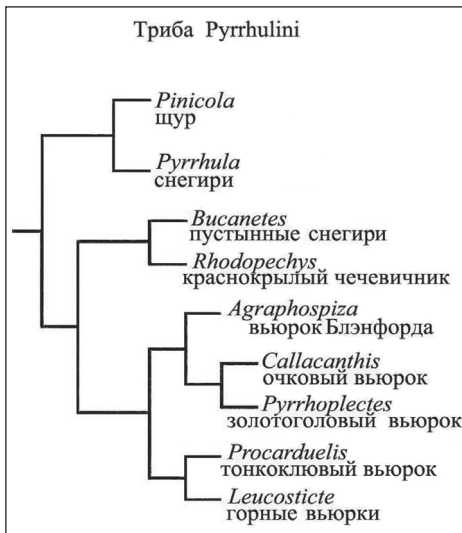


Рис. 2. Кладограмма родственных связей в трибе снегириных (Pyrrhulini) по данным молекулярных анализов (Drovetski et al. 2009; Zuccon et al., 2012; Arnaiz-Villena et al., 2014).

Fig. 2. Cladogram of relationship within the tribe Bullfinches (Pyrrhulini) based on molecular analyses (Drovetski et al. 2009; Zuccon et al., 2012; Arnaiz-Villena et al., 2014).

проблемы для систематиков. Удивительное разнообразие строения тела и, прежде всего, клюва заставляли специалистов искать предков отдельных видов в самых разных группах птиц, от медососов, цветоедов, танагр и трупалов до овсянок и вьюрков. П.П. Сушкин был первым, кто предположил ближайшее родство всех видов гавайских цветочниц с вьюрковыми. По особенностям морфологии черепа им было выделено первоначально 4 обширные группы видов вьюрковых: *Chrysomitris*, *Fringilla*, *Emberiza* и *Passer*, но при этом он считал, что последняя группа с родами *Passer*, *Petronia*, *Carpospiza* и *Montifringilla* должна быть перенесена в семейство Ploceidae (Сушкин, 1923). В дальнейшем, по данным изучения признаков строения сиринкса, костного и рогового нёба, Сушкин (Sushkin, 1924, 1925, 1929) пришел к выводу, что семейство Fringillidae состоит из трех больших разделов – Cardueline, Passerine и Emberizine. При этом Cardueline, по его мнению, в большей степени родственны группе Ploceo-Passerine, чем к Emberizine, а семейство гавайских цветочниц родственно вьюрковым, и особенно близко к Cardueline (Sushkin, 1929). Впоследствии это родство гавайских цветочниц подтвердили своими морфологическими исследованиями У. Бок (Bock, 1960) и Р. Райков (Raikow, 1977). В результате Сушкин предложил классификацию, в которой гавайские цветочницы в качестве отдельного семейства, которое он называл Drepaniidae (в последующем стали писать Drepanidae) входит в надсемейство Fringilloidei. Считается, что многие их виды вымерли еще до появления на Гавайских островах людей (сначала полинезийцев, затем европейцев), 8 видов вымерли в историческое время, а сейчас не менее 8 видов пребывают на грани вымирания.

Детальные морфологические исследования черепа вьюрковых проведены и Г. Тордоффом (Tordoff, 1954). Наиболее консервативными признаками черепа он признал костное нёбо и чешуйчатую кость и пришел к выводу, что сам по себе сильный конический клюв, которым прежде всего характеризуется большинство вьюрковых, представляет собой весьма адаптивную структуру и не может быть таксономическим признаком семейства, и лишь по отдельным наиболее консервативным частям черепа можно судить о родственных связях отдельных групп птиц. После долгих лет морфологических анализов и сравнений выяснилось, что все виды гавайских цветочниц близкородственны друг другу, и что эволюция предкового вида в разных экологических нишах на 24 океанических островах в течение многих миллионов лет привела к очень широкой адаптивной радиации и современному многообразию (Amadon, 1950; Sibley, Ahlquist, 1982). Р. Райков (Raikow, 1977) заключил,

что гавайские цветочницы произошли от единственного предкового вида-основателя из подсемейства щеглиных, похожего на современную цветочницу из рода *Psittirostra*, и что переход на питание нектаром возник на Гавайских островах конвергентно со схожими условиями возникновения этого в других семействах птиц. Эта точка зрения, однако, была подвергнута критике. Результаты изучения строения рамфотеки и рогового нёба 4-х видов гавайских цветочниц (*Loxioides bailleui*, *Chloridops kona*, *Rhodacanthis palmeri*, *Loxops coccinea*) показало отсутствие даже следов вьюрковой организации рогового нёба и далеко зашедшую адаптацию челюстного аппарата каждого из этих видов к узким трофическим нишам, что противоречит объединению гавайских цветочниц и вьюрковых в одно подсемейство. Перестройка мощного конического клюва предка в тонкий серповидно изогнутый клюв питающихся нектаром видов кажется невероятной, и более приемлема версия происхождения от предка с неспециализированным челюстным аппаратом (Коблик, 1994).

Недавние результаты анализов на основе комбинации секвенирования ядерной и митохондриальной ДНК (Lerner et al., 2011; Zuccon et al., 2012) показали, тем не менее, что гавайские цветочницы являются кладой, находящейся глубоко внутри подсемейства щеглиных, Carduelinae, и образуют сестринскую группу с азиатскими видами чечевиц рода *Carpodacus*. Таким образом, современные молекулярные исследования подтвердили близкое родство гавайских цветочниц (ныне триба Drepanidini) с вьюрковыми в подсемействе Carduelinae, которое по морфологическим анализам было впервые установлено 85 лет назад.

Положение в системе чечевицы Пржевальского

Чечевица Пржевальского, *Urocynchramus pylzowi* Przevalski, 1876 – обитатель гор на западе Китая. По своему общему облику эта птица чем-то напоминает урагуса, поскольку у нее длинный ступенчатый хвост, бурое с пестринами оперение, а самцы – с розовыми горлом, грудью и брюхом. Однако клюв очень схож с клювом овсянок рода *Emberiza*, а самая главная особенность этой птицы – хорошо развитое дистальное первостепенное маховое, в отличие от крайне редуцированного у всех вьюрковых и овсянковых.

Вопрос о положении в системе этого вида затрагивает общую проблему о степени родственных отношений вьюрковых и овсянковых. По традиционным морфологическим исследованиям проблема эта решалась по-разному, и этим группам присваивали различные ранги — от подсемейства и семейства до надсемейства. Результаты

молекулярных исследований по обсуждаемому вопросу столь же неоднозначны. По данным гибридизации ДНК овсянковые трактовались как подсемейство в составе вьюрковых (Sibley, Ahlquist, 1990). Данные по секвенированию митохондриального гена цитохрома *b* (Groth, 1998) подвергли сомнению отношения сестринских групп между вьюрками Старого Света и овсянковыми Нового Света (“sparrows”, т.е. воробьев в англоязычной трактовке). Анализ, проведенный на 44 видах вьюрковых Старого и Нового Света (Yuri, Mindell, 2002), поддержал монофилию вьюрковых и двух его подсемейств, Fringillinae и Emberizinae, как сестринских групп. Этот анализ, кроме того, подтвердил, что вьюрковые произошли в Старом Свете. Исследование филогении и классификации овсянок Старого Света (Alström et al., 2008) поддержало монофилию вьюрковых и овсянковых, однако не нашло сестринских родственных связей с овсянковыми Нового Света.

Чечевицу Пржевальского разные систематики относили и к вьюрковым, и к овсянкам. Однако еще в начале XX в., по результатам морфологических исследований в систематику было введено семейство Urocynchramidae с одним родом и одним этим видом (Domaniewski, 1918). Только в наше время, через 82 года, этот статус был подтвержден молекулярными исследованиями. Секвенирование митохондриального генома показало (Groth, 2000; Yang et al., 2006), что чечевица Пржевальского вовсе не чечевица, не имеет филогенетических связей ни с *Carpodacus*, ни с другими вьюрковыми и с овсянковыми. Эти авторы высказали предположение, что семейство Urocynchramidae столь же древнее, как и Fringillidae, или же древнее его.

Возвращение чижей, зеленушек, коноплянок и чечеток из рода *Carduelis* в роды, соответственно, *Spinus*, *Chloris*, *Linaria* и *Acanthis*

Молекулярный анализ по данным секвенирования митохондриального генома 4-х групп видов, относимых всех к одному роду *Carduelis* (щеглов, чижей, зеленушек и коноплянок), привел к выводам (Arnaiz-Villena et al., 1998; 2007b; 2012), что очень быстрое видообразование птиц этого подсемейства происходило в течение миоцена и плиоцена (9–2 миллиона лет назад). Североамериканские вьюрки этого рода должны называться не щеглами («goldfinches»), а чижами («siskins»), поскольку они имеют весьма отдаленное молекулярное сходство с европейским щеглом. Считается, что евразийский чиж *C. spinus* мог быть предком североамериканской радиации чижей, т.к. он имеет отчетливое генетическое родство с некоторыми североамериканскими видами, и мог проникнуть в Америку через Берингию, затем в течение плиоцена достигнуть Антильских островов и эволюционировать в антильского

чижа (*C. dominicensis*), который, в свою очередь, дал начало сосновому чижу (*C. pinus*) – сестринскому к *C. spinus*. Более того, считается, что *C. notata*, обитающий сейчас в горах Мексики, дал начало всей южноамериканской радиации около 3 миллионов лет назад. Полагают также, что этот процесс проходил под определяющим действием полового отбора (van den Elzen et al., 2001).

Однако все работы по родственным отношениям чижей давали неоднозначные результаты. Nguembock et al. (2009) в филогенетическом исследовании выюрковых, основанном на данных от 5 генов (3 ядерных, 2 митохондриальных), нашли, что евразийский чиж *C. spinus* не является близко родственным североамериканским членам этого рода, а в большей степени родственный видам из родов *Acanthis* и *Loxia*. Они

также рекомендовали переместить все виды неотропических чижей, обитающих главным образом или исключительно в Южной Америке, в род *Sporagra*, являющийся наиболее старым названием для этой группы видов. Zuccon et al. (2012), также основываясь на 3 ядерных и 2 митохондриальных генах, нашли, что все виды североамериканских чижей, а также евразийский, формируют достаточно хорошо поддержанную монофилетическую группу, и для нее предлагается старое родовое имя *Spinus*.

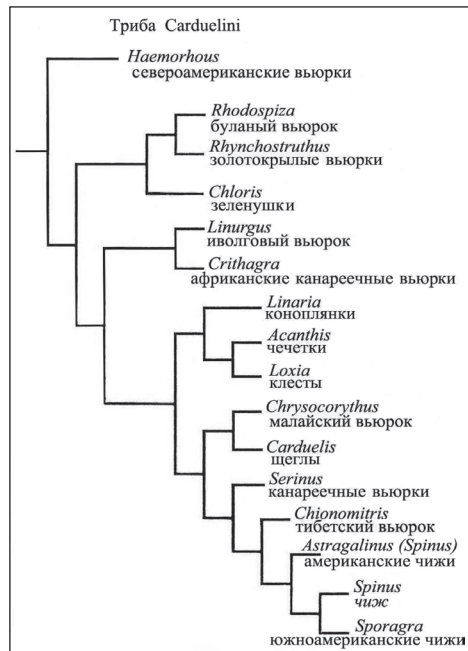


Рис. 3. Филогения родов трибы щеглиных (Carduelini) по данным молекулярных анализов (в основном по митохондриальному гену цитохром b). Упрощенная схема по данным из: Arnaiz-Villena et al., 2001; 2014; Nguembock et al., 2009; Zuccon et al., 2012.

Fig. 3. Molecular phylogeny of tribe Carduelini finches based mainly on mitochondrial b DNA sequences. Simplified scheme from: Arnaiz-Villena et al., 2001; 2014; Nguembock et al., 2009; Zuccon et al., 2012.

Обширные анализы (Arnaiz-Villena et al., 2001; Nguembock et al., 2009; Zuccon et al., 2012) установили, что три самых крупных рода подсемейства, *Carduelis*, *Carpodacus* и *Serinus* (традиционно представляли до 70% всех видов) полифилетичны, и это весьма затрудняет интерпретацию их эволюции. В результате было предложено род *Carduelis* ограничить лишь двумя видами – щеглом (не считая отдельным видом седоголового щегла, *C. caniceps*), и лимонным вьюрком, *C. citrinella*. А чижи, зеленушки, коноплянки и чечетки, по этим данным, образуют отдельные клады, а поэтому для них предлагаются прежние родовые названия, для чижей – *Spinus*, для зеленушек – *Chloris*, для коноплянок – *Linaria*, для чечеток – *Acanthis*. Это полностью согласуется с систематикой по традиционным морфологическим данным (Wolters, 1982). Однако южноамериканским чижам, хотя и по неоднозначным данным, решением Классификационного комитета птиц Южной Америки всё же было присвоено воскрешенное родовое имя *Sporagra*. В результате всех исследований филогенетические связи трибы Carduelini можно представить совершенно по-новому (рис. 3).

Подытоживая этот краткий обзор, можно подчеркнуть, что **сравнительное изучение многих морфологических признаков** в прошлом давали существенные указания на степень родственных отношений разных видов и групп птиц, и пользуясь сейчас результатами молекулярно-генетических исследований для построения системы какой-либо группы, вполне возможно дополнительно привлекать для этого весь арсенал существующих методов, включая изучение сравнительно-морфологических и поведенческих признаков, а также вокализации птиц.

На основании всего вышеизложенного можно представить такую современную классификацию вьюрковых, филогенетические связи которых отражены на рис. 4:

Семейство Fringillidae Leach, 1820 – настоящие вьюрковые, 55 родов, 218 видов

Подсемейство Fringillinae Leach, 1820 – зяблики и юрок, 1 род, 3 вида

Подсемейство Euphoniinae Cabanis, 1847 – эуфонии, 2 рода, 32 вида

Подсемейство Carduelinae Vigors, 1825 – щеглиные вьюрковые и гавайские цветочницы, 52 рода, 183 вида

Триба Coccothraustini Swainson, 1831 – дубоносы, 4 рода, 9 видов

Триба Pyrrhulini Vigors, 1825 – снегири, пустынные снегири, щур, чечевичник, горные вьюрки, 9 родов, 22 вида

Триба Carpodacini Bonaparte, 1854 – чечевицы, 2 рода, 25 видов

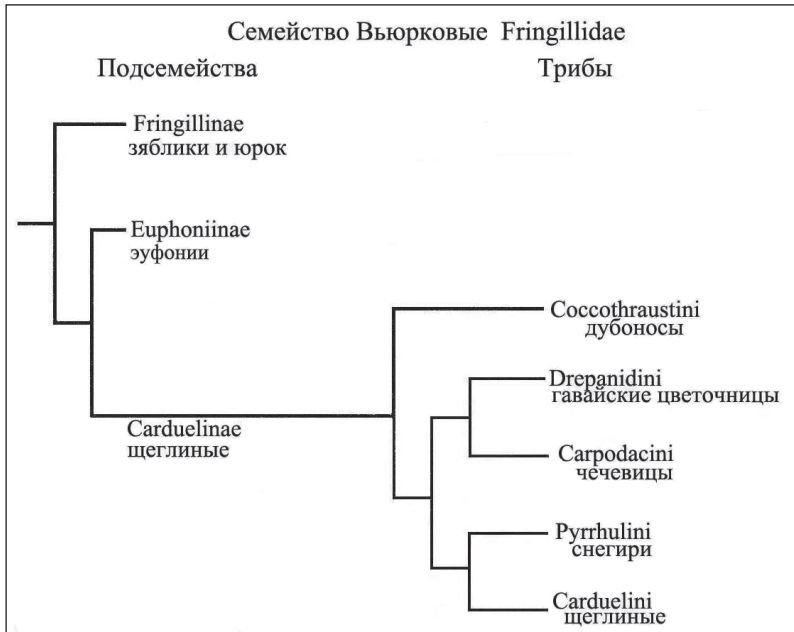


Рис. 4. Филогенетические связи подсемейств Fringillinae, Euphoniinae и трех триб подсемейства Carduelinae по комбинированным данным секвенирования ядерной и митохондриальной ДНК. Упрощенная схема кладограммы из: Zuccon et al., 2012, с изменениями.

Fig. 4. Phylogenetic relationship of the subfamilies Fringillinae, Euphoniinae, and tree tribes of subfamily Carduelinae based on combined data of mitochondrial and nuclear genes DNA sequences. Simplified scheme with alterations from: Zuccon et al., 2012.

Триба Drepanidini Cabanis, 1847 – гавайские цветочницы, 22 рода, 33 вида

Триба Carduelini Vigors, 1825 – щеглы, чижи, зеленушки, коноплянки, чечетки, клесты, канареечные вьюрки, пустынные вьюрки, 15 родов, 94 вида

Литература

Коблик Е.А. 1994. Гавайские цветочницы (Drepanididae, Aves): кардиналы или вьюрки?//Зоол. журн., 73 (9): 97–103. **Коблик** Е.А., **Волков** С.В., **Мосалов** А.А. 2013. Обзор некоторых противоречий в современных взглядах на систематику воробьиных птиц//Мат-лы междунар. конф. памяти Е.Н. Курочкина “Проблемы эволюции птиц (систематика, морфология, экология и поведение)”. Тов-во научн. изд. КМК, М.: 111–116.

Паевский В.А. 2013а. Филогения и классификация воробьинообразных птиц, Passeriformes//Успехи соврем. биол., 133 (4): 401–416. **Паевский** В.А.

20136. Традиционные и современные представления о филогении и классификации воробьинообразных птиц//Мат-лы междунар. конф. памяти Е.Н. Кuroчкина «Проблемы эволюции птиц (систематика, морфология, экология и поведение)». М.: 156–160. **Паевский В.А.** 2015. Обзор проблем систематики вьюрковых птиц (Fringillidae, Passeriformes)//Зоол. журн., 94 (2): 221–232.

Сушкин П.П. 1923. К систематике Fringillidae//Труды I Всероссийск. съезда зоологов, анатомов и гистологов. Петроград: 32–33.

Юдин К.А. 1978. Классические морфологические признаки и современная систематика птиц//Систематика и биология редких и малоизученных птиц (Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. 76), Л.: 3–8.

Alström P., Olsson U., Lei F., Wang H.T. Gao W., Sundberg P. 2008. Phylogeny and classification of Old World Emberizini (Aves, Passeriformes)//Mol. Phylogen. Evol., 47: 960–973.

Amadon D. 1950. The Hawaiian honeycreepers (Aves, Drepaniidae)//Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 95: 151–262.

Arnaiz-Villena A., Alvarez-Tejado M., Ruiz-del-Valle V., Garcia-de-la-Torre C., Varela P., Recio M.J., Ferre S., Martinez-Laso J. 1998. Phylogeny and rapid Northern and Southern Hemisphere speciation of goldfinches during the Miocene and Pliocene Epochs//Cell. Mol. Life Sci., 54: 1031–1041. **Arnaiz-Villena A., Alvarez-Tejado M., Ruiz-del-Valle V., Garcia-de-la-Torre C., Varela P., Recio M.J., Ferre S., Martinez-Laso J.** 1999. Rapid radiation of Canaries (Genus *Serinus*)//Mol. Biol. Evol., 16: 2–11. **Arnaiz-Villena A., Guillen J., Ruiz-del-Valle V., Lowy E., Zamora J., Varela P., Stefani D., Allende L.M.** 2001. Phylogeography of crossbills, bullfinches, grosbeaks, and rosefinches//Cell. Mol. Life Sci., 58: 1–8. **Arnaiz-Villena A., Moscoso J., Ruiz-del-Valle V., Gonzalez J., Reguera R., Wink M., Serrano-Vela J.I.** 2007a. Bayesian phylogeny of Fringillinae birds: status of the singular African oriole finch *Linurgus olivaceus* and evolution and heterogeneity of the genus *Carpodacus*//Acta Zool. Sinica, 53 (5): 826–834. **Arnaiz-Villena A., Ruiz-del-Valle V., Moscoso J., Serrano-Vela J.I., Zamora J.** 2007b. mtDNA Phylogeny of North American *Carduelis pinus* group//Ardeola, 54: 1–14. **Arnaiz-Villena A., Moscoso J., Ruiz-del-Valle V., Gonzalez J., Reguera R., Ferri A., Wink M., Serrano-Vela J. I.** 2008. Mitochondrial DNA Phylogenetic Definition of a Group of “Arid-Zone” Carduelini Finches//Open Orn. J., 1: 1–7. **Arnaiz-Villena A., Areces C., Rey D., Enriquez-de-Salamanka M., Alonso-Rubio J., Ruiz-del-Valle V.** 2012. Three different North American Siskin/Goldfinch evolutionary radiations (Genus *Carduelis*): Pine Siskin green morphs and European Siskins in America//Open Orn. J., 5: 73–81. **Arnaiz-Villena A., Ruiz-del-Valle V., Gomez-Prieto P., Rey D., Enriquez-de-Salamanca M., Marco J., Muñiz E., Martín-Villa M., Areces C.** 2014. *Carduelini* new systematics: crimson-winged Finch (*Rhodopechys sanguineus*) is included in “arid-zone” *Carduelini* finches by mitochondrial DNA phylogeny//Open Orn. J., 7: 55–62.

Barracough T.G., Harvey P.H., Nee S. 1995. Sexual selection and taxonomic diversity in passerine birds//Proc. R. Soc. London. Ser. B., 259: 211–215.

Bock W.J. 1960. The palatine process of the premaxilla in the Passeres//Bull. Mus. Comp. Zool., 122: 361–488.

Burns K. J. 1997. Molecular systematics of tanagers (Thraupinae): evolution and biogeography of a diverse radiation of neotropical birds//Mol. Phylogen. Evol., 8: 334–348.

Cracraft J. 2001. Avian evolution, Gondwana biogeography and the Cretaceous-Tertiary mass extinction event//Proc. R. Soc. Lond. Ser. B., 268: 459–469.

Domaniewski J. 1918. Die Stellung des *Urocynchramus pylzowii* Przew. in der Systematik//J. f. Ornith., 66: 421–424.

Drovetski, S.V., **Zink**, R.M., **Mode**, N.A., 2009. Patchy distributions belie morphological and genetic homogeneity in rosy-finches//Mol. Phylogen. Evol., 50: 437–445.

Ericson P.G.P., **Johansson** U.S. 2003. Phylogeny of Passerida (Aves: Passeriformes) based on nuclear and mitochondrial sequence data//Mol. Phylogen. Evol., 29: 126–138.

Groth J.G. 2000. Molecular evidence for the systematic position of *Urocynchramus pylzowii*//Auk, 117: 787–791.

James H.F. 2004. The osteology and phylogeny of the Hawaiian finch radiation (Fringillidae: Drepanidini), including extinct taxa//Zool. J. Linn. Soc., 141: 207–255.

Klicka J., **Johnson** K.P., **Lanyon** S.M. 2000. New World nine-primaried oscine relationships: constructing a mitochondrial DNA framework//Auk, 117: 321–336.

Lerner H.R.L., **Meyer** M., **James** H.F., **Hofreiter** M., **Fleischer** R.C. 2011. Multilocus resolution of phylogeny and timescale in the extant adaptive radiation of Hawaiian Honeycreepers//Curr. Biol., 21: 1–7.

Nguembock B., **Fjeldsa** J., **Couloux** A., **Pasquet** E. 2009. Molecular phylogeny of Carduelinae (Aves, Passeriformes, Fringillidae) proves polyphyletic origin of the genera *Serinus* and *Carduelis* and suggests redefined generic limits//Mol. Phylogen. Evol., 51: 169–181.

Raikow R. 1977. The origin and evolution of the Hawaiian honeycreepers (Drepanididae)//Living Bird, 15: 95–117.

Ryan P.G., **Wright** D., **Oatley** G., **Wakeling** J., **Cohen** C., **Nowell** T.L., **Bowie** R.C.K., **Ward** V., **Crowe** T.M. 2004. Systematics of *Serinus* canaries and the status of Cape and Yellow-crowned Canaries inferred from mtDNA and morphology//Ostrich, 75: 288–294.

Sibley, C. G., **Ahlquist** J. E. 1982. The relationships of the Hawaiian honeycreepers (Drepanidini) as indicated by DNA-DNA hybridization//Auk, 99: 130–140. **Sibley** C.G., **Ahlquist** J.E. 1990. Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution. New Haven, CT., 976 p.

Sushkin P.P. 1924. On the morphology of the Fringillidae and allied groups//Bull. Brit. Orn. Club, 45: 36–39. **Sushkin** P.P. 1925. The evening grosbeak (*Hesperiphona*), the only American genus of a Palaearctic group//Auk, 42: 256–261. **Sushkin** P.P. 1929. On the systematic position of the Drepanididae//Proceed. 6th Internat. Ornith. Congr., 379–381.

Tietze D. T., Päckert M., Martens J., Lehmann H., Sun Y.-H. 2013. Complete phylogeny and historical biogeography of true rosefinches (Aves: *Carpodacus*)// Zool. J. Linn. Soc., 169: 215–234.

Tordoff H.B. 1954. A systematic study of the avian family Fringillidae based on the structure of the skull//Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan, 81: 1–41.

Töpfer T., Haring E., Birkhead T.R., Lopes R.J., Severinghaus L. L., Martens J., Päckert M. 2011. A molecular phylogeny of bullfinches *Pyrrhula* Brisson, 1760 (Aves: Fringillidae)//Mol. Phylogen. Evol., 58: 271–282.

van den Elzen R. 2000. Systematics and distribution patterns of Afrotropical Canaries (*Serinus* species group, Aves, Passeriformes, Carduelidae)//Bonn. Zool. Monograph, 46: 133–143. **van den Elzen R., Guillén J., Ruiz-del-Valle V., Allende L.M., Lowy E., Zamora J., Arnaiz-Villena A.** 2001. Both morphological and molecular characters support speciation of South American siskins by sexual selection//Cell. Mol. Life Sci., 58: 2117–2128. **van den Elzen R., Houry F.** 1999. Systematik, phylogenetische Analyse und Biogeographie der Großgattung *Serinus* Koch, 1816//Cour. Forschungs. Senckenb., 215: 55–65.

Wolters H.E. 1982. Die Vogelarten der Erde. Hamburg-Berlin, 745 S.

Yang S. J., Lei F. M., Yin Z. H. 2006. Molecular phylogeny of rosefinches and rose bunting (Passeriformes, Fringillidae, Urocynchramidae)//Acta Zootax. Sinica, 31(3): 453–458.

Yuri T., Mindell D.P. 2002. Molecular phylogenetic analysis of Fringillidae, “New World nine-primaried oscines” (Aves: Passeriformes)//Mol. Phylogen. Evol., 23: 229–243.

Zuccon D., Prŷs-Jones R., Rasmussen P.C., Ericson P.G.P. 2012. The phylogenetic relationships and generic limits of finches (Fringillidae)//Mol. Phylogen. Evol., 62: 581–596.

Summary

Vladimir A. Payevsky. Present-day systematics of true finches (Fringillidae): the relation of morphological and molecular studies

199034, Russia6 St. Petersburg, of RASPresent-day rapid advances in the molecular research methods and the intensive development in the paleobiogeographical bird research have led to a radical revision of the traditional views on the evolution, phylogeny, and classification of birds, including Fringillidae. However, together with some unexpected findings, namely the identification of Euphonias as belonging to the Fringillidae, close relationship between Crossbills and Redpolls, and between Mountain Finches and Bullfinches, there are many cases of the coincidence between the results of morphological and molecular studies. These cases are as follows: a) the Hawaiian Honeycreepers are within the Carduelinae and sister to Asian *Carpodacus*; b) Przewalski Rosefinch is not part of the Fringillidae; c) Common Rosefinch falls outside the core *Carpodacus* clade and transfers to former genus *Erythrina*; d) Siskins, Greenfinches, Linnets and Redpolls form a distinct clades, for which former genera names (*Spinus*, *Chloris*, *Linaria* and *Acanthis*) are reestablished. So there is good evidence that the distinct morphological traits are still important and related to phylogenetic history.

Стратегии и тактики авифаунистики

В.К. Рябицев

Россия, Екатеринбург, Институт экологии растений и животных

Уральского отделения РАН

e-mail: riabits@etel.ru; riabits@yandex.ru

Сложилось так, что территории России и всего бывшего Советского Союза сегодня одни из наименее изученных в мире в отношении фаун и распространения птиц. Этому есть как объективные, так и субъективные причины.

Исторические предпосылки. В первой половине XX в. страны «запада» были уже довольно хорошо изучены орнитологами, в профессиональной орнитологии доля фаунистики все более снижалась, уступая место экологии, этологии, миграциям, проблемам охраны редких видов и другим более модным направлениям. Новые веяния не могли не увлечь и наших соотечественников, а фаунистика отходила на задний план. Она стала считаться как бы неактуальной, несвоевременной, фаунистическим публикациям уделялось все меньше внимания, а работы фаунистического плана стали «недиссертабельными». В результате к концу XX в. на огромных территориях постсоветского пространства фауна птиц так и остались слабо изученной.

Официальный статус и общественное признание. Государственное финансирование орнитологии в наших странах никогда не было обильным. В 90-х гг. XX ст. стал популярным термин «биоразнообразии». Биоразнообразии было названо в числе приоритетных направлений нашей биологической науки. Таким образом, фаунистика, так же как и флористика, как бы вышла из тени в число наиболее важных наук. Действительно, в самом конце XX в. фаунистические исследования в наших странах заметно оживились. И даже защищать фаунистические диссертации стало гораздо легче.

Но вот появилось такое понятие как «ВАКовские» журналы, и опубликовать в них фаунистические статьи вовсе не просто. Это был серьезный удар по профессиональной фаунистике. Тем более что на фаунистику, как и вообще на науку, денег дают либо очень мало, либо вообще не дают, несмотря на декларации.

Сегодня в научной среде сложилась своеобразная система ранжирования публикаций: наиболее важными достижениями провозглашаются статьи в «высокорейтинговых», особенно – в иностранных журналах, остальное – как бы «второсортная» научная продукция. И эта «ранговость» не учитывает специфики наук – экспериментальные и

лабораторные исследования оцениваются по одной схеме с полевыми, хотя специфика этих исследований совершенно разная. Описательные науки, в том числе и фаунистика, оказываются в очень невыгодном положении, что вовсе не способствует ее популярности в научных кругах.

Между тем, в орнитологической среде региональные фаунистические монографии традиционно оцениваются очень высоко. Они – наиболее цитируемая, а, следовательно, – и наиболее востребованная категория орнитологической литературы. Почти на всех крупных орнитологических конференциях, проводившихся на территории СССР и на постсоветском пространстве звучали призывы создавать и публиковать региональные орнитологические сводки. Это чрезвычайно актуально и сегодня. Но денег по официальным каналам по-прежнему выделяется крайне мало, и нет оснований надеяться на изменение ситуации в обозримой перспективе.

Профессиональные орнитологические кадры по традиции должны готовить университеты, со специализацией студентов в основном на кафедрах зоологии. Но на эту специализацию сегодня идут лишь единицы студентов. Причина первая – перспектива после вуза иметь «непрестижную» профессию и низкую зарплату научного работника или вузовского преподавателя. Причина вторая – отсутствие романтики: раньше зоологическая специфика подразумевала участие студентов в экспедициях, сегодня денег на экспедиции нет или очень мало – даже для самих научных работников. Сплошь и рядом профессионалы проводят свои исследования частично или полностью на свои, а не на государственные деньги.

«Попутная» авифаунистика. Полевая орнитология очень многогранна. Можно изучать экологию, поведение или образ жизни какого-то одного вида или группы видов, заниматься вопросами охраны птиц или их хозяйственного использования. Можно быть вообще не орнитологом, а ихтиологом, териологом, ботаником, охотоведом, географом или даже геологом. И параллельно обращать внимание на встреченных птиц, слушать их голоса. И вести орнитологический дневник. Такой возможности не лишен ни один человек, какой бы конкретной работой он в поле ни занимался. Такая «попутная» орнитология может требовать очень мало времени и сил, но давать много фаунистической информации. Есть примеры, когда на основании попутных наблюдений были написаны и изданы хорошие авифаунистические сводки.

Любительская орнитология у нас всегда была увлечением отдельных «странноватых» людей, в отличие от массового хобби на «западе», где природолюбие провоцировалось большой хозяйственной освоенностью территории, высоким благосостоянием и общей культурой населения, обилием популярной литературы и цветных определителей. В экономически развитых странах стал массовым орнитологический туризм. Орнитологи-любители (birdwatchers) имели много возможностей для самообразования и для публикации своих наиболее интересных наблюдений в красочных журналах научно-популярного или вполне научного плана.

Сегодня многих прежних препятствий для развития любительской орнитологии в постсоветских странах уже нет. Но низкий уровень доходов и благосостояния подавляющей массы населения, низкие зарплаты и пенсии ориентируют людей тратить свободное время на дополнительные заработки, а не на культурные развлечения. И еще остались прежние традиции, с их огромной инерцией и стойкими понятиями о том, что такое отдых, культурный отдых и достойное времяпровождение, особенно для «настоящих мужчин». Главное отличие любителей от профессионалов – готовность и способность тратить на свое хобби свои собственные деньги, «не ожидая милости» от государства.

Определители. Очень важное условие для развития орнитологии – как профессиональной, так и любительской, наличие хороших иллюстрированных полевых определителей. В СССР, где царила государственная монополия на издательскую деятельность, «выбить» деньги на публикацию определителей или чего-то подобного было невероятно трудно, а иностранная литература была на чужих языках и поступала к нам в очень ограниченных дозах. Такая ситуация во все не способствовала развитию интереса к птицам и остальному животному миру в наших странах. Для иностранных туристов почти вся наша страна была практически закрыта, так что чужие орнитологи и бёрдвотчеры не могли к нам попасть, и любители экзотики направлялись в малоизученные, но гораздо более открытые страны Африки, Азии, Лагинской Америки.

Безусловно, в идеальном варианте полевые определители должны быть разные, в том числе предназначенные для «полных чайников». И даже для детей и равноценных им по знаниям взрослых. Воспитание орнитологов профессионального уровня должно начинаться практически с нуля и давать возможность человеку постепенно совершенствоваться. Каждый может реализовать такую возможность по-

своему. Примеры полевых определителей разной сложности можно видеть на «западе».

Но здесь следует отметить еще одну особенность «западных гайдов» – крайне ограниченная информация об образе жизни птиц. И не только ради экономии места и желания сделать полевую книгу как можно более миниатюрной, а лучше – карманного формата. «Гайды» предназначены в первую очередь для «бёрдвотчеров» – самой многочисленной категории любителей природы. Давать им информацию о способах гнездования птиц и о подробностях гнездовой жизни – это значит провоцировать их на интерес и близкие контакты с птицами. В условиях густонаселенных стран любопытство большого числа людей грозит подвергнуть гнездящихся птиц лишению их необходимого покоя в самое ответственное время жизни.

На большей части России и сопредельных стран огромные территории так безлюдны или мало населены, а интересующихся птицами людей так мало, что ущерба благополучию подавляющего большинства птиц от людского любопытства практически не может быть. Между тем, в авифаунистике чрезвычайно важно разобраться в статусе каждого вида на каждой исследуемой территории, и в первую очередь надо найти доказательство гнездования или убедиться в его отсутствии. А для этого надо знать об образе жизни вида как можно больше. И потому требования к полевым определителям для «запада» и для постсоветского пространства должны существенно отличаться.

Хорошо известно, что есть «птицы-невидимки», наподобие погонышей или камышовок, которых легче услышать, чем увидеть. Пеночек легче определить по песне, чем по внешности. И потому важно пользоваться еще и звуковыми определителями.

Сегодня очень многообразно использование электронных ресурсов и Интернет-изданий. Есть очень полезная практика создания мультимедийных справочников-определителей, в т.ч. интерактивных. Это хорошее средство воспитания интереса к птицам и знакомства с птицами не только в полевой обстановке, но и дома – собственно, как и использование полевых определителей в более привычном – книжном виде.

«Замкнутые круги»? Один замкнутый круг мы уже рассмотрели: общественный интерес – частная материальная поддержка – организованное любительство – определители – общественный интерес... Факторы в минимуме – благосостояние и культура – тоже взаимозависимость и взаимосвязь.

Еще один пример. Наличие информации (карты ареалов) дает возможность увидеть ошибки в картах, что провоцирует сверку с реальностью, т.е. авифаунистические исследования и получение новых данных. Далее в этой цепочке должна быть возможность публиковать сведения о фаунистических находках или неточностях в ареалах, а на этой основе – корректировка ареалов в сводках и справочниках и изменения в фаунистических списках. В этом круге факторы в минимуме – отсутствие источников с картами ареалов, мало денег на экспедиции, ограниченные возможности публиковать результаты. Сегодня в России основные издания, где можно публиковать фаунистические материалы, это «Русский орнитологический журнал» и выпуски «Орнитология» (МГУ). Увы, эти издания «ВАКовскими» не являются. Есть много всевозможных вузовских вестников и трудов, но доступность их для широкой орнитологической аудитории оставляет желать лучшего.

Мы попытались вмешаться в этот круг: в 1995 г. наладили выпуск авифаунистических сборников «Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири». На основании этих публикаций и старых источников я выпустил определитель «Птицы Урала...» с цветными иллюстрациями и картами гнездовых ареалов (2001, 2002). Для многих коллег (профессионалов и любителей) он стал полевым справочником, а также провокацией к исследованиям и новым публикациям. Возможность определять птиц в поле привлекла к орнитологии новых людей. В 2008 г. вышло 3-е – дополненное и исправленное издание – и новый виток в публикациях. За 20 лет в наших «Материалах...» было опубликовано более тысячи статей и кратких сообщений от более чем 500 авторов. На сегодня регионы Урала и Западной Сибири – одни из наиболее изученных в авифаунистическом плане территорий нашей страны. Нам этого показалось мало. В 2014 г. вышел в свет определитель «Птицы Казахстана», и вскоре после него – «Птицы Сибири».

Мы объявили закрытие нашего журнала «Материалы к распространению...», а вместо него предложили зоологической публике новый фаунистический журнал Урала и Сибири – «Стерх». В несколько раз расширена территория – от Предуралья до границ с Дальним Востоком. Мы теперь публикуем материалы по всем группам животных, потому что в териологии, герпетологии, ихтиологии, энтомологии и прочих зоологических науках ситуация с фауной и распространением видов не лучше, а в большинстве случаев – гораздо хуже, чем в орнитологии.

Опорные пункты авифаунистики. Ключевые точки – основные источники фаунистической информации. Например, сегодня при составлении карт ареалов для территории Сибири приходится рисовать границы по точкам, отстоящим одна от другой на сотни и даже на тысячи километров. Ключевыми точками чаще всего служат заповедники и орнитологические стационары, но их чрезвычайно мало. Большая часть информации о распространении птиц размещается в «разовых» публикациях: кто-то где-то поработал и написал об этом. Лучшая форма такой публикации для фаунистических целей – полный повидовой обзор встреченных птиц. И это уже можно использовать как сезонную ключевую точку. Как известно, невозможно составить полный список видов какого-то района за один полевой сезон: есть редкие виды, да и межгодовая динамика ареалов у многих обычных видов весьма существенна. Но неполная «односезонная» информация все же гораздо лучше, чем отсутствие информации.

Важно, чтобы у исследователей, особенно непрофессиональных, были ориентиры, по которым можно было оценить изученность авифауны того или иного района, сопоставить свои наблюдения с имеющейся информацией. Такими ориентирами могут быть определители и региональные фаунистические монографии. Важно, чтобы и в тех, и в других были карты, по которым можно было легко разобраться в распространении каждого вида. Прорабатывать все публикации по интересующему району не у каждого находится время, да и не каждому такой анализ под силу, и это касается особенно непрофессионалов. А вот опубликовать аннотированный список встреченных в какой-то местности видов – гораздо проще. Один орнитологический остров называл подобные публикации «фаунистическим недержанием». Со столь критическим отношением к подобным публикациям можно согласиться только отчасти. Напротив: «фаунистическое воздержание» лишает нас возможности иметь информацию из конкретных районов и лишает новых ключевых точек.

Списки мертвые и живые. Есть территории, для которых аннотированные фаунистические списки уже составлены, причем основательно и давно – в виде статей или капитальных монографий. Некоторых наших коллег наличие таких списков лишает всякого фаунистического энтузиазма: «все уже сделано до нас». А вот как раз напротив! Наличие хороших старых фаунистических сводок должно быть провокацией к тому, чтобы изучить, что произошло в фауне и распространении птиц на той же территории за прошедшие годы. Какова дина-

мика? Для сегодняшней авифаунистики очень нужны как можно более свежие данные.

Подвиды или виды? Таксономические ревизии – неизбежный результат научного процесса – получения новых данных о наших объектах. Некоторые наши коллеги с раздражением встречают любые изменения в привычном порядке вещей, потому что ломаются представления о том, кто кому родственник и как их теперь называть. Мы, фаунисты, чаще всего не являемся специалистами в таксономии, мы – потребители продукта, который производят систематики и называют это каталогами, кадастрами, списками, конспектами и т.д. Увы, большинство справочников устаревают уже к моменту выхода в свет, и потому они должны время от времени обновляться.

В чем связь проблемы таксономических ревизий и фаунистики на практике? Несколько примеров. Сегодня информация в публикации конца XX – начала XXI века о гнездовании желтой трясогузки, в частности, в районе Сургута или Ханты-Мансийска – это информация ни о чем. Потому что сегодня в Западной Сибири есть два вида желтых трясогузок – собственно желтая трясогузка *Motacilla flava* и берингийская желтая трясогузка *M. tschutschensis*. Столь же неинформативны старые сведения о гнездовании в окрестностях Туруханска дрозда Науманна, так как сегодня это два вида – рыжий дрозд *Turdus naumanni* и бурый дрозд *T. eunomus*. Еще примеры – чернозобый и краснозобый дрозды, малая мухоловка и восточная малая мухоловка, желтоголовая трясогузка и малая желтоголовая трясогузка. Мы для немалого числа сегодняшних видов не можем четко изобразить границы ареалов. Что же касается ареалов подвидов, то здесь гораздо больше неясностей.

Таким образом, у нас есть веские причины уже сегодня стремиться к тому, чтобы в поле определять не только вид, но и подвид встреченной птицы. Это возможно для тех случаев, когда подвид можно определить не по серии тушек в музее, а в поле по одному экземпляру. Соответственно, нам нужны полевые справочники-определители, которые давали бы возможность определять до подвида хотя бы часть видов. Такая попытка предпринята нами в новом определителе «Птицы Сибири».

Региональное и ведомственное финансирование. Под маркой сохранения биоразнообразия с 90-х гг. многие регионы нашей страны стали выпускать Красные книги. Различные природоохранные фонды и региональные власти стали выделять деньги на фаунистические исследования, в т.ч. и по птицам. На эти цели власти регионов даже

обязаны выделять деньги. И этот факт можно расценивать как важное подспорье в финансировании авифаунистики «на местном уровне». Но часто оказывается, что проводить исследования просто некому – во многих регионах профессиональных орнитологов и грамотных любителей просто нет. В такой ситуации региональные природоохранные организации вынуждены привлекать специалистов со стороны, а найти их тоже бывает непросто. И нередко привлекают, мягко говоря, «полупрофессионалов».

К сожалению, в этот процесс вмешивается мощный бюрократический фактор. Государственные учреждения обязаны проводить конкурсы (тендеры), побеждают в них зачастую не самые профессиональные претенденты, а те, кто запрашивает меньше денег. Чаще всего на такие деньги серьезные исследования провести просто невозможно. Но исполнители, которые не против заработать хоть сколько-то, соглашаются. И они обязаны предоставить заказчику результаты, а заказчики вынуждены принять практически любой отчет, потому что иначе они будут нести ответственность за нецелевое использование средств. Часто бывает, что в местной казне к началу полевого сезона денег просто нет, их могут выдать исполнителям в конце лета, а то и в конце года, когда полевые исследования уже не имеют смысла. Но деньги должны быть выданы, исследования проведены, а отчет должен быть сдан и принят – ситуация парадоксальная, но она очень обычна.

Результаты таких «исследований» зачастую имеют мало общего с реальной ситуацией на «заказанной» территории, и это чаще всего понимают и заказчики, и исполнители. Так что функция хоздоговора чаще всего ограничивается финансовой стороной: исполнители (а нередко – и заказчики) получают возможность заработка. Отчеты же глухо оседают в ведомственных шкафах.

Квалифицированные орнитологи, выполняющие заказные исследования, вполне ориентируются в том, какие результаты можно публиковать, и в печать проходит какая-то часть материала, полученного на деньги заказчика, если он изначально не накладывает на это запрет. Те же «хоздоговорные» орнитологи, которые недостаточно грамотны, под давлением собственных сомнений нередко вообще избегают публикаций. Но все же какие-то недостоверные или сомнительные сведения попадают в редакции орнитологических изданий, не распознаются редакторами и рецензентами и оказываются опубликованными. Тем более что нередко рукописи не подвергаются никакой профессиональной цензуре.

Бывает, что отчеты, которые являются уже собственностью организаций-заказчиков, оказываются опубликованными либо в ведомственной печати, либо на ведомственных сайтах, часто – без ведома самих участников исследования. Это могут делать чиновники, совершенно не ориентирующиеся в сути выполненной работы и наивно верящие в то, что в отчетах – только правда.

Орнитологическая дезинформация. Так или иначе, в руках орнитологической общественности нередко оказываются публикации, содержащие дезинформацию. Диагностировать ее бывает совсем не просто, потому что нельзя проверить – был факт или его не было. В странах, где любительская орнитология стала массовой, а потому вероятность получения сомнительной информации особенно велика, широко практикуется требование к авторам предоставлять в качестве подтверждения той или иной орнитологической находки фото- или видеоматериалы. У нас такой подход тоже все более входит в практику. И все же это не исключает ошибок и, тем более, умышленных подтасовок. У нас на памяти даже выход целой серии «монографий», содержащих в значительной степени выдуманные «факты».

Пожалуй, самым надежным гарантом достоверности публикуемой информации служит личная профессиональная репутация орнитолога, его критический подход к результатам собственных наблюдений, стремление активно нарабатывать свой полевой опыт, выступать квалифицированно и абсолютно честно. Нас, орнитологов не так уж много, и о личных качествах каждого из нас коллеги могут сложить собственное мнение за более или менее недолгое время с начала выхода орнитолога на профессиональную сцену. И все же проблема «верить или не верить» имеет место.

Заграница нам поможет? Речь не о деньгах, хотя международная финансовая благотворительность тоже имеет место, и надо сказать большое спасибо за такую поддержку как иностранным коллегам, так и различным фондам.

Международный орнитологический туризм становится все более популярным на территории постсоветских стран. У нас немало мест, где иностранец может встретить виды птиц, которых он никогда раньше не видел. Для большинства «бёрдвотчеров» главная цель – именно «коллекционирование» встреченных, увиденных видов птиц.

Среди «бёрдвотчерской» публики много опытных, дотошных и очень профессионально подготовленных знатоков птиц. Но далеко не все называют себя орнитологами, как не все стремятся опубликовать

результаты своих наблюдений. А вот как раз иметь информацию от наших гостей для нас очень желательно. Собственно, и иностранные орнитологи – как профессионалы, так и любители – все чаще проводят исследования на нашей территории – самостоятельно или в составе наших орнитологических групп. Публикации таких исследователей или международных авторских коллективов – как на русском, так и на иных языках – становится все более обычной практикой, и этому надо только радоваться. Важно, чтобы эти публикации были доступны для орнитологических кругов, и заботиться об этом должны в первую очередь сами авторы.

Есть и еще одна проблема. Увы, не везде местные орнитологи готовы к такому сотрудничеству. Напротив, они относятся к «чужакам» с большей или меньшей долей ревности, а самостоятельные исследования приезжих коллег воспринимают как браконьерство и так или иначе им препятствуют. На мой взгляд, это совершенно непродуктивный подход типа «собаки на сене».

Немалая проблема состоит в отсутствии полевых определителей для огромных территорий Северной Евразии. Причем эти определители должны быть не столько на русском, сколько на английском языке. И здесь в качестве препятствий могут выступать издательские проблемы.

Что важнее всего? На мой взгляд, среди всего прочего, о чем было сказано выше, самое важное для развития нашей авифауистики – популяризация орнитологии как интересного и полезного хобби. Через это увлечение происходит обогащение орнитологии и профессиональными кадрами, и квалифицированными любителями.

Значение слов «орнитология» и «орнитолог» для большинства населения наших стран сегодня вполне понятно, и многим людям мы симпатичны. В этом нам давно и все более масштабно помогают телевизионные программы, которые любят смотреть очень многие. Надо всячески стараться через эту праздную созерцательность привлечь людей к активному интересу – через книги, фильмы, туризм и всевозможные натуралистические объединения.

Конечно, наиболее охотно включаются в такую активность «пионеры и пенсионеры». Но вовсе не только они. Налицо рост любительства среди самых разных категорий населения, особенно быстрый – среди фотоохотников. Люди тратят на общение с птицами свое время и деньги. Возникают реальные и виртуальные клубы, один за другим появляются сайты, где публикуется много снимков наших птиц от наших, а не иностранных авторов. Мировая практика показывает, что

наиболее универсальный и испытанный путь развития авифаунистики – через любительскую орнитологию.

Summary

Vadim K. Ryabitsev. Avifaunistic: Strategies and Tactics.

The problems with the Avifaunistic in the Russia and adjacent countries are discussed. The main reasons of studying low level are: vast territories and not enough “density” of ornithologists, no birdwatching traditions, not enough money for field investigations, especially in remote and difficult of access regions. We must provide our ornithologists and birdwatchers with field guides of good quality for all post soviet territories and in different languages. Everybody must have possibility to publish new information on bird areas and species in ornithological journals. We need sharply more ornithological faunistic monographs for separate regions of our countries.

Institute of Plant and Animal Ecology, Russian Academy of Sciences, Urals Branch, Yekaterinburg, 620142, RUSSIA.

Адаптационный потенциал птиц и современные условия его реализации *В.М. Галушин¹, В.О. Авданин², М.В. Бабушкин³, П.М. Глазов⁴, Н.Ю. Захарова⁵, А.В. Кузнецов⁶*

¹Россия, Москва, Московский гос. педуниверситет,
e-mail: v-galushin@yandex.ru;

²Россия, Москва, НП «Птицы и Люди»,
e-mail: avdanin_v@list.ru;

³Россия, Дарвинский гос. природный заповедник,
e-mail: babushkin02@mail.ru;

⁴Россия, Москва, Институт географии РАН,
e-mail: glazpech@mail.ru;

⁵Россия, Москва, Московский городской педуниверситет,
e-mail: natalia2317@rambler.ru;

⁶Россия, Дарвинский гос. природный заповедник,
e-mail: dgpbz@rambler.ru

*Путь в тысячу ли начинается с первого шага
Лао-цзы, VI век до н.э.*

Термин «адаптация» и его производные – одни из наиболее употребительных при описании образа жизни любых животных, включая птиц. Более того, первый толкователь явления стресса, Ганс Селье, возводит его в абсолют: «Биологическая адаптивность и есть жизнь»

(1956). Намеренно упрощая это понятие, множество толкований можно свести к двум его главным составляющим – это процесс и результат. Соответственно, рассматриваются и процессы формирования приспособлений организмов к меняющейся среде (на поведенческом и экологическом уровнях), и его результаты (морфологические, физиологические, генетические, биохимические). Анализ весьма обширной литературы и интернет-источников по этим проблемам с очевидностью свидетельствует, что приобретенные животными разнообразные адаптации и их значимость для выживания охарактеризованы значительно более полно и всесторонне, нежели особенности процесса их формирования в природных условиях. К проблеме изучения адаптаций птиц всецело приложима образная характеристика Р. Хайнда (1975), которую Е.Н. Панов приводит в книге «Поведение животных и этологическая структура популяций» (2010): «... бурное накопление фактов в этой области знаний угрожающе опережает возможности их теоретического осмысления».

Как «путь в тысячу ли начинается с первого шага», так и бесконечный процесс адаптивной эволюции начинается с первой адекватной реакции первых «продвинутых» (сообразительных) особей на изменения в окружающей среде. Поэтому мы предлагаем рассмотреть некоторые наши наблюдения и попытаться осмыслить начальные этапы адаптационного процесса, его «первые шаги» применительно к двум группам птиц, более всего имеющих основания опасаться человека: гусеобразных и хищных.

Сегодня очевидно, что деятельность человека приносит самые масштабные, быстрые, подчас внезапные изменения в жизнь абсолютного большинства птиц на абсолютно преобладающем пространстве Земли. Поэтому столь же очевидна жизненная значимость познания именно современных процессов формирования адаптаций птиц к антропогенно трансформируемой среде жизни, прежде всего, через их индивидуальное адаптивное поведение.

Сразу же отметим, какие аспекты адаптационного процесса остаются за рамками настоящей статьи. Оценивая влияние человека на рассматриваемых птиц и среду их обитания, мы не сочли корректным пересказ результатов серии блестящих современных экспериментов по изучению когнитивных способностей животных в вольерных условиях, существенно приблизивших нас к пониманию их интеллекта. Основные результаты таких исследований применительно к птицам с исчерпывающей полнотой изложены в фундаментальных монографиях, например, З.А. Зориной и её коллег (Зорина, Обозова, 2011;

Формирование..., 2013; Smirnova et al, 2014), к которым нам нечего добавить. Поэтому изложенные ниже наши сведения и рассуждения будут касаться адаптаций исключительно вольных птиц.

Во всех экологических монографиях и учебниках в той или иной форме постулируется адаптационная триада, обеспечивающая выживаемость животных: наличие возможностей для размножения (для птиц – гнездовых местообитаний), достаточность и доступность пищи, защита от хищников и других неблагоприятных факторов. Применительно к последнему компоненту важно различать реальный пресс хищничества, включая охотничье изъятие, и его потенциальную (как реальную, так и мнимую) угрозу, проявляющуюся в форме фактора беспокойства. Поскольку сегодня именно человек является наиболее значимым модулятором природной среды обитания, наши примеры также будут касаться всех трех составляющих адаптационной триады, с особым вниманием к изменчивости индивидуального поведения рассматриваемых групп птиц в отношении фактора беспокойства.

Познание закономерностей адаптогенеза предполагает поиск ответов на два противоположных вопроса: почему поведение одних видов адаптивно, а других, подчас экологически или даже филогенетически к ним близких, – дизадаптивно к антропогенно индуцируемым изменениям условий жизни? Действительно, одни виды приспособляются к таким изменениям быстро, другие – медленно, а третьи к этому неспособны. Следовательно, виды можно классифицировать как антропофилов, антропотолерантов и антропофобов (Галушин, 2005). При этом важно понять, какими поведенческими преадаптациями обладают первые две категории и почему они отсутствуют у антропофобов. Но даже один и тот же вид в одних условиях оперативно реализует свои адаптационные ресурсы, в других – медленно, в третьих – никак. Важно разобраться – какие именно условия способствуют проявлению адаптивного поведения, а какие его тормозят. Но не следует при этом абсолютизировать прямой адаптационный характер любых изменений в организме, на что справедливо обращают внимание А.А. Мосалов и Е.А. Коблик, характеризуя эколого-географические особенности окраски оперения хищных птиц (2009).

Наши исследования, результаты которых используются для обобщения адаптационных возможностей рассматриваемых птиц, проводились на территориях двух крупных регионов: в центральной части Европейской России и в Южной Азии (Индия и Кабул, Афганистан). Основные материалы, полученные в ходе выполнения длительных целевых проектов, дополнены фрагментарными данными крат-

ковременных наблюдений и сопоставлениями с некоторыми литературными данными. Период сбора исходных материалов занял почти полвека: с 1960 до 2010 гг. Часть из них опубликована нами ранее, на что будут соответствующие ссылки, но значительный и к тому же неопубликованный массив первичных сведений извлечён из записных книжек и полевых дневников, которые в данном случае и впрямь «... дарят невозможное – возвращение в минувшее» (Галушин, (1980).

Этика коллективного труда предписывает обозначить авторство отдельных частей статьи инициалами авторов. Их основное содержание подготовлено: 1.1 (Гуси и утки) – ВОА, ПМГ и ВМГ; 1.2.1 (Хищные птицы Верхневолжья) – МВБ и АВК; 1.2.2 (Хищные птицы агроценозов Верхнего Дона) – НЮЗ; 1.2.3 (Хищные птицы в Индии) – ВМГ и НЮЗ. Некоторая образность изложения во вступлении к статье и очевидная радикальность ряда советов в ее заключительной части намеренно привнесены первым соавтором (ВМГ) с целью акцентировать их дискуссионность и, тем самым, привлечь внимание к отнюдь не бесспорным положениям. Общая реакция статьи также выполнена ВМГ.

1. Факты

1.1. Гуси и утки Европейской России

1.1.1. Гуси у города Кологрива

В пойме реки Унжи напротив г. Кологрива в Костромской области существует крупная весенняя стоянка пролетных гусей, поразительно доверчивых к людям. Редкостная по нашим временам тому причина: гусей – желанной добычи каждого охотника – здесь не стреляют. Поэтому у них поразительно быстро сформировалось полезнейшее адаптивное поведение – безбоязненное отношение к безопасным людям по соседству, подчас на расстоянии ружейного выстрела, которое охотничьи птицы умеют прекрасно оценивать. Такая толерантность к людям позволяет гусям полноценно кормиться на заливных лугах первой весенней зелены. Как возникло это доверие охотничьих птиц к их потенциальным врагам – людям? Когда здесь стали останавливаться на отдых и кормежку до трех сотен гусей, межрайонный охотовед А.А. Васечкин в 1989 г. запретил охоту на них. Гуси оценили кормность Кологривской поймы и, главное, – её безопасность. С каждым годом их количество быстро возрастало, достигнув сейчас 17 тыс. особей одновременно (Glazov, Avdаниn, 2007). Среди них всегда преобладает белолобый гусь (*Anser albifrons*), так как к концу апреля доминирование в начале миграции гуменника (*A. fabalis*) уже заканчивается. В отдельные годы встречаются серый гусь (*A. anser*) и пи-

скулька (*A. erythropus*). Этому угодию постановлением соответствующих администраций был придан статус заказника «Кологривская пойма» сначала местного (2001 г.), а затем и регионального (2006 г.) значения. Были расставлены аншлаги, в местных СМИ публиковались статьи, призывающие к защите гусей. Для укрепления доверительных отношений между горожанами и птицами В.О. Авданин выдвинул идею проводить весной экологический праздник «День гуся», которая реализуется с 2004 г. под амбициозно-лихим девизом «Кологрив – гусиная столица России!». На этом празднике некоторым из нас вместе с легендарным журналистом В.М. Песковым посчастливилось воочию любоваться многотысячными стаями гусей на поразительной для охотничьих видов дистанции толерантности – в полусотне метров от моста и дамбы, заполненных сотнями любителей птиц с биноклями, фотокамерами и телеобъективами, так похожими на смертельно опасные ружейные стволы. Для надежности гусей прикормили – накануне рядом с дорогой рассыпали тонну овса. Очень важно, что гуси, поедая подкормку в 50-100 м от толпы, доверяли людям и не видели в них опасности. Благодаря местным властям, школьным учителям, сотрудникам краеведческого музея, приезжим энтузиастам-орнитологам этот фестиваль стал реальным вкладом в экологическое просвещение, в формирование уважения к уникальной пригородной гусиной стоянке, как к местной достопримечательности, заслуживающей самого бережного отношения. Этот праздник, привлекающий не только местных жителей, но и экотуристов, стал традицией, а дикие гуси, пасущиеся почти рядом с наблюдающими их людьми – обычная весенняя картина в Кологриве. Для множества присутствующих на фестивале детей и подростков такое явление – стало зримым эталоном добрых отношений птиц и людей.

В.М. Песков в газетном очерке «Пристань в лесах», включенном в многотомное собрание его сочинений (2011), особо отметил воспитательную значимость этой гусиной стоянки: «Учителя единственной в городе школы приводят к мосту ребяташек и тут проводят уроки природоведенья, объясняя, куда и откуда гуси летят, ... как живут в тундре, и непременно добавляют, что гуси почему-то любят отдыхать в Кологриве. Почему? Вопрос интересен и для взрослого человека. ... Наверное, гуси усвоили: тут, «на ладони» у Кологрива никто их не тронет».

1.1.2. Гуси на пролетных путях

Западноевропейская популяция белолобых гусей гнездится в российской Арктике, а зимует в Голландии, Германии, Бельгии и Дании.

Весной часть птиц летит через обширную территорию Русской равнины в тундру, развернувшись широким фронтом и решая тем самым проблему дефицита мест остановок и кормовых ресурсов (Авданин и др., 2010). Но при этом после комфортной зимовки в Европе, где гусей мало беспокоят, они попадают на территории, где на них идет активная охота, в том числе браконьерская, не признающая ни правил, ни сроков ее проведения.

Гуси справедливо считаются очень осторожными птицами, а охота на них – одной из самых сложных. Тогда как же они решают, казалось бы, нерешаемую проблему совместимости отдыха и кормежки с безопасностью от охотников и, особенно, браконьеров? В 2003-2014 гг. в ходе выполнения в Костромской области совместного российско-нидерландского проекта МАТРА наблюдали поведение гусей, которое можно рассматривать, как процесс формирования их толерантности к безопасному присутствию людей.

Для идентификации кодов шейных колец требовалось приблизиться к гусями стаям на 200-300 м. С этой целью автомобиль с расстояния около 400 м «ползет» к ним на предельно низкой скорости, делая частые остановки на 5-10 мин. А наблюдатели постоянно контролируют степень беспокойства гусей. Если замечены признаки, что они собираются взлететь, машина не трогалась с места, пока птицы не успокоятся. Таким образом, удавалось подъехать к гусями стае на 100-200, а на охраняемых территориях – иногда даже на 50 м. Сначала дальнейшие наблюдения в бинокли и телескопы вели из машины. Затем наблюдатели выходили и медленно устанавливали телескопы, прикрываясь машиной. Привыкнув к присутствию безопасных объектов, гуси просто переставали обращать на наблюдателей внимание. Нередко, случались даже ситуации, когда большинство птиц засыпали, складывали шеи, что делало невозможным рассматривать кольца. Тогда, учитывая установившееся доверие гусей, наблюдатели пытались вызвать у них беспокойство, чтоб читать шейные номера, используя окрики, поднятие рук и резкие движения, вплоть до подбрасывания куртки. Гуси поднимали шеи, но не особо пугались.

Сходное поведение наблюдали и при отлове гусей в Кологривской пойме с целью их мечения группой под руководством П.М. Глазова (Glazov et al, 2014). Медленный выход людей в пойму мало беспокоил гусей, а за дальнейшей суетой по установке и настораживанию ловушки они спокойно наблюдали с расстояния 200-300 м. При срабатывании ловушки, когда в сетях в первый момент бьются несколько десятков гусей, наблюдающие за этим стаи также не взлетали. Их не

пугала даже группа ловцов, бегущих как можно скорее освободить птиц. Гуси, запутавшиеся в сетку, сначала неистово бьются, но затем успокаиваются и спокойно проходят процедуру промеров, определения пола, надевание колец и ошейников. Отпущенные на свободу, они далеко не всегда улетали далеко, а часто оставались в Кологривской пойме, верные своим семейным группам, что подтверждено наблюдениями за мечеными птицами (Литвин и др., 2011).

Но нередко встречались и стаи, которые поспешно взлетали на расстоянии 400-600 м, едва заметив движущийся автомобиль. Возможно, эти гуси в данном месте или на предыдущей стоянке уже познакомились с охотниками на автомобилях или с применением дальнобойного нарезного оружия, о чем может свидетельствовать столь дальняя дистанция вспугивания. Гуси способны четко определять границы охранных зон и охотничьих угодий. Взлетая с территории охранной зоны, они сразу набирали высоту, чтоб перелететь опасный участок, где стоят или могут находиться охотники, но спокойно пересекают оживленные трассы с постоянным движением транспорта, не усматривая здесь никаких для себя угроз. Также безразличны они к тракторам и другим сельхозмашинам на полях. Вместе с тем, напуганные выстрелами с определенной машины, затем они четко реагировали на этот или похожий автомобиль, заранее перелетая от него на безопасное расстояние.

Таким образом, суперосторожные гуси идентифицировали наблюдателей как безопасные объекты иногда всего за один «сеанс» приближения к ним, отличая их от смертельно опасных охотников. Столь экологически целесообразное поведение может рассматриваться как свидетельство их высокого и быстро реализуемого адаптационного потенциала. Очевидна и полезность именно для охотничьих птиц максимально быстрой, но предельно адекватной оценки любого объекта: опасный – безопасный, что позволяет им и жизнь сохранять, и рационально использовать время не на беспрестанные перелеты, а на необходимую им кормежку.

1.1.3. Утки в Москве

Москвичей сегодня не удивишь толпами уток на городских водоемах, осаждающих своих многочисленных кормильцев и выпрашивающих еду у доброжелательных людей, по большей части пенсионеров да детей с мамашами. Ни о какой дистанции толерантности (вспугивания) при этом нет и речи: в последние два-три года в прессе и интернет-сетях появляется все больше сообщений, как утки поджидают людей уже не в воде, а на берегу, возле остановок

транспорта, у торговых киосков, подчас преследуя кормильцев в десятках метров от водоемов. Но ведь ничего подобного в Москве не выдвали всего полвека тому назад. Абсолютное большинство московских уток-попрошаек составляют кряквы (*Anas platyrhynchos*), отдельные пары которых гнездились в XIX – первой половине XX в. по окраинам Москвы в укромных местах возле некоторых водоемов, прячась вместе с выводками от людей в зарослях тростника. С 70-х гг. XX в. городская популяция кряквы стала быстро увеличиваться. Её источником стала, как считают, лётная группировка из 300-400 птиц, сформировавшаяся на прудах Московского зоопарка. К началу 10-х гг. века нынешнего численность гнездящихся в Москве крякв достигала ~900 пар, а зимующих на Москве реке и других незамерзающих водоемах – свыше 20 тыс. особей в отдельные годы. Вслед за кряквой и, вероятно, из того же источника расселения – вольных водоплавающих зоопарка – в Москве стали формироваться гнездовые группировки гоголя (*Bucephala clangula*), гнездовая численность которого возросла до почти 60 пар в 2009 г., а затем снизилась до 5-8 выводков в 2013-2014 гг., и огаря (*Tadorna ferruginea*) – более сотни пар в настоящее время. Вместе с тем, и поныне исключительно редки в Москве, казалось бы, экологически близкие крякве чирок-трескунок (*A. querquedula*), широконоска (*A. clypeata*) и некоторые другие утки Нечерноземного центра России, в отношении которых отсутствие толерантности к человеку справедливо подчеркивается, как главное препятствие в успешном освоении ими города (Животные в Москве, 2004; Avilova et al., 2003; Avilova, 2009; Авилова, 2009, 2014; Фридман, Ерёмкин, 2009; Атлас птиц города Москвы, 2014). Процесс этот продолжается, вовлекая в урбозоозы Москвы все новые и новые виды. Наблюдения 2012 г. одного из авторов (ВОА) за выводками хохлатых чернетей (*Aythya fuligula*) в парке Горького показали, что они были совершенно толерантны к посетителям, спокойно плавая между катамаранами на пруду. В отличие от крякв. чернети не выпрашивали корма, но и взрослые птицы, и даже пуховички брали предлагаемый им белый хлеб почти с руки человека. Обширный массив такого рода фрагментарных наблюдений скопился в интернет-рассылках в ожидании всестороннего анализа, обобщения и публикации в форме фундаментальной сводки.

Стремительная «оккупация» московских водоемов кряквой, рост числа гнездовых огаря и гоголя не остались без внимания московских орнитологов, природоохранной общественности, городских властей и населения в целом. Регулярные летние и зимние учеты, координируемые К.В. Авиловой, обустройство убежищ и гнездовых местообита-

ний и, главное, благожелательное отношение москвичей обеспечили благополучие московских популяций толерантных к человеку уток, вполне сопоставимое с процветанием водоплавающих птиц на водоемах Европы (Burton, 1976; Luniak, 1990; Konstantinov V.M., Nowicki W., Pichurin A.G., 1996; Kelcey, Reinwald, 2005; Avilova, 2009; Viksne et al., 2010).

Обобщая эту ситуацию, можно предположить, что одним из значимых составляющих современного адаптационного процесса у птиц является успех многолетней разъяснительной работы орнитологических и природоохранных организаций, повысивший у многих людей уровень толерантности к ним. Принимающая массовый характер подкормка птиц – один из аргументов в пользу такого предположения. Но наряду с этим в моду входят и опасные формы отношения к городским птицам: пневматическое оружие, соревнования кроу-киллеров по истреблению ворон и других пернатых обитателей городов. Резюмирующая этих плюсов и минусов влияния людей на ход адаптогенеза процесса у птиц могла бы быть выявлена сопоставлением былого и современного состояния их биоразнообразия на антропогенно преобразованных территориях. Но такие исследования фрагментарны, а их результаты не всегда оптимистичны. В Москве, например, 20-летней давности прогнозы на увеличение и сохранение разнообразия авифауны не подтвердились для 28% видового состава (Фридман, Ерёмкин, 2009). Но популяция московских уток, тем не менее, достаточно благополучна.

1.2. Хищные птицы заповедных и антропогенно трансформированных территорий

Создание системы особо охраняемых природных территорий – целевое направление полезной для животного мира деятельности человека. Общая их ценность несомненна, поэтому важно выявлять особенности адаптивной реакции разных видов на природоохранный режим таких территорий.

Современная трансформация природных экосистем человеком сопровождается широким спектром индивидуальных, популяционных и видовых реакций консументов высшего порядка – хищных птиц – на разные формы и уровни антропогенных преобразований, что адекватно отражается в особенностях их биоразнообразия (видового состава, структуры сообществ, численности), экологии и поведения. Для антропофилов умеренные антропогенные преобразования создают определенные преимущества, для антропотолерантов они относительно терпимы, а для антропофобов – неприемлемы (Галушин,

2005). При этом исключительно важно иметь в виду, что состав таких групп отнюдь не постоянен в разных регионах и при разной специфике антропогенных воздействий.

1.2.1. Верхневолжье: Дарвинский заповедник и его окрестности

Региональные особенности структуры сообществ, численности, экологии и поведения хищных птиц, их адаптационные возможности были детально изучены при разных уровнях антропогенных преобразований природных экосистем Верхневолжья – на стационарах с широким градиентом антропогенной трансформации ландшафта: от особо охраняемой природной территории Дарвинского заповедника до рекреационной зоны в окрестностях г. Череповца (Исаков, 1949, 1953; Спангенберг, Олигер, 1949; Немцев, 1953, 1956, 1988; Спангенберг, 1972; Белко, 1985; Кузнецов, 1997; Кузнецов А., Кузнецов И., 1998; Kuznetsov, 1999; Кузнецов, Немцев, 2000, 2005; Бабушкин, 2003, 2006, 2008; Babushkin, 2006; Kuznetsov, Babushkin, 2006; Кузнецов, Бабушкин, 2008; Пчелинцев и др., 2010; Бабушкин и др., 2014). Обследованные территории входят в Верхневолжский южно-таежный район подзоны европейской южной тайги и прилегают к Рыбинскому вдхр. Исследования хищных птиц ведутся здесь 70 лет: со времени возникновения водохранилища и создания заповедника в 1945 г. до настоящего времени.

Дарвинский стационар ($S=120 \text{ км}^2$) представлен природными, слаборазрушенными экосистемами на низменном полуострове Рыбинского вдхр. Более 80% его территории занято заболоченными лесами и сфагновыми болотами. Со времени образования заповедника его территория практически не подвергалась воздействию со стороны человека. За многие десятилетия поросли лесом бывшие луга, поля, вырубки и лесные сенокосы. Площадь открытых угодий с 1947 по 2006 г. сократилась почти в 6 раз – до 5 км^2 . Незначительное присутствие людей на стационаре (суммарно $<1 \text{ чел/км}^2$) – это охрана и исполнительные научные исследования.

Череповецкий стационар ($S=125 \text{ км}^2$) занимает трансформированные территории рекреационной зоны г. Череповца на побережье Рыбинского вдхр. в 50 км от заповедника. Для него характерна фрагментированность лесного покрова вследствие диффузных рубок, пожаров и частной застройки; высокая антропогенная нагрузка на территорию: 19 населенных пунктов общей площадью 33 км^2 : 5 сел, 12 дачных поселков, 2 турбазы. Плотность только местного населения в 20 раз

выше, чем в заповеднике, а рекреационная нагрузка в летние месяцы достигает 50 человек на 1 км побережья водохранилища.

На стационарах картировали гнездовые пары пернатых хищников по общепринятым методикам. Первичным материалом для оценки численности и характера распределения соколообразных на стационарах послужили около 4.5 тыс. регистраций их встреч, картирование 165 гнездовых участков, а также описание 172 обитаемых гнезд 16 видов. Успешность размножения оценивали (чаще всего – дистанционно) по количеству птенцов и слетков. Статистическая обработка материала производилась по стандартным методам (Ивантер, Коросов, 2010) с использованием пакета Statistika 6.0.

На Череповецком стационаре зарегистрировано 14 видов соколообразных, для 12 из которых доказано гнездование. В Дарвинском заповеднике встречаются 19 видов, гнездятся 14. Общими для двух стационаров были 10 видов: скопа (*Pandion haliaetus*), осоед (*Pernis apivorus*), черный коршун (*Milvus migrans*), болотный лунь (*Circus aeruginosus*), тетеревиный (*Accipiter gentilis*), перепелятник (*A.nisus*), канюк (*Buteo buteo*), орлан-белохвост (*Haliaeetus albicilla*), сапсан (*Falco peregrinus*) и чеглок (*F.subbuteo*). В Дарвинском заповеднике, кроме того, на гнездовании отмечены большой (*Aquila clanga*) и малый (*A.pomarina*) подорлики, дербник (*F.columbarius*) и кобчик (*F.vespertinus*); в окрестностях г. Череповца – пустельга (*F.tinnunculus*) и полевой лунь (*C.cyaneus*). Плотность населения хищных птиц двух стационаров оказалось сходной: 32.75 ± 0.63 и 29.8 ± 1.4 пар/100 км², но структура их сообществ радикально различалась. Близ Череповца доминировали: черный коршун (23.1%), чеглок (22%), перепелятник (16.6%) и другие обычные виды, суммарная доля которых составляла почти 90% общего населения, тогда как доля редких хищников – скопы (3.3%) и орлана-белохвоста (8.9%) лишь немногим превышала ее десятую часть. Такая структура характерна и для региона в целом.

В природных экосистемах заповедника структура сообщества противоположная: явственно доминировали именно редкие скопа (24.6%) и белохвост (22%), вкуче с двумя видами подорликов и сапсаном составляющие ровно половину суммарного населения пернатых хищников, а доля каждого из обычных видов, кроме черного коршуна (14.5%), измерялась единицами или долями процентов. Показательно, что численность обычных хищных птиц (канюка, коршуна, пустельги), доминировавших в первые два десятилетия после создания заповедника, сократилась в 6-8 раз уже к 90-м гг. (Kuznetsov, 1999). Однако, за 70 лет существования Дарвинского заповедника здесь отмечено

значительное увеличение популяций редких рыбоядных хищников: скопы (до 38-40 пар) и орлана (27-30 пар), плотность населения которых (соответственно, 4.5 и 3.1 пар/100 км²) максимальна не только для России, но и для Европы. Определяющее значение для столь высокой численности имели такие факторы, как наличие крупного, богатого рыбой водохранилища, хорошие условия для гнездования и отсутствие фактора беспокойства. В 80-х гг. их численность и продуктивность достигла здесь такого уровня, что из этого очага высокой плотности, по всей вероятности, началось расселение молодых птиц, которые осваивали соседние местообитания, биотопически сходные с заповедными. В эти годы появляются новые участки гнездования скоп и орланов на побережьях водоемов Вологодского поозерья: Шекснинского вдхр., озер Воже, Белого, Водлозера и др., где в 80 – 90-х гг. отмечено существенное, вплоть до 5-кратного, увеличение их численности (Кузнецов, Немцев, 2000; Kuznetsov, Babushkin, 2006; Кузнецов, Бабушкин, 2008; Пчелинцев и др., 2010; Бабушкин и др., 2014). В результате современную гнездовую численность орлана-белохвоста на Северо-Западе России можно оценить в 250-300 пар (в т.ч. для Вологодского поозерья – свыше 100 пар), скопы – в 600 пар (в Вологодском поозерье более 150 пар).

Сравнительный анализ экологии хищных птиц двух территорий, существенно различающихся по уровню их трансформации и беспокойства со стороны человека, позволил выявить специфику их адаптаций к современным формам антропогенного воздействия на территории Верхневолжья.

В условиях мозаичного преобразованного ландшафта Череповецкого стационара меньшие, чем в заповеднике, размеры гнездовых территорий имеют коршун (~1.5 км²) и перепелятник (~0.6 км²), по сравнению с заповедным стационаром (~5 и ~1 км²). Возможной причиной этих различий может быть дефицит пригодных для гнездования и охоты биотопов в зоне рекреации, более высокая плотность гнездования, большее разнообразие и обилие здесь корма, в т.ч. антропогенного происхождения. Для специализированных ихтиофагов – скопы и орлана, напротив, в условиях трансформированных территорий Череповецкого стационара выявлены большие по площади гнездовые территории (~15 и ~45 км²), чем в заповеднике (~8 и ~23 км²), где они находят оптимальные кормовые ресурсы на мелководных нерестилищах Рыбинского вдхр. неподалеку от гнездовий. В часто посещаемых людьми местообитаниях Череповецкого стационара пернатые хищники статистически достоверно гнездятся на более высоких деревьях

(в среднем 21 м; $n=70$) и на большей высоте (18 м), чем в заповеднике (15 м; $n=91$ и 10 м, соответственно). Эти различия справедливы также для перепелятника, скопы и орлана, а высоты гнездовых деревьев черного коршуна и чеглока на этих стационарах мало отличаются. В целом, при наличии высокопродуктивного, богатого рыбой водохранилища, редкие виды-ихтиофаги находят весьма благоприятные условия для своего обитания.

По степени антропогенного влияния на стационарах были выделены следующие зоны: минимального воздействия (участки покоя в заповеднике), слабого воздействия (окрестности кордонов, зарастающие вырубki, лесопокрытые участки мелиорированных болот, места пассивного отдыха населения), умеренного воздействия (агроценозы, зоны активного отдыха людей, дороги с интенсивным движением) и сильного воздействия (окрестности Череповца и поселков, регулярно посещаемые пляжи). В заповеднике доминируют территории с минимальным и слабым воздействием – 90% площади; вблизи Череповца преобладают зоны с сильным и умеренным воздействием – 75% площади.

В трансформированных ландшафтах Череповецкого стационара большинство хищников охотится в пределах доминирующих зон умеренного и сильного воздействия (66% всех встреч). Для Дарвинского заповедника характерна иная зависимость: 80% встреч охотящихся хищников приходится на зоны минимального и умеренного воздействия. Что касается гнездового распределения, в заповеднике наиболее бедно заселены ближайшие окрестности центральной усадьбы – по одной паре коршуна и перепелятника. В зонах минимального и слабого воздействия гнездится большинство видов, но плотность их населения здесь невелика. На участках умеренного антропогенного воздействия гнездились всего 4 вида: черный коршун, тетереви́тник, перепелятник и чеглок, но с высокой плотностью. На Череповецком стационаре бедны гнездящимися хищниками зоны и минимального, и сильного воздействия, а самые высокие показатели видового обилия и плотности населения (как антропофилов, так и антропоотолерантов) отмечены в зонах слабого и умеренного воздействия.

Прекращение хозяйственной деятельности на заповедной территории привело к исчезновению мозаики лесных и открытых территорий, оптимальной для гнездования и охоты большинства видов хищных птиц региона. В таких условиях оказались малоэффективными или даже бесполезными исторически сложившиеся адаптации обычных хищных птиц, для охоты которых оптимальны опушечные ме-

стообитания. А на обширных открытых болотах привычной добычи либо слишком мало, либо она хорошо укрыта от пернатых хищников. Такого рода дизадаптабельность на монотонных лесопокрытых территориях оказалась, вероятно, основной причиной несовместимости последствий полной неприкосновенности лесного покрова с экологией большинства экотонных видов хищных птиц: пустельги, полевого луная, обыкновенного канюка, чеглока. Вместе с тем, заповедный режим практически целиком исключил прямое преследование пернатых хищников и существенно снизил фактор их беспокойства, что в сочетании с появлением обширного, богатого кормом водно-наземного экотона – Рыбинского вдхр., создало исключительно благоприятные условия для жизни редких видов хищников-ихтиофагов.

Одной из действенных форм поддержки популяций редких видов хищных птиц стала организация биотехнических мероприятий, способствующих их выживанию и успешному размножению. В заповеднике и его окрестностях апробировано устройство искусственных гнездовых платформ, охотно занимаемых скопами, которые заняли все 8 сооружений, построенных в 2007 г.

В зоне рекреации постоянно нарастающий пресс антропогенного воздействия формирует у птиц толерантность к нецелевому беспокойству со стороны человека, например, через отмеченное здесь уменьшение дистанции вспугивания с гнезд по сравнению с таковой в природных условиях обитания (достоверность этих различий через Mann-Whitney test: Зкоршун=4.18, $p<0,01$; Зперепелятник=1.07, $p=0.28$; Зканюк=1.05, $p=0.25$; Зорлан=2.67, $p<0,01$; Зчеглок=3.14, $p<0.01$). В антропогенном ландшафте расширяется и набор приемов кормодобывания. Отдельные пары черного коршуна приспособились подбирать пищу на стоянках туристов. Несколько меняется и время охотничьей активности пернатых хищников, которое приходится на ранне-утренние и поздне-вечерние часы, когда на кормовых участках находится минимальное количество людей. Виды-ихтиофаги приспособились охотиться, следуя за судном и выхватывая из воды оглушенную рыбу. Противоречивое влияние рекреации заключается, вместе с тем, в появлении пищевых остатков на стоянках отдыхающих, как правило, хорошо известных хищникам, что облегчает им сбор дополнительных кормов.

На фоне всестороннего усиления антропогенного пресса важными представляются адаптации редких видов к безопасному присутствию людей. С увеличением градиента антропогенной трансформации местообитаний доля в сообществе редких хищников-антропофобов

уменьшается, но охотничье использование ими таких территорий нередко сохраняется. Кроме того, недавние случаи гнездования вблизи г. Череповца скопы (в 2 км) и орлана-белохвоста (в 1,5 км) могут, возможно, свидетельствовать о начинающемся процессе адаптации и крупных редких хищных птиц к умеренному антропогенному воздействию.

На Дарвинском стационар заповедный режим привел к образованию нефрагментированного лесного ландшафта, сходного с доантропогенным. Для значительной части обычных видов хищных птиц это затруднило возможность полноценно использовать исторически сформировавшиеся адаптации к добыванию корма на открытых пространствах лугов, полей и вырубок, что и послужило наиболее вероятной причиной сокращения численности или полного исчезновения из заповедника, прежде всего, наземно-эктонных миофагов: канюка, полевого луны и пустельги, а также орнитофага чеглока.

Обобщая изложенное выше, можно допустить, что в некоторых регионах (например, в тайге) воздействие на отдельные группы птиц (например, на пернатых хищников) такого позитивно антропогенного фактора как создание особо охраняемых природных территорий носит селективный характер. Вне всякого сомнения, оно безусловно полезно для редких видов (прежде всего, антропофобов), но не всегда благоприятствует обычным видам: антропофилам и антропотолерантам, адаптированным к безопасному присутствию человека, но нуждающимся в открытых охотничьих участках.

Важно также подчеркнуть, что особое природоохранное значение имеет проводимое заповедником системное экологическое просвещение местного населения (прежде всего, школьников и студентов), специально ориентированное на разъяснение природного значения хищных птиц, необходимости их охраны в целях формирования взаимной толерантности человека и пернатых хищников, как этической предпосылки их устойчивого сосуществования в Верхневолжье.

1.2.2. Верхний Дон. Агрландшафты

Лесостепной ландшафт Черноземья полностью преобразован человеком, превращен в лесополье с вкраплениями древесной растительности преимущественно в виде искусственных насаждений – линейных лесополос и отдельных лесных фрагментов, а также непригодных для сельского хозяйства небольших байрачных лесов – поросших густолесьем и кустарником оврагов и балок. Целевые исследования особенностей адаптивной экологии и поведения птиц в этих условиях два десятилетия (1992-2012 гг.) велись на правом берегу Верхнего Дона

в Липецкой области на стационаре «Плющань» (50 км², в т.ч. 3.2 км² леса), включающем одноименный участок заповедника «Галичья гора» (Галушин и др., 1998; Захарова-Кубарева, 1998; 2001; Галушин и др., 2000; Соловков и др., 2009). Особое внимание уделяли обитателям самых мелких участков – лесных микрофрагментов площадью менее 10 га: на стационаре было выделено три заросшие балки площадью 2.0; 0.9 и 0.7 га. Существенная их особенность как гнездовых местообитаний птиц – постоянное присутствие людей в самой непосредственной близости от гнезд. Правомочно было ожидать, что эти особенности не могли не сказаться на образе жизни и поведении обитателей лесных микрофрагментов – не только преимущественно мелких воробьиных птиц опушечного комплекса, но и пернатых хищников.

Обнаружение в них жилых гнезд канюков и коршунов (всегда только по одной паре в каждой балке) оказалось для нас совершенно неожиданным из-за несоответствия этих мелких куртин лесной растительности принятым представлениям о гнездовых местообитаниях относительно крупных пернатых хищников. Всего на Верхне-Донском стационаре учтено 9 видов гнездящихся хищных птиц: черный коршун, тетеревиный, перепелятник, канюк, осоед, орел-карлик (*Hieraetus pennatus*), луговой лунь (*Circus pygargus*), чеглок и пустельга. Их общая численность в годы наиболее полных учетов колебалась от 14 до 23 пар (28 – 46 пар/100 км² общей территории или 437.5 – 718.7 пар/100 км² лесопокрытой площади). Столь высокая плотность населения хищных птиц фрагментированного ландшафта Черноземья – убедительное свидетельство экологической ценности лесных микрофрагментов и особой значимости их сохранения в системе малых кластерных заповедников (Сарычев, 1992). Доминировали на Плющани коршун (2-4 пары ежегодно, численность постепенно снижалась) и канюк (5-7 пар, численность стабильна). Мелкие сокола перестали гнездиться на стационаре в середине 90-х гг. ввиду почти полного исчезновения их гнездопоставщиков – сорок и ворон, по всей вероятности, истребленных здесь куницей. Остальные виды гнездились не ежегодно в количестве 1-3 пар. Соответственно, заслуживающие обсуждения сведения по адаптивной экологии и поведению получены для коршуна и канюка.

Для количественной характеристики некоторых адаптивных особенностей гнездовой экологии и поведения хищных птиц в разные годы были предложены неизбежно субъективные, но не лишённые, на наш взгляд, здравого смысла балльные оценки (Галушин, Соскова, 1976; Галушин, 1978, 2005; Галушин и др., 2000). В обобщенной и

несколько модифицированной форме они могут быть представлены в следующих градациях.

Адаптивность гнездования.

Доступность гнездовых деревьев. 1 балл: легко доступные (способные удержать человека ветви начинаются ниже 3-х метров от земли, что позволяет без затруднений добраться до гнезда). 2 балла: средnedоступные (прочные ветви начинаются на высоте 3-5 м, гнездо доступно при некоторых навыках лазанья). 3 балла: труднодоступные (надежные ветви начинаются выше 5 м от земли, добраться до гнезда без длительной тренировки или специальных приспособлений невозможно).

Укрытость гнезд. 1 балл: слабо укрытые (видны почти отовсюду с расстояния более 50-100 м). 2 балла: средне укрытые (видны при подходе ближе 50 м и не со всех сторон). 3 балла: очень укрытые (чтоб рассмотреть гнездо даже в 10-20 м от него, нужно обходить по кругу гнездовое дерево, всматриваясь в густосплетение, например, еловых ветвей).

Толерантность гнездового поведения.

Дистанция вспугивания. 1 балл: наиболее пугливые особи улетают с гнезда, увидев человека в 50-100 м. 2 балла: то же поведение в 30-50 м. 3 балла: наиболее терпеливые птицы скрытно покидают гнездо в 20-30 м от приближающегося наблюдателя.

Защитное поведение. 1 балл: самые беспокойные птицы – постоянно с криком кружат над наблюдателем у гнезда. 2 балла: иногда молчаливо пролетают над участком. 3 балла: наиболее осторожные пары – после слета с гнезда не летают над ним даже молча.

Гнездовья 4-х видов хищных птиц и ушастой совы (*Asio otus*) обнаружены во всех трех модельных микрофрагментах на Верхнем Дону и еще в двух таких же крошечных лесных участках на Верхней Оке и Нижней Волге. Большинство гнезд располагалось в приопушечной полосе, что характерно для этих видов. Несколько упрощая сложную картину, можно сказать, что в балках и по опушкам гнезда канюков строятся на относительно низких деревьях, но более укрыты, чем в лесу. Гнезда коршуна ни разу не располагались далее 50 м от опушек, вдоль которых проходили грунтовые дороги. А одна пара продемонстрировала поразительную терпимость к чрезвычайному фактору беспокойства. Её гнездо располагалось на крутом склоне к Дону в 30 м от оживленной дороги и, что особенно удивляет, всего в 300 м от известнякового карьера, где ежедневно в полдень гремели мощные взрывы. В один из сезонов это же гнездо было занято канюками.

Об опасности камнепада сообщал щит, установленный почти рядом с гнездом, но соблюдение правил безопасности не позволяло наблюдателям отследить реакцию их обитателей на душераздирающий вой предупреждающей сирены и, главное, на падающие поблизости камни. Однако результат размножения в этом уникальном гнезде оказался вполне положительным – в обоих случаях его благополучно покинули слетки. Один из ключевых микрофрагментов (балка Дальне-Северная) располагался чуть дальше – примерно в 0.5 км от карьера, но близкие взрывы не препятствовали поочередному гнездованию здесь коршунов и канюков.

В условиях абсолютно доминирующего открытого ландшафта, изрезанного густой сетью полевых дорог, для обитателей лесных фрагментов жизненно значимы адаптации к высокому уровню фоновому фактору беспокойства, к подавлению их естественного страха перед людьми. Такой барьер – серьезное препятствие для традиционно осторожных пернатых хищников, требующее каких-то форм приспособительного поведения для его преодоления. Заметные различия в поведении были выявлены для канюков и коршунов, гнездящихся в лесу и изолированных микрофрагментах. Многократно было отмечено: обнаружив наблюдателя еще в 50-100 м от гнезда в лесу, чаще всего они начинают волноваться и с беспокойным криком сопровождают нарушителя до тех пор, пока он не покинет гнездовый участок. Такая реакция многократно описана и вполне соответствует видовым поведенческим стереотипам этих видов. Совершенно иначе реагируют на появление того же самого раздражителя хищники, живущие в балке. При прохождении наблюдателей вдоль опушки даже всего в 10-20 м от жилого гнезда птицы затаиваются, вжимаясь в лоток и внимательно следя за людьми. В случаях остановки наблюдателя, птица молча незаметно исчезала без единого вскрика и никак себя не проявляла в течение всего времени пребывания людей под гнездом. Иногда хищник скрытно улетал от гнезда заранее, но и при этом взрослые птицы никогда не кружили с криками над гнездовым участком. За многие десятки наших посещений укрытых в балках гнезд такого рода характер поведения канюков и коршунов воспроизводился практически без изменений. Определенное адаптивное значение таких поведенческих различий объяснимо: на «рассекреченном» тревожными криками участке в лесу жилое гнездо отыскать все же непросто, тогда как в крошечном микрофрагменте оно обречено на быстрое обнаружение. Для искателей гнезд эта связь как-то прослеживается. А для канюка или коршуна? Похоже, что это тоже так.

На первый взгляд, анекдотично выглядит предположение, что скрытность поведения взрослых хищников вызвана назойливыми орнитологами, но внимательные наблюдения все же свидетельствуют об определенной его адресности. Следует заметить, что проезжающие вблизи гнезд машины и трактора, пасущиеся стада, совершенно безопасные для птиц занятые своим делом работники сельского хозяйства, не вызывали у пернатых хищников ни малейшего беспокойства. Более того, их не смущало ни громкое (но не всегда литературное) общение пастухов с непослушными коровами, ни даже хлесткое, подчас идентичное ружейным выстрелам, шелканье кнутом. Однако, появление на гнездовом участке тихих, но незнакомых людей с биноклями воспринималось хищниками настороженно. Если наблюдатель вдруг останавливался вблизи гнезда и направлял на него бинокль, птица вжималась в лоток, стремясь остаться незамеченной. Но стоило шагнуть в сторону гнезда, как она его покидала.

Стало быть, следует допустить, что отдельные птицы способны улавливать безразличное и, напротив, потенциально опасное поведение людей, выявлять исходящую от них угрозу и реагировать на неё соответствующим образом. Столь дифференцированное поведение позволяет сохранять бдительность, но не тратить попусту время и энергию окрикивания на безопасное присутствие людей, а потому вполне правомочно считать его адаптированным к условиям жизни в агроценозах.

Наши материалы подтверждают справедливость постулата, четко сформулированного А.Б. Костиным (1995) применительно к лесостепному Черноземью: «Наиболее значимой адаптацией хищных птиц к глубокой антропогенной трансформации ландшафта является постепенная приспособляемость отдельных пар, а затем группировок к постоянному соседству с человеком, характерная для наиболее пластичных видов». Реализация триады адаптационного потенциала пернатых хищников направлена здесь, в первую очередь, на поиск пусть даже минимально пригодных гнездовых местообитаний вблизи мест охоты, а также на обеспечение безопасности гнездования, в том числе от хищничества куницы (Костин, Большаков, 1991; Галушин и др., 1994; Костин, 1995). Важнейшую адаптивную роль играют скрытное поведение и терпимое отношение к интенсивному, но по большей части нейтральному фактору фонового беспокойства. Эти особенности свидетельствуют о формирующейся в агроценозах Черноземья адаптационно значимой умеренной взаимной толерантности друг к другу хищных птиц и местных жителей.

1.2.3. Индия: урбо- и агроценозы

Идеальные возможности для максимально полной реализации адаптационного потенциала экологически пластичных хищных птиц сложились в современных урбо- и агроценозах Индии, где в 70–80-х гг. XX в. проводили специальные учеты и краткосрочные обследования их населения (Галушин, 1969, 2005, 2007; Galushin, 1971, 1974, 2014; Ganguli, 1975; Ali, Grubth, 1984; Sahdev, 1987; Malhorta, 1996; Khacher, 1996; Galushin, Zakharova, 1998, 2014; Harvey et al., 2006). В Дели (~150 км²) численность хищных птиц составляла 3000–3200 гнездовых пар со средней плотностью населения 19.3 пары/км². Абсолютно доминировали черный коршун (сокращение за 30 лет с 2400 до 2000 пар), бенгальский гриф (*Gyps bengalensis*; рост городской популяции с 400 до 1000 пар, но в 90-х гг. наступил крах населения вида по всей стране) и стервятник (*Neophron percnopterus*; ~100 пар). На одном из контрольных участков площадью 85 га в Старом Дели весной 1969 г. учли, например, 65 жилых гнезд коршуна (76.5 пар/км²). Столь уникальная численность, какой не доводилось видеть ни в одном городе мира, – самое выразительное доказательство беспрецедентно высоко-го адаптационного потенциала пернатых хищников.

Какие факторы адаптационной триады оказались наиболее благоприятными для них в Индии? Сравним их с условиями жизни хищных птиц в двух других городах Южной Азии: Кабуле и Ханое. Возможности для гнездования во всех трех урбоценозах относительно сходные. Самые обильные пищевые ресурсы для них сосредоточены в Дели, меньше их в других городах (практически нет пищи для некрофагов). Но главное отличие – в безопасности существования. В Афганистане никаких признаков толерантного отношения местных жителей к птицам не было отмечено. Более того, подростки и даже взрослые мужчины имели при себе качественно изготовленные дальнобойные рогатки, из которых они постреливали птиц, но не на еду, а ради самого процесса стрельбы, так как добытых птиц обычно выбрасывали. А во Вьетнаме нередко птиц ловят как съедобную добычу. Принципиально иное – самое благожелательное – отношение к животным свойственно индийцам, оно заложено многовековыми канонами индуизма. Учение о реинкарнации, о переселении человеческих душ в самых разных животных, которое надежно блокирует любые охотничьи инстинкты, было замечено и Владимиром Высоцким: «Хорошую религию придумали индусы». Безукоризненно экологичную, добавим от себя.

Вероятно, этими особенностями трофических связей и безопасности существования можно объяснить столь разительные отличия

в биоразнообразии пернатых хищников в трех городах Южной Азии. Уникальное обилие хищных птиц Дели резко контрастирует с почти полным их отсутствием в Кабуле (за 4 года зарегистрировали всего 4 пары двух видов: черного коршуна и обыкновенной пустельги) и в Ханое (где краткосрочные наблюдения не выявили ни одной особи пернатых хищников).

Сформированная за многие века безбоязненность хищных птиц Индии в отношении человека поистине беспредельна. Делийские коршуны, например, в острой конкурентной борьбе с домовыми воронами (*Corvus splendens*) не только добывают отбросы белковой пищи (обрезки баранины и курятины на рыночных помойках), но не брезгуют мучными изделиями (кусочками хлеба и лепешек). На официальных приемах на открытом воздухе коршунам подчас удавалось похитить прямо с разносимых официантами подносов не только мясные фрикадельки или маленькие сосиски, но и кусочки жареного теста. Ученики школы при посольстве баловали птиц своими завтраками, подбрасывая вверх печенье, где коршуны его изящно подхватывали и налету поедали. Они запоминали своих благодетелей и, похоже, выпрашивали подачку, кружа над ними с характерным верещанием. Но точно так же коршуны запоминали и своих обидчиков, один из которых (ВМГ) неосторожно забрался к их гнезду неподалеку от своей квартиры в Дели и был преследуем его владельцами в течение всего летнего сезона 1968 г. Возможное толкование такой необычайной агрессивности: не испытывая ни малейшего страха перед человеком, коршуны восприняли любопытного орнитолога, как большую, опасную для гнезда обезьяну, стаи которых разбойничают в индийских городах, заслуживающую достойного отпора (Галушин, 1980).

В информационном поле пернатых хищников Индии отсутствует такой сигнал опасности, как человек с ружьем. Но по иронии судьбы именно здесь их подстерегала «информационно нулевая» жестокая опасность, недоступная органам чувств, но вызвавшая с середины 90-х гг. XX в. внезапный крах огромной популяции бенгальского грифа по всему Индийскому субконтиненту, где еще 30 лет назад он численно доминировал над всеми другими пернатыми хищниками. Впервые массовая гибель бенгальских грифов была обнаружена в Национальном парке Кеоладео в 180 км южнее Дели, где за несколько лет их численность упала на 90-95% (Prakash, 1999). Основной причиной этой орнитологической катастрофы признан ветеринарный препарат диклофенак. Им в массе обрабатывали коров, в случае гибели которых их туши поедали грифы, а диклофенак смертельно поражал почки не-

крофагов (Green et al., 2004; Naoroji, 2006; Risebrough, 2006). Этот трагический пример – тревожный «звонок» о том, что даже массовые процветающие виды внезапно могут стать беззащитны перед скрытыми угрозами, не содержащими для птиц никаких предупреждающих информационных сигналов. И грозное напоминание защитникам живой природы о всеобъемлющей значимости подзабытого сегодня призыва: «Люди, будьте бдительны!»

2. Суждения

Вернемся к вопросам, заданным во вступлении к статье. Каковы самые начальные этапы адаптационного процесса, его «первые шаги» на долгом пути приспособительной эволюции? Почему поведение одних видов адаптивно, а других, подчас экологически или филогенетически к ним близких, – дизадаптивно к антропогенно индуцируемым изменениям условий жизни? Какими поведенческими преадаптациями обладают антропофилы и антропотолеранты и почему они отсутствуют у антропофобов?

Изложенные выше сведения не дают четкого ответа на поставленные вопросы, но предоставляют некую фактологическую основу как для самых разных суждений на этот счет, так и для размышлений о путях дальнейших исканий в области познания хода адаптогенеза. Его начало выглядит достаточно отчетливо: любые адаптации популяционного и видового уровня начинаются с приспособительного поведения отдельных особей (Галушин, 1982, 2008). И здесь мы полностью согласны с мнением многих зоологов об «интеллектуальной разнокачественности» особей и даже видов в животном мире. Преимущества последних при расселении в новые местообитания охарактеризовал С.С. Москвитин (2001): «Соотношение видов, особенно на антрополизированных территориях, будет меняться в сторону... видов «интеллектуалов», ибо они имеют более высокую скорость перехода индивидуального опыта на популяционный уровень». Высказываемые на конференциях (В.Т. Бутьев) и в интернете (К.Е. Михайлов, Е.Э. Шергалин и др.) мысли о «пассионарных видах», о «видах-выскачках» (Леонович, 1991) вполне приложимы и к «пассионарной разнокачественности» составляющих их особей. Эксперименты по приручению больших синиц (*Parus major*) показали, что на преодоление страха перед человеком у отдельных особей уходило час-два, а брать корм с рук и выпрашивать его несколько выводов научились друг у друга за два дня (Мантейфель, 1980; Мир животных: зоосо/есо-ето/). Известны случаи, когда синицы осенью как бы напоминали – «пора вешать кормушку: стучали в стекло, залетали в открытую форточку»

(ВОА), а пойманные, окольцованные и выпущенные на волю практически немедленно отправлялись за кормом в ту же ловушку. Сходное поведение было выявлено у скворцов (*Sturnus vulgaris*) и других птиц (Благосклонов, Авилова, 2002). Эти наблюдения подтверждают видовые, местные и индивидуальные различия в длительности формирования толерантности к человеку – от нескольких дней или даже часов у воробьиных птиц до нескольких лет у преследуемых людьми водоплавающих и хищных. Большинство птиц еще не преодолели страх перед человеком, но удостоверившись в его безопасности, достаточно быстро к нему привыкают. К тому же замечено, что птицы более насторожены в отношении одиночных людей или небольших групп, а в городской сутолоке они чувствуют себя в большей безопасности, вероятно, понимая, что из толпы по ним стрелять никто не будет. Приведенные выше и многие другие примеры подчеркивают значимость познания когнитивных способностей птиц как основы их адаптогенеза. Поэтому в завершение наших суждений – выдержка из письма одного из соавторов (ВОА):

«...имея дело с пернатыми братьями нашими меньшими, помните – даже в самой маленькой птичьей головке есть разум, и живет это существо не только инстинктами и рефлексами. В большей степени это наша проблема, что мы не можем их понять».

3. Советы

В заключение – отечественная классика: что делать? Как научиться понимать разум птиц? Каким образом можно поспособствовать познанию современных особенностей их адаптогенеза и необходимых для этого условий его реализации?

В самом общем плане – признать описательную орнитологию правомочным и значимым направлением развития современной науки, а не пройденном еще в прошлом веке её этапом. Рекомендация выглядит исходящим от ретроградов анахронизмом, но только скрупулезные наблюдения за поведением и образом жизни отдельных особей, сравнение их друг с другом позволяют выявлять индивидуальную специфику: лабильность и консерватизм, большую или меньшую способность осваивать новые пищевые, гнездовые и защитные ресурсы, быстрее или медленнее приспосабливаться к постепенным или радикальным, мелким или масштабным антропогенно индуцированным изменениям условий существования. Современные подходы справедливо требуют видеть «лес за деревьями», но для анализа и поиска обобщений процессов адаптогенеза не менее важно тщательно рассмотреть и каждое «дерево в лесу». Быть может, настало время

дополнить экологически важные вычисления именных, но обезличенных индексов, описывающих свойства популяций и иных множеств особей, адаптивно значимыми личностными характеристиками отдельных индивидуальностей. Справедливости ради нужно сказать, что наблюдения в природе, специальные исследования и эксперименты уже накопили немало фактов, свидетельствующих о разных способностях особей и видов к адекватности и скорости реакций на сигналы об изменениях в окружающей среде, позволяющих выявлять удачные поведенческие и экологические «новации», адаптивные отклонения от стереотипов, оценивать характер их перехода на видовой уровень по схеме: «талантливые» особи – «талантливые» группы – «талантливые» виды. Многое в этом процессе зависит и от специфики среды, поскольку стабильное, комфортное существование замедляет или даже блокирует адаптивные отклонения от стереотипного поведения, а его изменчивость, информационная напряженность ускоряют темп адаптаций. Не лишено логики предположение, что различия адаптационных способностей видов и географических популяций кроются в их преадаптациях к освоению меняющихся условий жизни, выраженных в доле «талантливых», информационно-лабильных особей, способных быстро и адекватно (т.е. приспособительно) реагировать на непредсказуемые антропогенно индуцированные преобразования привычных местообитаний и внедряться в их новые, далекие от стереотипных модификации, например, в агро- и урбоценозы. Это будут, прежде всего, особи наиболее толерантные, которые и составляют адаптационный ресурс вида.

Изложенные здесь подходы приложимы не только к анализу современных адаптационных процессов, но и к их прогнозированию, к оценке формирования орнитологического разнообразия антропогенно трансформируемых территорий в будущем. Более того, на такой основе возможна некоторая корректировка этих процессов в целях поддержания и развития взаимной толерантности человека и птиц как значимой предпосылки их устойчивого сосуществования.

Наполнить эти логические построения достоверным фактическим материалом можно лишь по принятым канонам обмена научной информацией, прежде всего, через её публикацию. Но совершенно очевидно, что рейтинговые журналы такого рода фактологию не принимают, а потому необходимо возрождать уважительное отношение к местным изданиям, к тезисам разного рода и уровня конференций, не считая их уничижительно «братскими могилами», а признавая копилками важных исходных данных, необходимых, в том числе, для

познания процессов адаптогенеза. Отдельный и непростой разговор о научно-информационной ценности интернета. Опыт наших изысканий подсказывает, что под многослойными завалами пустышек, красиво упакованных подделок (в т.ч. с помощью видео- и фото-шопа) или просто пирамидами «информационного мусора» попадают и правдивые истории об адаптивном поведении диких животных. Но как разгрести эти «Авгиевы конюшни» в поиске редких «жемчужин истины»? Как отделить «зёрна от плевел»? Просматривать всё и вся – не под силу занятому наукой человеку, а пути оптимизации этого крайне трудоемкого, но мало эффективного занятия пока неисповедимы. Быть может, найдется подвижник, который составит нечто вроде путеводителя для облегчения блужданий в дебрях современного интернета в поисках действительно научной информации?

Очевидно, что предложенные здесь трактовки адаптогенеза и путей его познания носит поисковый характер, а потому требуют всестороннего обсуждения и, главное, дальнейших целевых изысканий.

Литература

Авданин В.О., Глазов П.М., Литвин К.Е., Синицын М.Г., Анисимов Ю.А., Дмитриев А.Е., Грабовский В.И., Мельников В.Н., Покровская О.Б. 2010. Сохранение миграционных остановок гусей в Верхневолжье//Мат-лы международной научно-практической конференции «Регионы в условиях неустойчивого развития», т.2. Кострома-Шарья: 321-325.

Авилова К.В. 2009. Динамика численности и распространения редких видов водоплавающих птиц в Москве//Редкие виды птиц Нечерноземного центра России. Мат-лы IV совещания: 154-158. **Авилова К.В.** 2014. Редкие виды водоплавающих птиц Москвы: динамика с 1985 по 2014 гг.//Редкие виды птиц Нечерноземного центра России. Мат-лы V совещания: 93-97.

Атлас птиц города Москвы. 2014. «Фитон XXI», М., 332 с.

Бабушкин М.В. 2003. Хищные птицы окрестностей г. Череповца//Мат-лы IV конференции по хищным птицам Северной Евразии. Пенза: 129-132.

Бабушкин М.В. 2006. Влияние антропогенной трансформации ландшафта на структуру сообщества хищных птиц западной части Вологодской области//Труды Дарвинского заповедника, вып. 16. Череповец: 21-29. **Бабушкин М.В.** 2008. Хищные птицы пригородной зоны города Череповца//Редкие виды птиц Нечерноземного центра России. Материалы III совещания: 257-258.

Бабушкин М.В., Кузнецов А.В., Демина О.А. 2014. Новые данные по численности и распределению скопы и орлана-белохвоста на крупных водоемах Северо-Запада России//Редкие виды птиц Нечерноземного центра России. Мат-лы V совещания: 269-271.

Белко Н.Г. 1985. Скопа в Дарвинском заповеднике//Хищные птицы и совы в заповедниках РСФСР: 116-130.

Благосклонов К.Н., Авилова К.В. 2002. Город и природа//Центр охраны дикой природы: 183 с.

Галушин В.М. 1969. Крупная синантропная популяция черных коршунов в Дели (Индия)//Орнитология в СССР, Книга вторая. Материалы Пятой Всесоюзной орнитологической конференции. Ашхабад: 161-164.

Галушин В.М. 1978. Гнездование хищных птиц в окрестностях Катромского озера (Вологодская область)//Фауна и экология позвоночных животных. Сборник трудов Московского гос. педагогического института им. В.И. Ленина: 20-41.

Галушин В.М. 1980. Хищные птицы леса. Жизнеописание, проблемы, решения. М.: 158 с. **Галушин В.М.** 1982. Адаптации хищных птиц к современным антропогенным воздействиям//Зоол. журнал, 61, вып.7: 1088-1096.

Галушин В.М. 2005. Адаптивные стратегии хищных птиц. Докт.дисс. М.: 50 с. **Галушин В.М.** 2007. Адаптивные стратегии и информационные связи хищных птиц//Научные труды Московского педагогического гос. университета. Сборник статей: 326-338.

Галушин В.М. 2008. Особенности экопластики хищных птиц//Изучение и охрана хищных птиц Северной Евразии. Мат-лы V Международной конференции по хищным птицам

Северной Евразии. Иваново: 80-82. **Галушин В.М., Захарова-Кубарева Н.Ю., Романов М.С.** 2000. Особенности гнездования и поведения хищных птиц в

лесных микрофрагментах на Верхнем Дону//Природа Верхнего Дона, вып.2. Липецк: 13-28. **Галушин В.М., Костин А.Б., Кубарева Н.Ю.** 1994. Хищные

птицы урочища Плющань на Верхнем Дону//Современное состояние растительного и животного мира Липецкой области и проблемы их охраны,

Часть 2. Липецк: 16-21. **Галушин В.М., Костин А.Б., Кубарева Н.Ю., Мечникова С.А., Романов М.С.** 1998. Значение микрофрагментов лесной

растительности для сохранения разнообразия хищных птиц в агроценозах правобережья Верхнего Дона//Редкие виды птиц Нечерноземного центра

России: 174-178. **Галушин В.М., Соскова Е.А.** 1976. Сравнительная характеристика гнездования обыкновенного канюка в условиях заповедного

и общего режима//Тез. Всесоюзной научной конференции зоологов педвузов. Пермь: 220-223.

Животные в Москве. 2004. «Пасья», М. 176 с.

Захарова-Кубарева Н.Ю. 1998. Лесные микрофрагменты как значимые гнездовые местообитания хищных птиц//Третья конференция по хищным

птицам Восточной Европы и Северной Азии, Часть I. Ставрополь: 45-46. **Захарова-Кубарева Н.Ю.** 2001. Адаптации хищных птиц к жизни в лесных

микрофрагментах среди агроландшафтов Восточно-Европейской лесостепи// Мат-лы Международной конференции (XI Орнитологической конференции). Казань: 248-249.

Зорина З.А., Обозова Т.А. 2011. Новое о мозге и когнитивных способностях птиц//Зоол. журнал, т.90, № 7: 784–802.

Ивантер Э.В., Коросов А.В. 2010. Элементарная биометрия. Петрозаводск. 105 с.

Исаков Ю.А. 1949. Краткий очерк фауны млекопитающих и птиц Молого-Шекснинского междуречья до образования водохранилища//Труды Дарвинского гос. заповедника, в.1: 137-171. **Исаков Ю.А.** 1953. Общий очерк фауны района Рыбинского водохранилища//Сб. «Рыбинское водохранилище», часть 1.

Костин А.Б. 1995. Прямое и косвенное влияние антропогенных факторов на хищных птиц лесостепи//Мат-лы Российско-Украинской научной конференции, посвященной 60-летию Центрально-Черноземного заповедника: 207-209. **Костин А.Б., Большаков Н.М.** 1991. Основные закономерности размещения гнезд лесных видов хищных птиц в Центрально-Черноземном заповеднике//Животный мир Европейской части России, его изучение, использование и охрана. Межвузовский сборник научных работ: 125-132.

Кузнецов А.В. 1997. Изменение биоразнообразия под влиянием антропогенной трансформации ландшафта и режима заповедности на примере сообщества хищных птиц//Динамика разнообразия животного мира: 80-86. **Кузнецов А.В., Бабушкин М.В.** 2008. Распространение и численность орлана-белохвоста в Вологодском поозерье и юго-восточном Прионежье//Пернатые хищники и их охрана, вып.13: 13-20. **Кузнецов А.В., Кузнецов И.А.** 1998. Структура сообщества хищных птиц как интегральный индикатор состояния среды и некоторые подходы к ее изучению//Мат-лы 3-й конференции по хищным птицам Восточной Европы и Северной Азии, Часть 1. Ставрополь: 69-71. **Кузнецов А.В., Немцев В.В.** 2000. История формирования и современное состояние популяций скопы и орлана-белохвоста на Рыбинском и Шекснинском водохранилищах//Редкие виды хищных птиц севера лесной зоны Европейской части России: перспективы изучения и пути охраны. Череповец: 33-35. **Кузнецов А.В., Немцев В.В.** 2005. Основные тенденции изменения фауны и численности хищных птиц Дарвинского заповедника за шестидесятилетний период его существования//Мат-лы юбилейной научной конференции, посвященной 60-летию Дарвинского гос. природного биосферного заповедника. Череповец: 58-62.

Леонович В.В. 1991. О характере расселения некоторых видов птиц: «виды-высочки»//Мат-лы X Всесоюзной орнитологической конференции, том 2, часть 2. Минск: 32-33.

Литвин К.Е., Грабовский В.И., Покровская О.Б., Анисимов Ю.А. 2011. Опыт отлова белолобых гусей (*Anser albifrons*) на весеннем пролете//Гусеобразные северной Евразии: география, динамика и управление популяциями. Тезисы докладов. Элиста, Калмыкия: 49-50.

Мантейфель Б.П. 1980. Экология поведения животных. «Наука», М.

Мосалов А.А., Коблик Е.А. 2009. Эколого-географические тренды окраски оперения хищных птиц (*Aves: Falconiformes*) как отражение их эволюционной биогеографии//Сб. трудов Зоологического музея МГУ, том 50: 299-322.

Москвитин С.С. 2001. Авидинамика центральной части Евразии//Мат-лы Международной конференции (XI Орнитологическая конференция). Казань: 448-450.

Немцев В.В. 1953. Птицы побережий Рыбинского водохранилища// Сборник «Рыбинское водохранилище», часть 1. **Немцев В.В.** 1956. Охотничье-промысловые водоплавающие птиц Рыбинского водохранилища и пути их хозяйственного освоения. Труды Дарвинского гос. заповедника, вып. 3, Вологда: 291-294. **Немцев В.В.** 1988. Птицы//Фауна Дарвинского заповедника: 29-57.

Панов Е.Н. 2010. Поведение животных и этологическая структура популяций. М. 424 с.

Песков В.М. 2011. Окно в природу, Книга 6. М. 272 с.

Пчелинцев В.Г., Бабушкин М.В., Кузнецов А.В. 2010. Распределение и численность орлана-белохвоста (*Haliaeetus albicilla*) и скопы (*Pandion haliaeetus*) на северо-западе России//Вестник Санкт-Петербургского университета, серия 3, вып.1: 6-18.

Сарычев В.С. 1992. Репрезентативность малых заповедных территорий и их роль в охране региональной фауны//Орнитологические исследования в заповедниках, Сборник научных трудов. М.: 184-189.

Селье Г. 1956. Стресс в жизни. М. 216 с.

Соловков Д.А., Галушин В.М., Романов М.С., Захарова-Кубарева Н.Ю. 2009. Редкие виды хищных птиц реки Плющань и сопредельных территорий// Редкие виды Липецкой области: 101-103.

Спангенберг Е.П. 1972. Редкие и малоизученные птицы Дарвинского заповедника//Орнитология, вып.10: 139-150. **Спангенберг Е.П., Олигер И.М.** 1949. Орнитологические исследования в Дарвинском заповеднике в 1946 и 1947 годах//Труды Дарвинского гос. заповедника, вып. 1: 245-302.

Формирование поведения животных в норме и патологии. 2013. М. 526 с.

Фридман В.С., Ерёмкин Г.С. 2009. Урбанизация «диких» видов птиц в контексте эволюции урболандшафта. URSS, М. 235 с.

Хайнд Р. 1975. Поведение животных: Синтез этологии и сравнительной психологии. М. 855 с.

Ali S., Grubth R.B. 1984. Ecological study of bird hazards in Indian airports. First Annual Report, Phase 2. Bombay Natural History Society, Bombay, India. 27 p.

Avilova K.V., Popovkina A.B., Eremkin G.S. 2003. Development of urban wildfowl populations in Moscow, Russia//Vogelwarte, 42: 11. **Avilova K.** 2009. The urban waterfowl fauna of Moscow in comparison with other European cities// Avocetta, vol. 33, No 1: 191-198.

Babushkin M.V. 2006. Species diversity, population and ecology of raptors on the northeastern shore of the Rybinsk reservoir//Proceedings of workshop, Kostomuksha, Karelia. Petrozavodsk: 10-22.

Burton J.A. 1976. Nature in the city. Danbury Press, London. 144 p.

Galushin V.M. 1971. A huge urban population of birds of prey in Delhi, India (Preliminary note)//Ibis, v.113, No 4: 522. **Galushin V.M.** 1974. A comparative

analysis of the density of predatory birds in two selected areas within the Palearctic and Oriental regions: vicinities of Moscow and Delhi//16 Intern. Ornithological Congress, Abstracts. Canberra, Australia: 144. **Galushin V.** 2014. Pre-decline populations of the White-backed Vulture *Gyps bengalensis* and other raptors in Northern-Central India//Intern. Raptor Conference, 8th ARRCN Symposium. Scientific Abstracts. Puna, India: 79. **Galushin V., Zakharova-Kubareva N.** 1998. Nesting raptor populations within urban and agricultural habitats in Northern-Central India//Asian Raptor Research and Conservation. First symposium on raptors in Asia. Shiga, Japan: 30. **Galushin V., Zakharova N.** 2014. Provisions for assessment of changes in raptor biodiversity in Delhi, India, before and after the crash of the Vulture populations//Intern. Raptor Conference, 8th ARRCN Symposium. Scientific Abstracts. Puna, India: 78.

Ganguli U. 1975. A guide to the birds of the Delhi area//Indian Council of Agricultural Research, New Delhi. 301 p.

Glazov P.M., Avdanin V.O. 2007. Studies of geese migration in Kostroma region // X Annual meeting of Goose Specialist Group of Wetlands International. Nordrhein-Westfalen, Germany: 5. **Glazov P.M., Pokrovskaya O.B., Litvin K.E., Dmitriev K.E., Dorofeev D.S.** 2014. Monitoring of major spring stopovers of geese in central European part of Russia: conditions and conservation problems//16th Meeting of Goose Specialist Group. Program and Abstracts. Beijing, China: 25.

Green R.E., Newton I., Shultz S., Cunningham A.A., Gilbert M., Pain D.J., Prakash V. 2004. Diclofenac poisoning as a case of vulture population declines across the Indian subcontinent//Journ. of Applied Ecology, v.41, Issue 5: 793-800.

Harvey B., Devasar N., Grewal B. 2006. Atlas of birds of Delhi and Haryana. New Delhi. 352 c.

Kelcey J.G., Reinwald G. (eds) 2005. Birds in European cities. GINSTER Verlag, St. Katharinen.

Khacher L. 1996. The birds of Gujarat – a Salim Ali centenary year overview// Journ., Bombay Natural History Society, v.93, No 3: 331-373.

Konstantinov V.M., Nowicki W., Pichurin A.G. 1996. Recent changes in the avifauna of cities in European Russia and Eastern Poland - results of a questionnaire// Acta Ornithologica, v.31: 59-66.

Kuznetsov A.V. 1999. Long-term radical changes in raptor diversity and numbers after a full cease of any human influence upon their nesting habitats//Buteo. Supplement. Abstracts, 3rd Eurasian Conference of Raptor Research Foundation. Mikulov, Czech Republic: 38. **Kuznetsov A.V., Babushkin M.V.** 2006. The White-Tailed Sea Eagle *Haliaeetus albicilla* and the Osprey *Pandion haliaetus* in the Vologda lake district and southeastern Onego area//Proceedings of the Workshop, Kostomuksha, Karelia. Petrozavodsk: 80-90.

Luniak M. 1990. Avifauna of cities in Central and Eastern Europe – results of the international inquiry//Urban ecological studies in Central and Eastern Europe. Wroclaw: 131-149.

Malhotra A.K. 1996. On the question of population of Pariah Kite *Milvus migrans govinda* in Delhi//Salim Ali Centenary Seminar on Conservation of Avifauna of Wetlands and Grasslands. Mumbai, India: 22.

Naoroji R. 2006. Birds of prey of the Indian subcontinent. New Delhi, India. 704 p.

Prakash V. 1999. Status of vultures in Keoladeo National Park, Bharatpur, Rajasthan, with special reference to population crash of *Gyps* species//Journ. Bombay Natural History Society, v. 96, No 3: 365-378.

Risebrough R.W. 2006. Diclofenac: new environmental poison in South Asia// Journ. Bombay Natural History Society, v. 103, No 2-3: 239-250.

Sahdev P. 1987. Keeping track of Delhi birds//Hornbill, v. 4. Bombay, India: 21-24.

Smirnova A., **Obozova** T., **Zorina** Z., **Wasserman** E. 2014. Crows spontaneously exhibit analogical reasoning//Current Biology, v. 12, 25(2).

Viksne J., **Svazas** S., **Czajkowski** A., **Janaus** M., **Mischenko** A., **Kozulin** A., **Kuresoo** A., **Serebryakov** V. 2010. Atlas of duck populations in Eastern Europe. "Akstis", Vilnius. 199 p.

www.zooco.com/eco-eto/eco-eto14.html - Мир животных.

Summary

V.M. Galushin, V.O. Avdanin, M.V. Babushkin, P.M. Glazov, N.Ju. Zakharova, A.V. Kuznetsov. **Adaptive capacity of birds and recent conditions for its effectiveness.**

Numerous cases of bird adaptations to altered environment are more and more often noted mostly for urban and rural habitats. Some recent examples and details of this adaptogenesis are described with reference to the birds exposed to human influence namely Anseriformes and Falconiformes. Migrative gees on their stop-over near Kologriv town (Kostroma region) demonstrate a quite tolerant attitude to people when hunting was prohibited there by local administrations. During specially established spring "Gees Days" they fearlessly continue feeding at a close distance of 20-30 meters from crowds of adult and young observers. Similar gees behavior was noted in relation to safe for them researchers even during net catching for ringing. Mallards occupied ponds and rivers in Moscow in about 30 years mostly thanks to their mutual tolerance with citizens. Some other duck species like Ruddy Shelducks, Goldeneyes and Tufted Ducks gradually fill Moscow waters. The process of their adaptations to urban environment is well documented. At the same time reasons for absence or small numbers of other ducks in Moscow are not well known. Comparisons of raptor populations in the well protected Darwin Nature Reserve and recreational area near Cherepovetz city (both are near the Rybinsk reservoir) evidence obvious differences of their biodiversity. Some rare raptors like Ospreys and Sea-Eagles flourish in the reserve while many common birds of prey like Kestrels, Hobbies, Harriers, Buzzards and Kites are scanty or even absent there; biodiversity structure of raptors at the close to city area is quite opposite. Probable explanation of these differences is proposed. Adaptive behavior of common raptors, namely Buzzards and Kites, to nest within very small forest microfragments among

cultivated fields of the forest-steppe zone along the Upper Don river is also analyzed. When breeding, they are less demonstrative than individuals of the same and other raptor species living in larger forests and very tolerant to local people like herdsmen and agricultural workers. Ideal relations between raptors and people are typical for India. Thanks to that a number of raptors in Delhi is highest known for any cities in the world. A total number of three commonest species, namely, Kites, White-baked Vultures (before its overall crash at the end of XX century) and Egyptian Vultures exceeded 3000 pairs living in Delhi. Such tremendous raptor abundance drastically contrasted with their scanty in Hanoi and Kabul is considered. Recent effectiveness of bird adaptogenesis is discussed and some ways to activate research of the phenomena are proposed.

Развитие колониальности в отряде Ржанкообразных

В.А. Зубакин

Россия, Москва, ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН

e-mail: vzubakin@yandex.ru

Из трёх основных социальных систем, существующих у птиц (территориальность, коммунальное гнездование, колониальность), последняя, несмотря на многочисленные исследования, до сих пор остаётся наименее понятной – главным образом, это касается причин перехода птиц к колониальному гнездованию и адаптивной ценности такого гнездования (Brown, Brown, 2001). В связи с этим представляется целесообразным проанализировать распространённость и развитие колониального гнездования в каком-либо крупном отряде птиц, который характеризуется различными направлениями адаптаций (кормовых, гнездовых и др.), и представителям которого свойственно как одиночное, так и колониальное гнездование. С этих позиций большой интерес представляет отряд Ржанкообразных (Charadriiformes), который мы рассматриваем в принятых большинством систематиков границах и объёмах подотрядов (Del Ногоу et al., 1996; Степанян, 2003). Этот монофилетический отряд, предковые формы которого населяли, по-видимому, морские побережья (Юдин, 1965), в ходе эволюции разделился на несколько ветвей, отражающих разные пути приспособления к условиям обитания. В одном случае это было освоение берегов водоёмов и заболоченных местообитаний (подотряд кулики – Charadrii), в другом – водных прибрежных местообитаний с использованием воздушного полета (подотряд чайки – Lari), в третьем – морских пространств с использованием крыльев для плавания в толще

воды (подотряд чистиковые – Alcae). Для всех трёх подотрядов отмечено колониальное и одиночное гнездование.

Колонии, квазиколонии, колониальность

Несмотря на интуитивно-ясное для большинства орнитологов содержание понятия «колония», попытки дать его чёткое определение сталкиваются со значительными трудностями. Главная трудность – сложность проведения ясной границы между разреженным колониальным поселением и агрегированным поселением одиночно-территориальных видов (Wittenberger, Hunt, 1985). Судя по всему, более или менее чёткая качественная граница – по крайней мере, если брать отряд Ржанкообразных, – проходит не между колониальным и одиночно-территориальным гнездованиями, а между облигатно-колониальным и факультативно-колониальным гнездованием (см. ниже). Различия же между факультативно-колониальным и одиночным гнездованием во многом носит количественный характер, фактически мы имеем континуум, крайние звенья которого – например, плотное колониальное гнездование чегравы (*Hydroprogne caspia*) и одиночно-территориальное гнездование тулеса (*Pluvialis squatarola*), – связаны множеством переходов.

Наряду с плотным гнездованием, многие авторы используют и другие критерии колониальности – такие, как интегрированность и структурированность колонии (совместные атаки на хищника, синхронизация размножения и др.), или отсутствие у птиц, гнездящихся колониально, кормовых территорий внутри поселения (Лэк, 1957; Модестов, 1967; Wittenberger, Hunt, 1985; Черничко, 1990; Brown, Brown, 2001; Danchin et al., 2008 и др.). Однако и здесь чётких различий между колониальным и одиночно-территориальным гнездованием не наблюдается. Многие поселения одиночно-территориальных видов в той или иной степени интегрированы и не представляют собой лишь простого скопления изолированных гнездовых участков (Бируля, 1971; Наумов, 1975; Панов, 1983б; Рябицев, 1993 и мн. др.). Если же под интегрированностью особей в колонию понимать неспособность пары птиц успешно размножаться вне колонии, то подобное характерно лишь для самых высших стадий развития колониальности, тогда как многие колониальные виды вполне способны успешно выводить потомство, поселяясь отдельными парами. Сходным образом обстоит дело и с противопоставлением одиночно-территориального гнездования, при котором птицы имеют охраняемую гнездовую и кормовую территорию вокруг гнезда, и колониального гнездования, при котором, в лучшем случае, сохранилась лишь небольшая охраняемая

гнездовая территория, и птицы летают кормиться за пределы колонии. Так, колониально-гнездящиеся кулики – чибисы (*Vanellus vanellus*), большие веретенники (*Limosa limosa*) и др., – могут кормиться как на охраняемой территории вокруг гнезда, так и улетать на кормёжку за пределы колонии, особенно при уплотнении гнездования.

Осознавая перечисленные выше трудности, мы, как и многие другие авторы (Gochfeld, 1980; Панов, 1983а,б; Харитонов, 2006, 2011, и др.) в качестве основного критерия колонии выделяем плотное гнездование наряду с наличием чётких пространственных разрывов (хиатусов) между подобными поселениями птиц; такое понимание колонии наиболее близко к интуитивному представлению о колониальном поселении. В то же время, понимая важность для развития колониальности разделения гнездовых и кормовых биотопов, о чём речь будет идти далее, мы считаем необходимым различать понятия колонии в широком и узком смыслах слова.

Колонией в широком смысле слова мы называем дискретное компактное гнездовое поселение птиц, в котором расстояния между гнёздами соизмеримы с их диаметрами или превосходят их не более, чем на два порядка (т.е. в случае отряда Ржанкообразных расстояния между гнёздами не должно превышать нескольких десятков метров; с помощью этого количественного критерия мы попытались дать какие-то, пусть условные, рамки для разграничения колониальных и агрегированных территориальных поселений птиц). Колония в узком смысле слова – истинная колония, или эуколония – помимо перечисленных выше признаков характеризуется отсутствием кормовых территорий вокруг гнёзд, т.е. территория истинной колонии в норме не используется птицами, её населяющими, для сбора корма.

Таким образом, под широкое определение подпадают как истинные колонии, так и различные по плотности квазиколонии, которые, по сути, представляют собой те же охраняемые гнездовые и кормовые территории, характерные для одиночно-территориальных видов, но уплотнённые в компактное поселение. Квазиколонии никогда не достигают такой высокой плотности, какой могут достигать истинные колонии.

В колонии могут объединяться как моногамные пары, так и полигинные группы, что, по нашим данным, наблюдается, например, у чибисов. Колонии могут быть как одновидовыми, так и включать несколько видов – как колониальных, так и в норме гнездящихся одиночными парами.

Под колониальностью мы понимаем видовой признак – исключительное или преимущественное гнездование колониями той или иной плотности, которое подразумевает определённую степень внутривидовой толерантности и обычно характеризуется специфическими особенностями поведения колониального вида.

Факультативная, субоблигатная и облигатная колониальности

В наших ранних работах по колониальному гнездованию чайковых птиц мы выделили у этой систематической группы облигатный и факультативный типы колониальности (Зубакин, 1976, 1983), что во многом было сходно с делением колониальных птиц на истинно- и ложно-колониальных, предложенным Д.И. Чекменёвым (1964). В ходе последующих исследований оказалось, что с некоторой корректировкой деление на облигатную и факультативную колониальность можно распространить и на другие подотряды отряда Ржанкообразных. Необходимо подчеркнуть, что в нашем понимании облигатная и факультативная колониальности – это не просто констатация факта, что вид гнездится только колониально или же может поселяться как колониями, так и отдельными парами. Облигатная колониальность, на наш взгляд, представляет собой наивысшую стадию развития колониальности, своего рода специализацию колониальных птиц, которой присущи специфические особенности гнездовой экологии и поведения.

Облигатно-колониальные виды характеризуются чрезвычайно высокой и достаточно постоянной плотностью гнездования (нередко гнёзда соприкасаются краями), причём поселение отдельными парами либо не встречается, либо в подавляющем большинстве случаев оказывается неудачным. Подобные виды отличаются повышенными требованиями к месту гнездования, из которых одно из главнейших – отсутствие наземных хищников. В числе таких гнездовых биотопов могут выступать как отдалённые острова или отмели, окруженные топкими мелководьями, так и скальные карнизы и другие недоступные для наземных хищников места. У облигатно-колониальных видов охраняемая территория вокруг гнезда сокращается до размеров самого гнезда; заметна тенденция уменьшения критических свойств окраски яиц и, нередко, птенцов; появляются черты поведения, демаскирующие гнездо (дефекация насиживающей птицы на край гнезда, отсутствие выноса скорлупы из гнезда после вылупления птенцов). Птенцы облигатно-колониальных видов, гнездящихся на плоских островах, в первые дни жизни при тревоге затаиваются, а затем образуют характерные плотные «табунки». Птенцы видов, гнездящихся на скалах, неподвижно сидят в гнёздах до подъёма на крыло (моевка

Rissa tridactyla и красноногая моевка *R. brevirostris*) или в одном и том же месте карниза до спуска на воду (тонкоклювая *Uria aalge* и толстоклювая *U. lomvia* кайры). Защита потомства от пернатых хищников, разоряющих гнёзда, у облигатно-колонийных видов во многом осуществляется пассивно, на основе «эффекта плотности» – отпугивающего действия плотной массы насиживающих птиц; наряду с этим ряд видов может использовать и активное нападение на хищника.

Факультативно-колонийные виды сохраняют элементы одиночно-территориального гнездования – в частности, охраняемую гнездовую территорию, различную по величине у разных видов; они поселяются относительно разреженными колониями, плотность которых может сильно варьировать, и способны гнездиться отдельными парами. Для них характерна криптическая окраска яиц и птенцов; во время тревоги птенцы открыто гнездящихся видов разбегаются и за-таиваются, формирование птенцовых стай во время тревоги если и наблюдается, то лишь на последних стадиях развития птенцов, незадолго до подъёма на крыло.

Ранее мы разделяли факультативно-колонийных видов на две группы – диффузно гнездящихся и плотно гнездящихся (Зубакин. 1976, 1983), однако сейчас придерживаемся мнения, что плотно гнездящихся видов следует выделить из факультативно-колонийных в отдельную группу – субоблигатно-колонийных видов. Последние имеют ряд черт, сближающих их с облигатно-колонийными видами: большую, хотя и не столь высокую, плотность гнездования, редкое гнездование отдельными парами (иногда оно не отмечается вовсе), сходное поведение птенцов открыто гнездящихся видов во время тревоги (птенцовые табунки). В то же время, субоблигатно-колонийные виды сохранили черты факультативно-колонийного гнездования: небольшую охраняемую территорию вокруг гнезда и элементы маскировки гнезда (дефекация на край гнезда отсутствует, после вылупления птенцов скорлупа из гнезда удаляется). Субоблигатная колонийность занимает как бы промежуточное положение между облигатной и факультативной, но более тяготеет к последней..

Факторы, формирующие колонийность у птиц

Многочисленные способы защиты потомства у птиц можно свести к пяти основным вариантам: 1) спрятать (замаскировать) гнездо; 2) поместить гнездо в недоступное для большинства хищников место; 3) защитить гнездо и потомство (активным нападением на хищника либо пассивно – закрывая собой кладку и птенцов); 4) отвести хищника от гнезда с помощью так называемых отвлекающих демонстра-

ций (Флинт, 1977); 5) резко увеличить численность птиц в поселении, уменьшив, таким образом, вероятность гибели каждой отдельной птицы (так называемый «эффект затопления» (“swamping effect”) хищника обилием жертв – Wittenberger, Hunt, 1985). Одиночно гнездящиеся виды могут использовать четыре первых способа (причём в наибольшей степени используется первый; особенно это касается мелких видов), колониальные – главным образом, второй, третий и, при обилии корма, пятый.

По классическим представлениям, колониальность у птиц (на примере морских видов) сформировалась под воздействием трёх факторов: дефицита удобных мест для гнездования; наличия обильных пищевых ресурсов, сконцентрированных в отдельных точках пространства; деятельности неспециализированных пернатых хищников, разоряющих гнёзда (Модестов, 1967). Позднее была показана важная роль в формировании колониальности также морфологических, экологических и поведенческих особенностей предковых форм колониальных видов (Зубакин, 1976, 1983; Черничко, 1990).

На разных видах колониальных птиц показано, что гибель потомства от хищников, разоряющих гнёзда, выше в разреженных участках колонии по сравнению с плотными, и на краю колонии по сравнению с её центром (Кафтановский, 1938; Модестов, 1939, 1967; Белопольский, 1957; Langham, 1974; Зубакин, 1976; Birkhead, 1977; Siegel-Causey, Hunt, 1981 и др.). Таким образом, длительное воздействие подобных хищников могло оказывать уплотняющее воздействие на колонию (Модестов, 1939, 1967). Такую точку зрения разделяют не все исследователи (Харитонов, 1983, 2006; Симкин, 1988 и др.), однако мы вслед за В.М. Модестовым считаем формирующую роль хищников-разорителей гнёзд в процессе эволюции колониальности весьма значительной. На наш взгляд, именно так сформировалась облигатная колониальность, характеризующаяся, как показано выше, очень плотным гнездованием и рядом специфических поведенческих особенностей. Перестройка экологии и поведения, произошедшая у облигатно-колониальных видов, практически лишила их возможности успешно гнездиться одиночными парами. По-видимому, для столь коренной перестройки воздействие хищников должно было быть весьма жёстким, однонаправленным и в эволюционном плане достаточно длительным (Зубакин, 1983; Панов, 1983а).

Формирование облигатной колониальности могло идти беспрепятственно, видимо, только у видов, размеры особей которых были сравнимы с размером основного хищника или превышавшими его

размеры; в противном случае хищник становился опасным не только для потомства, но и для взрослых особей. Тормозить уплотнение колонии могли и другие особенности предка колониального вида – например, его склонность к хищничеству, поскольку в плотных колониях это могло способствовать развитию каннибализма по отношению к потомству. В подобных случаях (а также, видимо, при воздействии на гнездовые поселения не только пернатых, но и четвероногих хищников, деятельность которых обычно ведёт к уменьшению плотности гнездования – см. Tinbergen, 1956), формировался компромиссный факультативный тип колониальности с предельной плотностью гнездования разной у различных видов; он не закрывал для колониальных птиц возможности селиться отдельными парами (Зубакин, 1983).

Обычно рассмотрение отряда Ржанкообразных начинают с центрального подотряда – куликов. Однако для наших целей лучше начать с подотряда чаек. Эти птицы характеризуются, пожалуй, наибольшей степенью развития колониальности и большим разнообразием её форм. На фоне чайковых птиц становится более понятным своеобразие развития колониальности у куликов и в группе чистиковых птиц.

Колониальность в подотряде чаек

Среди подотряда чаек колониальное гнездование распространено чрезвычайно широко; подавляющее большинство видов этого подотряда факультативно-колониальны, для небольшого числа видов характерна облигатная и субоблигатная колониальность. В подотряд входят три семейства: поморниковые (*Stercorariidae*); чайковые (*Laridae*) с подсемействами чаек (*Larinae*) и крачек (*Sterninae*), которым нередко придают ранг отдельных семейств; водорезовые (*Rynchopidae*).

Поморниковые характеризуются одиночно-территориальным гнездованием, но могут образовывать и групповые поселения (Cramp, Simmons, 1983; O'Donald, 1983; Флинт, 1988; Del Hoyo et al., 1996). Первое характерно для среднего (*Stercorarius pomarinus*) и длиннохвостого (*St. longicaudus*) поморников, тогда как короткохвостый (*St. parasiticus*), большой (*Catharacta skua*) и группа южнополярных поморников (*C. maccormicki*, *C. chilensis*, *C. antarctica*) нередко образуют рыхлые колониальные поселения по типу квазиколоний. Большой и, особенно, чилийский (*C. chilensis*) поморники, по-видимому, могут формировать и истинные колонии.

Предпосылками развития колониальности в семействе чайковых в широком смысле (включаящем чаек и крачек), очевидно, стало использование водной среды как места кормёжки, т.е. разделение гнез-

дового и кормового биотопа (Черничко, 1983, 1990). Переход к питанию рыбой, выслеживаемой с воздуха с помощью поискового полёта, привёл к появлению белой окраски оперения, как наименее заметной из-под воды (Tinbergen, 1964). Белая окраска демаскировала насиживающих птиц, что закрыло для большинства предков современных чайковых возможность спрятать гнездо от хищников и вынуждала их либо активно защищать гнездо, либо поместить его в недоступное место (на острова, недоступные или малодоступные для большинства наземных хищников, скальные карнизы и др.). Наряду с разделением гнездовых и кормовых биотопов и обилием кормовых ресурсов, это способствовало локальной концентрации птиц на гнездовании.

Скопления гнездящихся птиц привлекали пернатых хищников, в том числе разорителей гнёзд. Их уплотняющее воздействие сформировало облигатную колониальность у ряда крупных и средних по размеру тела видов – относительных стенофагов, в питании связанных почти исключительно с водной средой. У чаек с таким типом питания, гнездящихся на плоских островах, облигатная колониальность сформировалась у черноголового хохотуна (*Larus ichthyaetus*), морского голубка (*L. genei*) и, возможно, у некоторых других видов. У крачек облигатно-колониальными стали пестроногая (*Thalasseus sandwichensis*), королевская (*Th. maximus*) и другие виды рода хохлатых краек (*Thalasseus*) (Зубакин, 1983). У рыбадных видов, гнездящихся на скальных карнизах или на деревьях, облигатная колониальность сформировалась у двух видов моевок, а у крачек – у видов рода *Anous* (E. Cullen, 1957; J. Cullen, 1960).

Как уже упоминалось, для большинства видов чайковых характерна факультативная колониальность – это в равной степени присуще как чайкам, так и крачкам. По-видимому, в их случае не сложились те благоприятные условия, которые привели к развитию облигатной колониальности: полное отсутствие наземных хищников, обильная кормовая база, длительное (в эволюционном смысле) направленное воздействие одних и тех же хищников–разорителей гнёзд и др. Кроме того, для большинства видов чаек характерна эврифагия, что при крупных и средних размерах особей у видов этой группы нередко приводит к хищничеству. Хищнические же тенденции в плотных колониях ведут к каннибализму по отношению к кладкам и птенцам (Brown, 1967; Parsons, 1971), что, очевидно, не способствует увеличению плотности колониального гнездования, поскольку может привести к почти поголовной гибели потомства (Зубакин, 1983). В тех случаях, когда отдельные виды-эврифаги, связанные в питании больше с сушей, чем

с водной средой, все-таки достигали исключительно плотного гнездования – например, черноголовая (*L. melanocephalus*) и реликтовая (*L. relictus*) чайки (последнему виду свойственна облигатная колониальность) – их колонии оказывались крайне неустойчивыми и способными существовать только при минимальном беспокойстве; незначительное усиление фактора беспокойства, как показывают наблюдения за колониями двух упомянутых видов, нередко приводит к полной гибели потомства в результате каннибализма (Зубакин, 1979).

Крачек по сравнению с чайками отличается большая стенофагия – подавляющее большинство видов этой группы кормится рыбой и водными беспозвоночными. С этой стороны запрета на предельное уплотнение колоний у них нет. Однако большинство видов крачек гораздо мельче чаек, а для мелких видов, как было показано выше, переход к облигатной колониальности затруднён. Увеличение же размеров тела у таких прекрасных летунов, как крачки, по-видимому, в ходе эволюции не всегда было оправдано.

Некоторым видам чайковых свойственна субоблигатная колониальность. Из чаек это упоминавшаяся уже черноголовая чайка, а также буроголовая чайка (*L. brunnicephalus*) и, возможно, некоторые американские виды (*L. delawarensis*, *L. scoresbii*, *L. heermanni*), из крачек – чеграва, тёмная крачка (*Sterna fuscata*) и, возможно, ряд других тропических видов.

В семействе водорезовых все три входящих в него вида гнездятся колониально, причём, судя по плотности гнездования и способности гнездиться одиночно, по крайней мере, один вид – чёрный водорез (*Rynchops niger*) – должен быть отнесён к факультативно-колониальным видам (Burger, Gochfeld, 1990; Del Hoyo et al., 1996). Особенность чёрного водореза – использование при защите потомства не только окрикивания и активного нападения на хищника, но и отвлекающих демонстраций (Burger, Gochfeld, 1990). Окрикивание и активное нападение на хищника характерно практически для всех факультативно-колониальных видов чайковых (чаек, крачек и поморников), однако наличие наряду с атаками на хищника также и отвлекающих демонстраций встречается достаточно редко: помимо водорезов и поморников оно отмечено у вилхвостых (*Xema sabini*) и розовых (*Rhodostethia rosea*) чаек (Brown et al., 1967; Зубакин, Авданин, 1983).

Колониальность в подотряде куликов

В подотряде куликов колониальное гнездование не получило такого развития, как у чайковых птиц. Из 13 семейств подотряда (Del Hoyo et al., 1996) представители пяти семейств – якановых (Jacanidae),

куликов-сорок (Haematopodidae), серпоклювов (Ibidorynchidae), австралийских странников (Pedionomidae) и zobатых бегунков (Thinocoridae) – селятся только одиночными парами. Отдельные представители двух семейств – цветных бекасов (Rostratulidae) и авдотковых (Burhinidae) – изредка могут гнездиться рыхлыми групповыми поселениями, хотя большинству свойственно одиночное гнездование; то же отмечается и у белых ржанок (Chionidae). Для трёх семейств – ржанковых (Charadriidae), бекасовых (Scolopacidae) и тиркушковых (Glareolidae) – характерно как одиночное, так и колониальное гнездование. Только для двух семейств – рачьих ржанок (Dromadidae) и шилоклювковых (Recurvirostridae) – всем или подавляющему большинству представителей в норме свойственно настоящее колониальное гнездование.

В подсемействе чибисовых (Vanellinae) семейства ржанковых есть одиночно-территориальные виды, однако большинство его представителей, несмотря на территориальность, могут гнездиться как одиночно, так и образовывать рыхлые квазиколонии, причём последние для чибиса, траурного чибиса (*V. lugubris*), белохвостой пигалицы (*V. leucurus*) и кайенской пигалицы (*V. chilensis*) преобладают. Своего высшего развития в подсемействе колониальность достигает, видимо, у кречётки (*V. gregarius*) и венценосного чибиса (*V. coronatus*), гнезда в колониях которых удалены друг от друга на 20–50 м. При этом, если кречётка имеет охраняемые территории вокруг гнёзд, то у венценосного чибиса такие территории не отмечены (Гаврин и др., 1962; Del Hoyo et al., 1996).

В подсемействе ржанковых (Charadriinae) примерно равное число видов с одиночно-территориальным гнездованием и видов, которые могут гнездиться как одиночно, так и рыхлыми диффузными поселениями. Виды, гнездящиеся только колониально, в подсемействе, видимо, отсутствуют, однако зук Вильсона (*Charadrius wilsonia*) и новозеландский зук (*Ch. novaeseelandiae*) часто гнездятся колониями, расстояние между гнёздами в которых составляет от нескольких до 20 и более метров (Del Hoyo et al., 1996).

В семействе бекасовых в плане колониальности интересны подсемейства кроншнепов (Numeniinae) и улитов (Tringinae). В подсемействе кроншнепов одиночное гнездование отмечается у малого веретенника (*Limosa lapponica*) и среднего кроншнепа (*Numenius phaeopus*), для большинства других видов наряду с одиночным гнездованием известны и групповые поселения (*N. arquata*, *N. americanus*, *N. madagascariensis*, *Bartramia longicauda*, *Limosa fedoa*). По-видимому, наибольшего раз-

вития колониальность в подсемействе достигает у большого веретенника (*L. limosa*) и азиатского бекасовидного веретенника (*Limnodromus semipalmatus*). Первый может гнездиться как одиночно, так и квазиколониями от нескольких до нескольких десятков пар, расстояния между гнёздами в которых варьирует от 9 до 80 м, составляя в среднем 35 м ($n=78$) (Зубакин и др., 1988). Азиатского бекасовидного веретенника, по-видимому, можно считать настоящим колониальным видом: расстояние между гнёздами в плотных поселениях у него может составлять в среднем 5–10 м и, кроме того, птицы этого вида вылетают кормится за пределы колонии (Мельников, 1985, 1988).

В подсемействе улитов, в отличие от кроншнепов, одиночное гнездование более распространено; подобным образом гнездятся около половины входящих в него видов. Однако у таких видов, как травник (*Tringa totanus*), поручейник (*T. stagnatilis*), охотский улит (*T. guttifer*), пятнистый перевозчик (*Actitis macularia*), мородунка (*Xenus cinereus*), перепончатопалый улит (*Catoptrophorus semipalmatus*) наблюдается как одиночное гнездование, так и рыхлые групповые поселения (Del Hooy et al., 1996). Максимального развития колониальность в группе собственно улитов, по-видимому, достигает у травника, который может поселяться колониями от нескольких пар до нескольких десятков пар. Расстояние между гнёздами в колониях травников может составлять как 23–75 м (в среднем 47.0 м; $n=24$), что отмечено в Московской обл. (Зубакин и др., 1988), так и всего несколько метров (нередко, 2 м), как на островах Тилигульского лимана в Одесской обл. Украины (Жмуд, 1985).

В других подсемействах семейства бекасовых одиночное гнездование преобладает ещё заметнее, однако и здесь, даже в подсемействе песочников (*Calidrinae*), могут отмечаться рыхлые групповые поселения, которые, впрочем, трудно назвать даже квазиколониями.

В целом, развитие колониальности у перечисленных выше семейств шло по пути уплотнения одиночно-территориальных гнездовых участков в квазиколонии, которые лишь у крайне небольшого числа видов (в частности, у кречётки, большого веретенника, азиатского бекасовидного веретенника, травника) и далеко не во всех случаях могли уплотняться до истинных колоний.

Другая ситуация сложилась в малочисленном семействе шилоклювковых (*Recurvirostridae*), представители которого пошли по пути приспособления к добыванию мелких кормовых объектов в воде: ходулочки – к схватыванию добычи концом клюва с поверхности воды или из верхних её слоев, шилоклювки – к ловле мелких кормо-

вых объектов путем скольжения полуоткрытого клюва по поверхности воды (Козлова, 1961). Переход к питанию в водной среде привёл к нечастому для куликов разделению кормовых и гнездовых биотопов, особенно ярко выраженному у шилоклювок (род *Recurvirostra*), которые могут кормиться, не только бродя по мелководью в прибрежной зоне, но и вплавь. Для 6 из 7 представителей этого семейства характерно колониальное гнездование, нередко с достаточно высокой плотностью, сравнимой с плотностью колоний чайковых птиц. Только новозеландский чёрный ходулочник (*Himantopus novaeseelandiae*) в настоящее время чаще всего гнездится одиночно, хотя такое гнездование может быть следствием снижения численности этого вида (Del Nouy et al., 1996). Как шилоклювки, так и ходулочники могут поселяться отдельными парами, что же касается колониального гнездования, то плотность гнезд в колонии шилоклювки (*Recurvirostra avosetta*) может достигать 30–69 пар на 100 м²; в целом же плотность колониального гнездования этого вида весьма вариабильна, и её значения могут изменяться в 17.6 раза (Сиохин и др., 1988).

Для видов семейства характерна активная защита кладок и птенцов от хищников, которая заключается не только в окрикивании, но и в совместном пикировании на хищника; при этом шилоклювки могут наносить удары крылом и лапами. Наряду с активной защитой, широко применяются также отвлекающие демонстрации (Черничко, 1983; Сиохин и др., 1988).

Приведённые выше данные о плотности колониального гнездования и о возможности одиночного гнездования, наряду с поведенческими особенностями (охрана небольшой территории у гнезда, отсутствие дефекации насиживающей птицы на край гнезда и др.) позволяют отнести большинство шилоклювковых к факультативно-колониальным видам (*R. avosetta* по плотности гнездования может приближаться к субоблигатно-колониальным видам). Особняком стоит австралийский ходулочник (*Cladorhynchus leucocephalus*), у которого развитие колониальности достигло наивысшей степени не только для семейства шилоклювковых, но и для подотряда куликов в целом. Этот вид гнездится по побережьям солёных пересыхающих озёр Австралии и характеризуется крайне лабильными связями с территорией, крупной величиной колоний (до 179 000 гнезд), чрезвычайно высокой плотностью гнездования, в десятки раз превышающей плотность колоний других ходулочников и шилоклювок (до 18 гнезд/м²) и рядом других особенностей, характерных для облигатно-колониальных видов (дефекация насиживающей птицы на край гнезда, птенцовые та-

бунки, белая окраска птенцов) (Olson, Feduccia, 1980; Del Hoyo et al., 1996). Всё это позволяет отнести австралийского ходулочника именно к облигатно-колониальным видам.

Разделение гнездовых и кормовых биотопов характерно ещё для двух уклоняющихся семейств куликов – рачьих ржанок и тиркушковых, которых К.А. Юдин (1965), в отличие от большинства систематиков, сближал с чайковыми птицами, поместив в подотряд *Larolimicolae*. В семействе рачьих ржанок только 1 вид – рачья ржанка (*Dromas ardeola*). Это настоящий колониальный вид, размер поселения которого может достигать 1500 пар. В отличие от других куликов, рачьи ржанки гнездятся в норах глубиной 1–2.5 м, которые птицы выкапывают в приморских песчаных дюнах. Входные отверстия нор расположены очень близко друг к другу, и по плотности колония напоминает пчелиные соты. Основным кормовым объектом для этих птиц служат крабы, которых рачьи ржанки добывают, бегая по грязевым и песчаным отмелям на литорали или по мелководью. В отличие от подавляющего большинства других видов куликов, птенцы рачьих ржанок полуптенцового типа, они долгое время находятся в гнездовой норе, а родители приносят им корм (Cramp, Simmons, 1983; Del Hoyo et al., 1996).

Для семейства тиркушковых характерно как одиночное (подсемейство бегунков *Cursorinae*), так и колониальное (подсемейство тиркушек *Glareolinae*) гнездование. Виды подсемейства тиркушек кормятся главным образом в воздухе, добывая летающих насекомых. Расстояния между гнёздами в поселениях тиркушек составляет от нескольких метров до нескольких десятков метров, вокруг гнёзд птицы защищают от особей своего вида небольшие территории (Сиюхин и др., 1988; Del Hoyo et al., 1996). Всё это позволяет уверенно утверждать, что тиркушки относятся к факультативно-колониальным видам. Своеобразная поведенческая особенность колониального гнездования тиркушек – сочетание активной защиты гнёзд от пернатых хищников и коллективных отвлекающих демонстраций, направленных на четвероногих хищников (Cramp, Simmons, 1983; Каверкина, 1988; Сиюхин и др., 1988 и др.). Изредка групповое отведение от гнёзд наблюдается и у других видов куликов (Кондратьев, 1979, Рябицев, 1993), однако у них, в отличие от тиркушек, подобные демонстрации носят достаточное случайный характер.

В целом, причиной меньшего развития колониальности у куликов стало, видимо, отсутствие у большинства видов этого подотряда разделения кормовых и гнездовых биотопов наряду с добыванием от-

носителем равномерно распределённого в пространстве корма, чему больше соответствует одиночно-территориальное гнездование. Кроме того, характер питания куликов не требовал возникновения белой окраски, как у чайковых, что давало возможность большинству видов использовать стратегию маскировки гнёзд. Небольшие размеры особей многих видов куликов ограничивали применение активной защиты гнёзд от хищников, и в этих условиях развились характерные для многих видов этой группы отвлекающие демонстрации. Наряду с пространственным рассредоточением пар и маскировкой гнёзд, такая стратегия эффективно способствовала выживанию потомства. Сыграла свою роль в меньшем развитии колониальности, видимо, и выводковость подавляющего большинства видов куликов, поскольку выводковым птицам нужны участки для вождения выводков, а это ведёт к пространственному рассредоточению (Черничко, 1983).

Колониальность у чистиковых

В подотряд чистиков входит единственное семейство чистиковых (Alcidae). Как и у чайковых, разделение гнездовых и кормовых биотопов у чистиковых произошло, судя по всему, на ранних стадиях формирования этой систематической группы. Однако у чистиковых ключевой адаптацией стал переход не к поисковому воздушному полёту, а к плаванию в толще воды с помощью крыльев (Козлова, 1957) – так называемому «подводному полёту». Это способствовало более эффективному освоению морских просторов, в результате чего чистиковые стали настоящими морскими птицами, связанными с сушей лишь во время размножения. Однако специализация к «подводному полёту» привела к заметной утрате маневренности полёта в воздушной среде. Это не только закрыло для чистиковых возможность активной защиты своего потомства при нападении хищников, но и сделало их на суше весьма уязвимыми как от наземных, так и от многих пернатых хищников.

В связи с этим, чистиковые могли успешно гнездиться лишь в местах, совершенно недоступных для четвероногих хищников. Что касается пернатых хищников, то защитить свое потомство от них птицы могли либо, поселившись в местах, недоступных не только четвероногим, но и пернатым хищникам, либо увеличив размеры тела (для повышения эффективности пассивной защиты), что, по-видимому, чистиковым было в эволюционном плане сделать легче, чем крачкам.

Чистиковые птицы использовали оба этих пути. Почти все виды с крупными размерами тела сформировали облигатную колониальность: тонкоклювая и толстоклювая кайры – на скальных карнизах, а уничтоженная человеком в начале XIX в. бескрылая

гагарка (*Pinguinus impennis*) – видимо, на пологих участках склонов отдалённых островов. Большинство же чистиковых птиц стали гнездиться укрыто – в нишах скал, в прибрежных каменных осыпях или норах. По этому пути пошли как чистиковые со средним и даже крупным размерами тела – такие, как гагарка (*Alca torda*), топорок (*Lunda cirrhata*), тупик (*Fratercula arctica*), ипатка (*F. corniculata*), три вида чистиков (род *Cephus*), – так и мелкие виды: большая (*Aethia cristatella*) и малая (*A. pygmaea*) конюги, конюга-крошка (*A. pusilla*), белобрюшка (*Cyclorhynchus psittacula*), люрик (*Alle alle*). Часть видов, помимо того, что гнездились укрыто, перешли к ночному образу жизни в колонии; в их числе 4 вида стариков (*Synthliboramphus antiquus*, *S. wumizusume*, *S. hypoleucus*, *S. craveri*), алеутский пыжик (*Ptychoramphus aleuticus*), тупик-носорог (*Cerorhinca monocerata*) и, частично, малая конюга (Gaston, Jones, 1998).

Переход к ночному образу жизни в колонии, по крайней мере, для части видов, был, видимо, также связан с попыткой «уйти» от пернатых хищников, поскольку даже взрослые особи мелких видов чистиковых легко становились добычей не только соколообразных, но и таких неспециализированных хищников, как чайки (Конюхов, 2012). Однако перейти к ночному образу жизни смогли только виды, живущие в умеренных широтах; для чистиковых высоких широт это было невозможно по причине круглосуточного полярного дня.

Ещё одним способом избегания сильного пресса хищников стало увеличение размеров колонии. Огромное количество птиц (десятки тысяч пар и более), сконцентрированных на сравнительно небольшом пространстве колонии, заметно снижает вероятность гибели от хищника для каждой отдельной особи. Среди ржанкообразных подобный способ защиты потомства может, по-видимому, эффективно «работать» главным образом именно у чистиковых, которые существуют за счёт гигантских кормовых ресурсов океана и могут увеличивать свои колонии до величин, несравнимых с колониями большинства других представителей отряда. Из чайковых подобный способ защиты потомства может быть продуктивен, видимо, только у моевок и некоторых видов крачек, гнездящихся на океанических островах, из куликов – возможно, у австралийского ходулочника, величина колоний которого, как уже упоминалось, может превышать 100 тысяч пар.

Отдельные мелкие виды чистиковых (большая конюга, конюга-крошка, люрик) могли использовать стратегию «затопления» хищника обилием жертв особенно эффективно, поскольку питались массовым зоопланктоном, были способны летать за пищей на десятки киломе-

тров и, не испытывая недостатка корма, увеличивали численность своих колоний до сотен тысяч и даже миллионов особей. Закрытое гнездование позволило им вывести свое потомство из-под воздействия в том числе и пернатых хищников (за исключением краткого периода слёта молодых птиц на воду). Пресс же хищников на взрослых особей был во многом ослаблен по причине упомянутого огромного количества птиц в колонии. В таких, относительно «тепличных» условиях, большие конюги и люрики сформировали весьма сложные системы социального поведения, не отмеченные у других колониальных ржанкообразных (Зубакин, 2007; Харитонов, 2011).

Необходимо подчеркнуть, что, несмотря на огромную численность и высокую плотность гнездования (у большой конюги в осыпи – до 1.5–2 пар/м³; Gaston, Jones, 1998), закрыто гнездящиеся мелкие чистиковые всё-таки не достигают плотности гнездования, характерной для облигатно-колониальных кайр. В каждой гнездовой камере под камнями в осыпи поселяется только одна пара птиц, даже если объём камеры позволяет загнездиться здесь несколькими парам. Повидимому, на примере данных видов мы имеем дело со своеобразной, присущей только этим видам формой субоблигатной колониальности, характеризующейся, в частности, помимо большой плотности, также сохранением на территории колонии «клубного» (в том числе, брачного) поведения в течение большей части периода размножения (Зубакин, 2007; Харитонов, 2011).

Особняком среди других чистиковых стоят три вида пыжиков, гнездящихся открыто на ветвях деревьев (*Brachyramphus marmoratus*, *B. perdix*) и на каменных осыпях гольцового пояса на абсолютной высоте нескольких сотен метров, нередко вдали от моря (*B. brevirostris*). Эти виды гнездятся одиночно, что для чистиковых птиц нехарактерно.

Некоторые закономерности формирования колониальности в трёх подотрядах отряда Ржанкообразных

Анализ распространения колониального гнездования в трёх ветвях отряда Ржанкообразных подтверждает высказывавшиеся ранее рядом исследователей (Черничко, 1983, Rolland et al., 1998) соображения о важнейшем значении для формирования истинной колониальности первоначального разделения гнездового и кормового биотопов. Именно в тех систематических группах, для которых характерно подобное разделение, колониальное гнездование наиболее распространено и развито. Для чайковых и чистиковых подобное разделение биотопов было магистральным направлением развития всей группы (Юдин, 1965), для куликов – побочной ветвью, по ко-

торой пошли шилоклювковые и, если относить к подотряду куликов тиркушковых и рачьих ржанок, также и эти два семейства. Для ряда представителей подотряда куликов, относящихся к семействам ржанковых (кречётка, зуёк Вильсона) и бекасовых (большой веретенник, азиатский бекасовидный веретенник), а также для поморниковых имел место переход к истинной колониальности через квазиколониальные структуры, т.е. путём уплотнения гнездовых участков, характерных для одиночно-терриальных видов. Однако в целом в рамках отряда Ржанкообразных данный путь развития колониальности, хотя и проявлялся немалое число раз независимо в разных систематических группах, всё же был явно тупиковым в том смысле, что не приводил к облигатной колониальности.

Внутри отряда отмечаются и другие явные параллелизмы в развитии колониального гнездования. Для всех подотрядов можно составить сходные феноменологические ряды развития колониальности от одиночного гнездования через факультативную колониальность к субоблигатной и далее к облигатной колониальности. Для подотряда чаек это будет ряд от среднего и длиннохвостого поморников через большинство видов чаек и крачек с факультативной колониальностью к субоблигатно-колониальным чеграве и черноголовой чайке и к облигатно-колониальным черноголовому хохотуну и пестроносой крачке. Для куликов на примере шилоклювковых – от практически одиночно гнездящегося новозеландского ходулочника через шилоклювку к облигатно-колониальному австралийскому ходулочнику. Для чистиковых – от одиночно гнездящихся пыжиков через большинство видов с факультативной колониальностью (чистики, ипатки) к субоблигатно-колониальному гнездованию большой конюги и конюги-крошки и далее к облигатной колониальности кайр и бескрылой гагарки.

Сходство спектров пространственных отношений птиц прослеживается не только между тремя подотрядами. Если мы рассмотрим, например, подсемейства чаек и крачек в подотряде чаек, то получим спектры, сходные с уже описанными. Так, в подсемействе чаек большинство видов гнездятся факультативно-колониально, к числу видов с субоблигатной колониальностью относится, например, упомянутая черноголовая чайка, к облигатно-колониальным – несколько видов чаек, в том числе моевка и реликтовая чайка. В подсемействе крачек большинство видов также факультативно-колониальны, к субоблигатно-колониальным относятся чеграва и тёмная крачка, к облигатно-колониальным – виды рода хохлатых крачек. Подобным

спектром форм колониальности характеризуется также относящийся к подсемейству чаек род *Larus* и даже большие по числу видов группировки внутри этого рода – например, группа крупных белоголовых чаек, а также группа «капюшенных» чаек, объединяющая виды, родственные озёрной чайке (*Larus ridibundus*). Как и в целом в подсемействе и роде *Larus*, большинство видов двух последних групп имеют факультативную колониальность, к субоблигатно-колониальным видам относятся, соответственно, делаварская (*L. delawarensis*) и буроголовая чайки, к облигатно-колониальным – видимо, южноамериканская чайка Олрога (*L. atlanticus*) и, несомненно, морской голубок.

Другой аспект отмеченной особенности повторения спектров пространственных отношений в таксонах разного уровня представляют уклоняющиеся формы. Колониальное гнездование, очевидно, в наилучшей степени соответствует тем условиям, в которых обитают морские птицы (Lack, 1968; Wittenberger, Hunt, 1985 и мн. др.), однако мы уже отмечали, что в колониальном в целом подотряде чистиков есть одиночно гнездящиеся виды (пыжики). Равным образом среди в целом одиночно гнездящихся представителей подотряда куликов есть отдельные колониальные виды. Подобные уклоняющиеся виды характерны не только для ржанкообразных, но отмечаются и во многих других систематических группах птиц, причём уклонения могут касаться не только пространственных отношений, но также репродуктивных стратегий птиц и многих других аспектов их экологии и поведения (Зубакин, 2008).

Повторяемость спектров социальной организации в таксонах разного уровня, равно как и существование видов с различными уклоняющимися типами социальных систем, которые на фоне «магистральных» для этих таксонов форм социальной организации нередко выглядят инадаптивно, на наш взгляд, есть следствие определённой эволюционной закономерности, которая названа нами принципом первоначального разнообразия в эволюции социальных систем (Зубакин, 1990). Согласно этому принципу, в период широкой адаптивной радиации таксона параллельно с активным освоением новых экологических ниш происходит быстрое формирование максимально возможных для данной систематической группы вариантов социальных систем, которые затем проходят тест естественного отбора и либо исчезают, если полностью не соответствуют условиям существования вида, либо сохраняются – причём не только в том случае, если дают виду какие-либо адаптивные преимущества, но и когда они нейтральны или при всей своей неоптимальности не фатальны для существования вида. Суть, таким образом,

может быть не в том, что упомянутые выше «уклоняющиеся» виды получили какие-то преимущества адаптивного характера от своего типа социальной организации, а в том, что они оказались поставленными в такое положение исторически и сумели выжить, несмотря на определенную инадаптивность своих социальных систем.

В процессе действия отбора и элиминации им нежизненных форм социальной организации первоначальное разнообразие социальных систем уменьшается. С другой стороны, постоянное действие отбора в одном направлении – в нашем случае, на поддержку колониального гнездования – ведёт к специализации и постепенному закреплению сформированных социальных систем, что мы видим на примере облигатной колониальности.

Литература

Белопольский Л.О. 1957. Экология морских колониальных птиц Баренцева моря. М.–Л., 460 с.

Бируля Н.Б. 1971. О структуре зооценотических группировок певчих птиц леса в сезон гнездования//Бюлл. МОИП, отд. биол., 76 (6): 5–21.

Гаврин В.Ф., **Долгушин** И.А., **Корелов** М.Р., **Кузьмина** М.А. 1962. Птицы Казахстана, т. II. Алма-Ата, 779 с.

Жмуд М.Е. 1985. Возможный путь становления колониальности у птиц на примере травника//Теоретические аспекты колониальности у птиц. Мат-лы Совещания по теоретическим аспектам колониальности у птиц, 16–18 октября 1984 г. М., с. 36–39.

Зубакин В.А. 1976. Сравнительная экология колониального гнездования чайковых птиц (рук. канд. дисс., 173 с.). **Зубакин** В.А. 1979. Демонстрационное и гнездовое поведение реликтовой чайки (*Larus relictus*) на озере Барун-Торей//Бюлл. МОИП, отд. биол., 84 (2): 15–20. **Зубакин** В.А. 1983. Роль различных факторов в возникновении и развитии колониальности у чайковых птиц//Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция. Куйбышев, с. 37–64. **Зубакин** В.А. 1990. Принцип первоначального разнообразия в эволюции пространственно-этологических структур у птиц//Соврем. пробл. изучения колониальности у птиц. Мат-лы 2-го Совещания по теоретическим аспектам колониальности у птиц. Симферополь-Мелитополь. С. 22–26. **Зубакин** В.А. 2007. О социальной организации морских птиц//Методы и теорет. аспекты исслед. морских птиц. Ростов-на-Дону. С. 180–202. **Зубакин** В.А. 2008. Некоторые закономерности формирования социальных систем в процессе адаптивной радиации систематических групп птиц//Современные проблемы биологической эволюции. Тр. конф. к 100-летию Государственного дарвиновского музея. 17–20 сентября 2007 г. Москва. М., с. 269–280. **Зубакин** В.А., **Авданин** В.О. 1983. Особенности колониального гнездования розовой чайки (*Rhodostethia rosea*)//Зоол. журн., 62 (11): 1754–1756. **Зубакин** В.А., **Морозов** В.В., **Харитонов** С.П., **Леонович** В.В., **Мищенко** А.Л. 1988. Орнитофауна Виноградовской поймы

(Московская область)//Птицы осваиваемых территорий. Исследования по фауне Советского Союза. М., с. 126–167.

Каверкина Н.П. 1988. Биология гнездования луговой тиркушки//Кулики в СССР: распространение, биология и охрана. М. С. 53–55.

Козлова Е.В. 1957. Ржанкообразные. Подотряд Чистиковых. Фауна СССР. Птицы. Т. II, вып. 3. М.-Л., 144 с. **Козлова Е.В.** 1961. Ржанкообразные. Подотряд Кулики. Фауна СССР. Птицы. Т. II, вып. 1, часть 2. М.-Л., 501 с.

Кондратьев А.Я. 1979. Защита от хищничества у тундровых куликов//Птицы Северо-Востока Азии. Владивосток, с. 106–112.

Конихов Н.Б. 2012. Возможные причины возникновения ночной активности чистиковых птиц//Зоол. журн., 91 (7): 824–830.

Кафгановский Ю.М. 1938. Колониальное гнездование кайр и факторы, вызывающие гибель яиц и птенцов//Зоол. журн., 17 (4): 92–101.

Лэк Д. 1957. Численность животных и ее регуляция в природе. М., 404 с.

Мельников Ю.И. 1985. Об экологии азиатского бекасовидного веретенника в дельте Селенги//Бюлл. МОИП, отд. биол., 90 (1): 16–25.

Мельников Ю.И. 1988. Пространственная структура и динамика ареала азиатского бекасовидного веретенника в Восточной Сибири//Редкие наземные позвоночные Сибири. Новосибирск, с. 146–152

Модестов В.М. 1939. Питание чаек Восточного Мурмана и роль их в формировании жизни птичьих базаров//Сб. научных студенческих работ МГУ, вып.9. М., с. 83–113. **Модестов В.М.** 1967. Экология колониально гнездящихся птиц (по наблюдениям на Восточном Мурмане и в дельте Волги)//Тр. Кандалакшского гос. заповедника, вып. 5. М., с. 49–154.

Наумов Н.П. 1975. Механизмы взаимодействия популяций (на примере некоторых млекопитающих и птиц)//Зоол. журн., 54 (6): 832–847.

Панов Е.Н. 1983а. Колониальное гнездование у птиц: общий обзор//Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция. Куйбышев, с. 7–37.

Панов Е.Н. 1983б. Поведение животных и этологическая структура популяций. М., 424 с.

Рябицев В.К. 1993. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург, 296 с.

Симкин Г.Н. 1988. О происхождении и эволюции колониальности у птиц//Орнитология, 23: 36–51.

Сюхин В.Д., Черничко И.И., Ардамацкая Т.Б., Лысенко В.И., Костин С.Ю., Гринченко А.Б., Корзюков А.И., Жмуд М.Е., Стойловский В.П., Молодан Г.Н., Щёголев И.В., Греков В.С., Степанковская Л.Д., Маликова М.В., Соломко Р.М., Нехороших З.Н., Смогоржевская Л.А., Корнюшин В.В., Искова Н.И. 1988. Колониальные гидрофильные птицы юга Украины. Ржанкообразные. Киев, 176 с.

Степанян Л.С. 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М., 808 с.

Флинт В.Е. 1977. Отвлекающая демонстрация у птиц: биологический и эволюционный аспекты (на примере куликов)//Адаптивные особенности и эволюция птиц. М., с. 109–119. **Флинт** В.Е. 1988. Семейство поморниковые Stercorariidae//Птицы СССР. Чайковые. М., с. 10–47.

Харитонов С.П. 1983. К вопросу о развитии колониальности у птиц// Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция. Куйбышев, с. 93–104. **Харитонов** С.П. 2006. Пространственно-эволюционная структура колоний околородных птиц. Автореф. докт. дисс. М., 50 с. **Харитонов** С.П. 2011. Пространственно-эволюционная структура колоний околородных птиц//Зоол. журн., 90 (7): 846–860.

Чекменёв Д.И. 1964. Очерки по биологии колониально гнездящихся птиц озера Тениз//Охотничьи птицы Казахстана. Тр. Ин-та зоологии АН КазССР, т. XXIV. Алма-Ата. С. 65–82.

Черничко И.И. 1983. Вероятные пути возникновения колониального гнездования у птиц (на примере Ржанкообразных)//Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция. Куйбышев. С. 64–93. **Черничко** И.И. 1990. Колониальность у птиц как эволюционная стратегия размножения при экстенсивном типе использования кормовых ресурсов среды//Современные проблемы изучения колониальности у птиц. Симферополь-Мелитополь. С. 51–55.

Юдин К.А. 1965. Филогения и классификация Ржанкообразных//Фауна СССР. Птицы. Т. II, вып. 1, часть 1. М.-Л., 262 с.

Birkhead T.R. 1977. The effect of habitat and density on breeding success in the Common Guillemot (*Uria aalge*)//Journ. Animal Ecology, 46 (3): 751–764.

Brown Ch.R., **Brown** M.B. 2001. Avian Coloniality. Progress and Problems// Current Ornithology, Vol. 16. New York: 1–82. **Brown** R.G.B. 1967. Breeding success and population growth in a colony of Herring and Lesser Black-backed Gulls//Ibis, 109 (4): 502–515. **Brown** R.G.B., **Blurton** J.N.J., **Hussel** D.J. 1967. The breeding behaviour of Sabine's gull *Xema sabini*//Behaviour, 28: 110–140.

Burger J., **Gochfeld** M. 1990. The Black Skimmer: Social Dynamics of a Colonial Species. New York, 355 p.

Cullen E. 1957. Adaptation of the kittiwake to cliffnesting//Ibis, 99 (2): 275–302. **Cullen** J.M. 1958. Some adaptations in the nesting behavior of terns//Proc. 12th Intern. Ornithol. Congress, Helsinki, p. 153–157.

Cramp S., **Simmons** K. 1983. The Birds of the Western Palearctic, vol. 3. Oxford, 913 p.

Danchin E., **Giraldeau** L.-A., **Cezilly** F. (eds.) 2008. Behavioural Ecology. Oxford, 874 p.

Del Hoyo, J., **Elliott**, A., **Sargatal**, J. (eds.). 1996. Handbook of the Birds of the World. Vol. 3. Hoatzin to Auks. Barcelona, 821 p.

Gaston A.J., **Jonnes** I.L. 1998. The Auks: Alcidae. Oxford, New York, Tokyo, 349 p.

Gochfeld M. 1980. Mechanisms and adaptive value of reproductive synchrony in colonial seabirds//Behavior of marine animals. Vol. 4: Marine birds. New York, London, p. 207–270.

- Lack D.** 1968. Ecological Adaptations for Breeding in Birds. London. 409 p.
- Langham N.P.E.** 1974. Comparative breeding biology of the Sandwich Tern//*Auk*, 91 (2): 255–277.
- O'Donald P.** 1983. The Arctic Skua: a Study of the Ecology and Evolution of a Seabird. Cambridge, 324 p.
- Parsons J.** 1971. Cannibalism in Herring Gull//*British Birds*, 64 (12): 528–537.
- Rolland C., Danchin E., de Fraipont M.** 1998. The evolution of coloniality in birds to food, habitat, predation, and life-history traits: a comparative analysis//*The American Naturalist*, 151 (6): 514–529.
- Siegel-Causey D., Hunt G.L.** 1981. Colonial defense behavior in Double-Crested and Pelagic Cormorants//*Auk*, 98 (3): 522–531.
- Tinbergen N.** 1956. On the function of territory in gulls//*Ibis*, 98 (3): 401–411.
- Tinbergen N.** 1964. On adaptive radiation in gulls//*Zool. meded.*, 39: 209–223.
- Wittenberger J.F., Hunt G.I.** 1985. The adaptive significance of coloniality in birds//*Avian Biology*. Vol. VIII: 1–78.

Summary

V.A. Zubakin. Development of coloniality in Charadriiformes

Distribution of colonial nesting and possible ways of coloniality development in three suborders of Charadriiformes (Charadrii, Lari, Alcae) were studied. The change to a colonial nesting in Lari and Alcae was connected with initial separation of breeding and feeding habitats. In Charadrii this way was common for Stilts and Avocets (Recurvirostridae), Crab Plover (Dromadidae) and Pratincoles (Glareoliniae). This way has given coloniality the chance to progress up to obligatory coloniality as the highest stage of the development of colonial nesting. Other branches of Charadrii have used another way of transformation territorial nesting to colonial nesting through compaction of their nesting/feeding territories. This way has not led to dense colonial nesting and obligatory coloniality. In Charadriiformes we can see many cases of parallel development of coloniality in all three suborders and in different systematic groups (from family to genus) within these suborders. These cases and presence of some deviate forms of spatial relations in groups of different systematic level indicate the special evolutionary law in forming bird social systems during adaptive radiation of systematic groups.

**Анализ механизмов внутривидовой изменчивости
сезонных явлений и структур годовых циклов птиц
на пространстве ареала**

Г.А. Носков, Т.А. Рымкевич

*Россия, Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский университет
e-mail: g.noskov@mail.ru*

Последовательность, продолжительность и другие характеристики сезонных явлений годового цикла птиц могут сильно варьировать у вида в пределах ареала. Еще большие различия, как правило, мы встречаем, анализируя годовые циклы у близких видов. Чаще всего такая вариабельность наблюдается в дальности, направленности и числе периодов миграционной активности, продолжительности репродуктивного периода, наличии или отсутствии линьки в гнездовой или зимовочной части ареала. Эта изменчивость, по-видимому, может считаться одним из основных способов адаптаций к различиям в условиях обитания представителей разных географических популяций. Отсюда возникает вопрос: какие особенности структуры годового цикла и механизмы его регуляции обеспечивают такие адаптивные изменения.

Несмотря на всё разнообразие структур годовых циклов в классе птиц, наиболее полный его вариант на первом году жизни сводится к последовательному протеканию следующих процессов: рост-развитие, ювенальная миграция, постювенальная линька, послелиночная миграция, зимовка, предбрачная линька, предбрачная миграция, предбрачная активность. У половозрелых особей полный набор сезонных явлений включает половую активность, послебрачную миграцию, послебрачную линьку, послелиночную миграцию, зимовку, предбрачную линьку, предбрачную миграцию и предбрачную активность (рис. 1). У неполовозрелых птиц тех видов, половая активность которых наступает не на втором году жизни, а позднее, эта структура в целом сохраняется, но из нее выпадает процесс гнездования, в то время как элементы предбрачной активности – выбор участка для последующего размножения или какие-то элементы брачного поведения, а иногда и образование пары – могут иметь место.

Структура годовых циклов с полным набором сезонных явлений и тремя периодами миграционной активности может быть обнаружена у представителей практически всех отрядов современных летающих птиц, обитающих в умеренных по климатическим условиям или засушливых зонах земного шара.

Полный набор сезонных явлений в годовом цикле, по-видимому, может считаться первичной, исходной, его структурой, включающей именно три периода миграционной активности, каждый из которых наступает перед наиболее энергоемкими процессами: размножением, линькой, зимовкой. Они позволяют особям перемещаться на более обеспеченные кормами территории (Носков, Рымкевич, 1988а, 1988б, 2008, 2010; Носков, 2011).

Ювенальная миграция — передвижения молодых особей после перехода к самостоятельной жизни — может сильно различаться по продолжительности, направленности, дальности. У части видов ювенальная миграционная активность проявляется в виде биотопического перераспределения на небольшие расстояния и не имеет общего направления. В таких случаях эти перемещения принято рассматривать как послегнездовую дисперсию. В разных частях ареала направленность перемещений во время ювенальной миграции также может сильно различаться. Если в одних

его частях эти перемещения могут иметь характер расселения молодняка в разных направлениях на небольшие расстояния, то в других нередко приобретают большую дальность и определенную направленность — в сторону зоны линьки или зимовки. К примеру, подобного рода различия прослеживаются у обыкновенного скворца *Sturnus vulgaris*. В Великобритании не удается обнаружить никакой определенной направленности летней дисперсии молодых птиц, средняя дальность разлета составляет около 19 км (Feare, 2002). На Северо-западе России имеют место массовые перемещения в юго-западном направлении на расстояния нескольких сотен киломе-

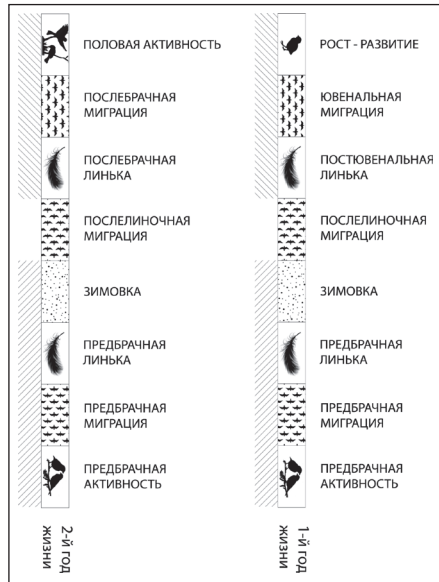


Рис. 1. Полный набор сезонных явлений в годовых циклах птиц. Периоды, контролируемые фотопериодической реакцией, обозначены штриховкой.

Fig. 1. The full series of seasonal events in the annual cycle. The periods controlled by photoperiodic reaction are indicated by the hatched areas.

тров (Резвый и др., 1995; банк данных Ладожской орнитологической станции). Такие различия в характере ювенальной миграции известны для десятков видов, при этом разнонаправленный разлет особей с мест рождения может происходить на сотни километров. Такой разлет наблюдается, например, у серой цапли *Ardea cinerea* (Исаков, 1957), многих видов чаек: озерной *Larus ridibundus* (Виксне, 1968), сизой *L. canus*, серебристой *L. argentatus* (Резвый и др., 1995).

Вместе тем перемещения после вылета из гнезда могут представлять собой дальние направленные перелеты в сторону зимовок. В одних случаях в результате ювенальных миграций птицы преодолевают лишь часть расстояния до зимовок, оседая на местах постювенальной линьки, в других – они непосредственно попадают на зимовочные участки. В числе первых из неворобьиных птиц можно назвать чибиса *Vanellus vanellus*, камнешарку *Arenaria interpres*, турухтана *Philomachus pugnax*, грязовика *Limicola falcinellus*, фифи *Tringa glareola*, черныша *T. ochropus*, из воробьиных птиц камышовку-барсучка *Acrocephalus schoenobaenus*, обыкновенную чечевицу *Carpodacus erythrinus*. Примерами вторых могут служить крачки (полярная *Sterna paradisaea*, речная *S. hirundo*), ласточки (деревенская *Hirundo rustica* и береговая *Riparia riparia*), зеленая пересмешка *Hippolais icterina*. Все эти формы передвижений в период ювенальной миграции подробно разобраны нами в предшествующих публикациях (Носков, 1978, 2011; Носков, Рымкевич, 1988а, 1988б, 2005, 2008).

Следует отметить, что ювенальная миграция у некоторых видов может быть единственным периодом подвижности в их жизни, в результате которого происходит выбор постоянного участка обитания на всю оставшуюся жизнь. Такая схема территориального поведения наблюдается у некоторых сов (филин *Bubo bubo*, бородачатая неясыть *Strix nebulosa*, серая неясыть *S. aluco*), дятлов (белоспинный *Dendrocopos leucotos*, малый *D. minor*, трехпалый *Picoides tridactylus*), полевого воробья *Passer montanus* (Носков, Гагинская, 1969; Бардин, 1983, 2009; Saurola, 2002; Носков, Рымкевич, 2005, 2008).

Ювенальная миграция, как правило, приурочена к той стадии онтогенеза, которая приходится на отрезок времени от перехода к самостоятельной жизни до начала постювенальной линьки. В то же время возраст начала постювенальной линьки находится под контролем фотопериодической реакции на сокращающийся световой день (Носков, Силецкий, 1969; Berthold et al., 1970; Noskov, Rymkevich, 1985; Noskov et al., 1999), т.е. продолжительность периода ювенальных миграций может изменяться, уменьшаясь при более коротком дне (рис. 2).

Хотя начало постювенальной линьки в той или иной степени служит показателем окончания периода ювенальной миграционной активности, у многих видов передвижения могут сохраняться и у линяющих птиц. Кроме того выявлена тенденция большего совмещения начальных стадий линьки с перемещениями при более поздних сроках появления на свет (Носков, Рымкевич, 1978; Рымкевич и др., 1990).

У птиц наблюдаются значительные различия в степени изменчивости возраста начала линьки (Рымкевич и др., 1990; Jenni, Winkler, 1994). Как правило, у видов с непродолжительным периодом половой активности и соответственно сжатыми сроками появления на свет молодых особей возраст, в котором начинается линька, варьирует в пределах лишь нескольких дней. Так экспериментами с мухоловкой-пеструшкой *Ficedula hypoleuca* было показано, что различий в возрасте начала постювенальной линьки при содержании молодых птиц при длинном и коротком световом дне практически нет (Рымкевич, Правосудова, 1987). В то же время у полициклических видов эти различия существенны. Например, у зяблика *Fringilla coelebs* в Приладожье эти различия достигают в природе 20 дней (Носков, 1975; Рымкевич и др., 1990), а в эксперименте при содержании на длинном и коротком дне могут быть увеличены до 40. У обыкновенной чечетки *Acanthis flammea*, репродуктивная активность которой в природе рас-

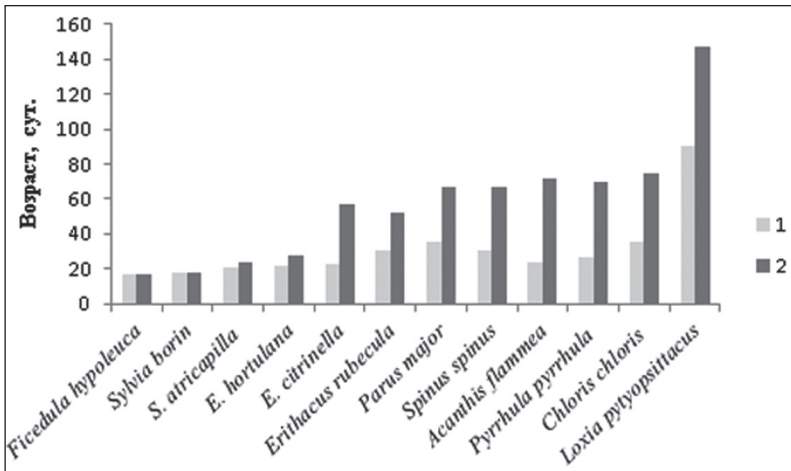


Рис. 2. Средний возраст, в котором начинается постювенальная линька в условиях длинного (1) и короткого (2) светового дня.

Fig. 2. Average values of age at which the post-juvenile moult begins in the conditions of long (1) and short (2) daylengths.

тянута с апреля по август, различия в возрасте начала постювенальной линьки в фотопериодическом эксперименте составили более 30 дней (Носков, Смирнов, 1986).

Продолжительность постювенальной линьки также находится под контролем ФП реакции, и как следствие сроки окончания линьки во многом зависят от длины светового дня, сопутствующего смене оперения (рис. 3). Линька протекает и заканчивается в более молодом возрасте и имеет меньшую продолжительность в диапазоне более коротких длин дня.

Начало второго периода миграционной активности – послелиночной миграции – обычно приурочено к последним стадиям – окончанию постювенальной линьки. Послелиночные миграции молодых птиц у разных видов, как и ювенальные миграции, могут иметь разные формы (Носков, Рымкевич, 2005). Для большинства видов борельной зоны наиболее часто они проходят в виде направленных перелетов или кочевков, в результате которых особи достигают зимовочных участков обитания, находящихся в южных районах северного полушария или в экваториальной зоне. Примерами могут служить различные виды гусеобразных (гуменник *Anser fabalis*, белолобый гусь *Anser*

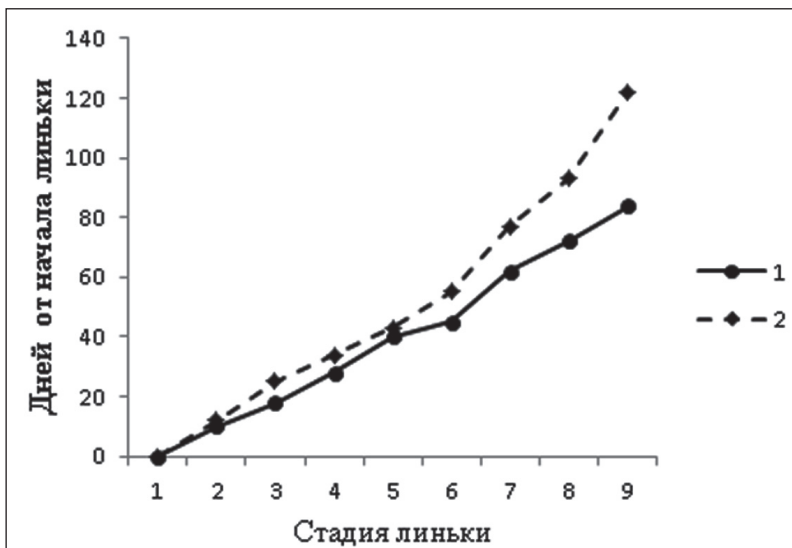


Рис.3. Динамика постювенальной линьки при естественно сокращающемся (1) и постоянном 20-часовом дне (2) в экспериментальных группах зеленушки *Chloris chloris*.
Fig.3. Dynamics of postjuvenile moult under natural decreasing daylength (1) and under constant 20-h daylength in experimental groups of Greenfinch *Chloris chloris*

albifrons, малый лебедь *Cygnus bewickii*, лебедь-кликун *C. cygnus*, утки р. *Anas*), голубей (вяхирь *Columba palumbus*, обыкновенная голица *Streptopelia turtur*, большая горлица *S. orientalis*), некоторые кулики (бекас *Gallinago gallinago*, вальдшнеп *Scolopax rusticola*), а из воробьинообразных — часть видов славковых (пеночка-весничка *Phylloscopus trochilus*, пеночка-теньковка *Ph. collybita*, славка-завирушка *Sylvia curruca*, серая славка *S. communis*, черноголовая славка *S. atricapilla*), практически все виды вьюрковых и овсянковых птиц, за исключением чечевицы и дубровника *Emberiza aureola*.

Принято считать, что миграционный период, который начинается на последних этапах постювенальной линьки или после ее окончания, заканчивается под влиянием внутреннего эндогенного ритма, отсчитывающего определенную продолжительность миграционной активности (Дольник, 1976; Berthold, 1975, 1984, 1993, 1996). Такая схема контроля продолжительности передвижений предполагает наличие врожденных, генетически запрограммированных по длительности периодов двигательной активности и ее направленности (Berthold, 1973). При этом направленность передвижений может в значительной степени варьировать на разных участках миграционных трасс и у обитателей разных частей ареала. По-видимому, подобное представление справедливо для регулярных дальних мигрантов, имеющих достаточно постоянные зоны пребывания в каждый сезон года. К числу таких могут быть отнесены разные виды славковых птиц, «мелкие» виды дроздовых, ласточки, черный стриж *Apus apus*, обыкновенная кукушка *Cuculus canorus*, многие виды куликов. Вместе с тем недавние исследования, выполненные на длиннохвостой синице *Aegithalos caudatus*, показали, что темпы и продолжительность послелинечной миграции у этого ближнего мигранта, как и другие явления летне-осенней части годового цикла, находятся под контролем ФП реакции на укорачивающийся день (Babushkina, Bojarinova, 2011, Bojarinova, Babushkina, 2015). Эти принципиально новые данные показывают, что фотопериод может использоваться в регуляции послелинечной миграции перелетных видов, по крайней мере, ближних мигрантов.

Хорошо известен факт, что дальность передвижений птиц с кочующим типом миграционного поведения в разные годы во многом определяется состоянием кормовой базы (Носков, 1970, Иовченко, 2008, Newton, 2008). В годовых циклах особей этих видов имеется как обязательный период миграционных передвижений, обеспечивающий уход с мест прохождения линьки, так и возможный, дополнительный, период кочевков для поиска необходимых источников пищи

(Носков, 1970, 2006; Носков, Рымкевич, 2005). Все особи кочующих видов по окончании или на последних стадиях постювенальной или послебрачной линьки покидают места ее прохождения, что свидетельствует о наступлении миграционной активности, и оседают на новых участках обитания с обильными источниками корма. В случае истощения запаса кормов на этих участках они могут повторно включиться в передвижения. То есть недостаток кормов у особей данных видов стимулирует повторное возникновение миграционного поведения. Так, в годы обильного плодоношения рябины в окрестностях С-Петербурга на первую половину зимы регулярно остаются дрозды-рябинники *Turdus pilaris*, черные дрозды *Turdus merula*, свиристели *Bombycilla garrulus*, снегири *Pyrrhula pyrrhula*. Но они могут покинуть выбранную зону зимовки в конце декабря — январе, если запасы ягод будут исчерпаны. Примерно так же ведут себя чижи *Spinus spinus* и чечетки, которые в массе остаются зимовать в этом районе с осени при обильном плодоношении березы, серой и черной ольхи, но могут исчезнуть зимой, в случае использования семян или их недоступности в результате обледенения или осыпания при сильных ветрах. На Северо-Западе России к числу видов с кочующей формой послелиночных миграций могут быть отнесены также серебристая чайка, сизая чайка и некоторые другие.

У меньшей части видов boreальной зоны период послелиночной миграции у молодых птиц может проходить в виде ненаправленных и необязательных передвижений — блужданий в поисках подходящего участка. Такую форму миграционной активности наблюдаем, например, у большого пестрого дятла *Dendrocopos major* (Eriksson, 1971), большой синицы *Parus major* (Носков, Смирнов, 1981), серой вороны *Corvus cornix* (Шутенко, Смирнов, 1987).

Таким образом, современный уровень наших знаний заставляет предполагать, что сроки и продолжительность сезонных явлений летне-осенней части годового цикла хотя и могут полностью обуславливаться эндогенным ритмом (возраст начала ювенальной линьки и продолжительность послелиночной миграции дальних мигрантов), однако у подавляющего большинства перелетных, кочующих, блуждающих видов они в той или иной степени корректируются первичными факторами среды. Главным механизмом, обеспечивающим адаптивные сроки прохождения всех процессов, является взаимодействие двух систем: эндогенного ритма и фотопериодического контроля. На примере постювенальной линьки это взаимодействие может быть описано следующим образом. Стиму-

лирующая линьку фотопериодическая реакция на сокращающийся день проявляется в пределах определенных пороговых значений – верхней и нижней границ фотопериодического интервала линьки (ФПИЛ) (Носков, 1978, Носков, Рымкевич, 1988б, 2010). У особей, линяющих при меньшем и быстрее сокращающемся световом дне в пределах ФПИЛ, смена оперения идет более высокими темпами. До тех пор, пока длина светового дня не достигает значений ФПИЛ, линька не начинается или контролируется только эндогенными факторами, при этом эндогенный ритм нейрогуморальной системы, как правило, задает более поздние сроки начала линьки и более низкие темпы ее протекания, чем наблюдаются у вида в природе. После того как день сокращается настолько, что переходит нижний порог ФПИЛ, проявляется ингибирующая роль фотопериодической реакции, которая прерывает процесс смены оперения (Носков, Рымкевич, 2010).

В регуляции периодов зимовки, предбрачной линьки, предбрачной миграции и предбрачной активности также участвует ФП реакция, но не на уменьшающуюся, а на увеличивающуюся длину светового дня (Rowan, 1946; Farner, 1964; Дольник, 1976; Gwinner, 1990). Есть все основания полагать, что сроки и продолжительность сезонных явлений зимне-весенней части годового цикла обеспечиваются описанным выше механизмом взаимодействия эндогенного ритма и фотопериодической реакции. Отличие состоит лишь в том, что организм реагирует не на сокращающийся, а на увеличивающийся световой день.

ФП реакция на увеличивающуюся длину светового дня возникает в организме птицы во время периода зимовки. Так, зяблики начинают реагировать на увеличение светового дня уже с конца ноября (Носков, 1977). У дальних мигрантов реакция на увеличивающуюся длину дня обычно возникает позднее. Так, у мухоловки-пеструшки только с середины января удалось вызвать предбрачную линьку, даже в тех группах, для которых длина дня начала увеличиваться и достигала стимулирующих значений в более ранние сроки (Рымкевич, Правосудова, 1987; рис. 4).

Как в природе, так и в эксперименте внутривидовые различия сроков предбрачной линьки наиболее значительны у дальних мигрантов. По-видимому, такая возможность возникает в связи с длительным периодом пребывания птиц в зимовочной части ареала. У таких видов, например серой славки *Sylvia communis*, желтой трясогузки *Motacilla flava* и садовой овсянки *Emberiza hortulana*, предбрачная линька начинается в самые разные сроки при естественном дне зимовки. Однако те птицы, которые начинают линять в конце зимовки или при увеличивающемся дне в эксперименте, заменяют оперение

интенсивнее и за более короткое время (Кукиш, Носков, 1975; Рымкевич, 1976; Столбова, Музаев, 1986).

Предбрачная миграционная активность формируется по окончании физиологического состояния зимовки или на последних стадиях предбрачной линьки. Она обычно позволяет птицам попадать из зимовочной части ареала в гнездовую. Однако у птиц, половое созревание которых наступает в 2–3-летнем или старшем возрасте, неполовозрелые особи нередко не долетают до районов будущего размножения и оседают на лето в промежуточной части ареала – между зонами зимовки и гнездования. Здесь же у них обычно проходит и очередная линька.

Поскольку предбрачная миграция контролируется ФП реакцией на увеличивающийся световой день, более быстрое увеличение продолжительности светлой части суток приводит к более ранним срокам наступления миграционного поведения и сокращению общей его продолжительности вплоть до полного его

исчезновения при длине дня большей, чем верхний порог ФП интервала. Такая схема регуляции предбрачной миграции была проверена экспериментально на многих видах (Кукиш, Носков, 1975; Рымкевич,

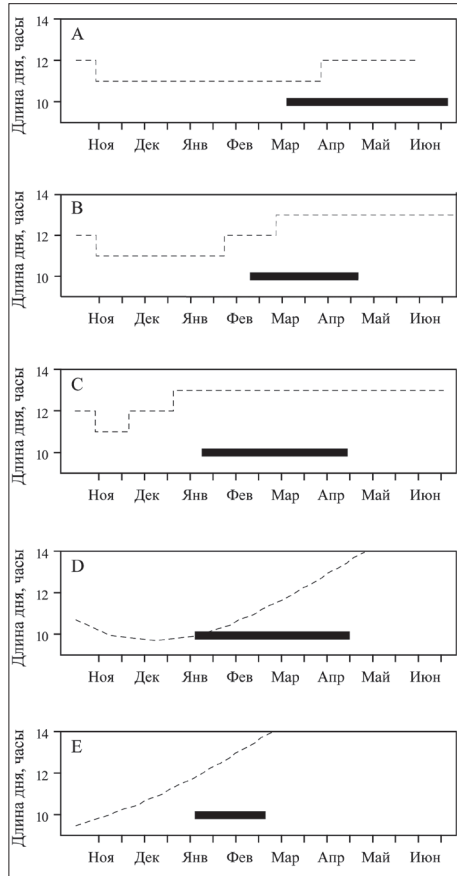


Рис. 4. Сроки предбрачной линьки в пяти группах мухоловки-пеструшки, содержащихся при различных фотопериодических условиях зимовки. Сроки линьки изображены черной полосой, длина дня пунктиром.

Fig. 4. Timing of pre-natal moult in five groups of the Pied Flycatcher kept under the different photoperiodic conditions for a winter. Timing of moult are represented by black bars. Daylengths are represented by broken lines.

1976; Рымкевич, Правосудова, 1986; 1987; Gwinner, 1990). В природе миграционное поведение особей, обитающих в южных частях ареала, тормозится при более короткой длине увеличивающегося светового дня, в то время как у представителей более северных популяций – при более длинной (Farner, 1964; Дольник, 1976), что также хорошо объясняется наличием генетически закрепленных порогов ФП интервала.

У птиц с кочевым типом адаптаций к среде обитания выбор зоны начала гнездования, по-видимому, может в значительной степени определяться попаданием в условия с обильными источниками кормов на путях предбрачных миграций. В случае нахождения таких зон особи приступают к первому циклу размножения, а по его завершению продолжают передвижения. Подобного рода возобновление миграционной активности после первого гнездования в более южных частях ареала можно наблюдать у чижа, обыкновенной чечетки, клестов, дрозда-рябинника (Паевский, 1970; Иовченко, Носков, 1983).

Половая активность большинства видов птиц умеренной зоны наступает под воздействием ФП условий при достижении весной определенной длины светового дня. Даже у дальних мигрантов, у которых эндогенный ритм способен поддерживать окологодную периодичность сезонных явлений, фотопериодический контроль необходим, чтобы половая активность наступала в нормальные сроки. Так, например, половая активность пеночек-весничек *Phylloscopos trochilus*, пойманных в гнездовой зоне ареала в день прилета весной и содержавшихся после этого в неволе при более коротком, чем естественный, световом дне (ФП 13С:11Т), наступила не в 10-х числах мая, как это обычно бывает в природе, а лишь во второй половине июня. Понятно, что при таких сроках начала размножения их потомство, появившись на свет в августе, не имело бы шансов на своевременный отлет и попадание в зону зимовки (Носков, Рымкевич, 1986).

Широко известен факт более длительного периода репродукции у обитателей южных участков ареала по сравнению с особями северных его частей. В результате птицы одного и того же вида в южной части ареала могут иметь 2 или 3 цикла гнездования, в то время как в северной не более одного. Возникает вопрос: в какой степени эта продолжительность обусловлена наследуемыми характеристиками эндогенного ритма и в какой зависит от внешних факторов среды? Накопленные к настоящему времени данные заставляют предполагать, что обитатели умеренных широт Палеарктики, совершающие дальние перелеты, имеют четко фиксированный генетически детерминированный период половой активности, различающийся по продолжительности

у обитателей разных частей ареала. Так, в экспериментах, зяблики из Приладожья, Белгородской области и Крыма имели разную продолжительность активности гонад. Она оказалась меньшей у обитателей северных частей ареала, чем у южных (Носков, 1977).

В то же время известно, что у ряда видов, ведущих оседлый образ жизни, и птиц с кочующим типом миграционного поведения продолжительность половой активности может варьировать в зависимости от воздействия внешних факторов, к числу которых следует отнести, прежде всего, наличие обильных источников пищи и длину светового дня. Так у арчевого дубоноса *Mycerobas carniipes*, седоголового щегла *Carduelis caniceps*, чижа и обыкновенной чечетки в случае обильно урожая основных кормовых видов растений наблюдаются более продолжительные сроки размножения, растягивающиеся на вторую половину лета (Иовченко, 1990, 1993, 2001). В экспериментах также отмечена способность увеличивать продолжительность половой активности при содержании в условиях длинного и увеличивающегося светового дня. Такие результаты были получены для представителей отряда голубей (сизый голубь *Columba livia*, малая *Streptopelia senegalensis* и кольчатая горлицы *S. decaocto*) (Носков, Котов, 1976), а так же для чижа (Иовченко, 2008).

Послебрачная миграция в годовых циклах одних видов может отсутствовать, в то время как у других иметь место. В случае ее отсутствия послебрачная линька может начаться на гнездовом участке сразу же по окончании половой активности или даже на ее последних стадиях. Начало послебрачных передвижений иногда сочетается с докармливанием птенцов, у которых, соответственно, в эти же сроки начинается ювенальная миграция. Окончание миграционной активности, как правило, связано с началом послебрачной линьки.

Послебрачная миграционная активность разных видов, так же как и ювенальная, может выполнять разные функции (Носков, Рымкевич, 2008). У одной группы птиц она обеспечивает биотопическое перераспределение особей в разных направлениях на небольшие расстояния в связи с сезонными изменениями кормовой базы. Примерами таких перемещений в форме блужданий могут служить многие виды чаек, некоторые вьюрковые птицы (черноголовый щегол *Carduelis carduelis*, коноплянка *Acanthis cannabina*, обыкновенная зеленушка *Chloris chloris*), дрозд-рябинник, зарянки *Erithacus rubecula*. Другие виды за счет послебрачных миграций перелетают в промежуточную часть ареала, где у них проходит послебрачная линька. Так селезни синьги *Melanitta nigra* и трупана *M. fusca* из зоны тундры на Северо-

Западе России достигают акватории восточных и центральных частей Балтики. Примерно так же ведут себя селезни связи *Anas penelope* и хохлатой чернети *Aythya fuligula*. Многие виды куликов, как например камнешарка, фифи *Tringa glareola*, черныш *T. ochropus*, кулик-воробей *Calidris minuta*, белохвостый песочник *C. temminskii*, краснозобик *C. ferruginea* в результате послебрачных миграций оседают на линьку в зоне Средиземноморья или Причерноморья. По-видимому, такая же схема сезонного перераспределения в пространстве жизнедеятельности существует у некоторых камышовок – барсучка, болотной *Acrocephalus palustris*, садовой, *A. dumetorum*, а также у обыкновенной чечевичи. Наконец некоторые виды, преимущественно дальние и сверхдальние мигранты, в результате послебрачных миграций попадают непосредственно в зону зимовок. К их числу, по-видимому, могут быть отнесены полярная крачка, малая крачка *Sterna albifrons*, черный стриж, ласточки.

Послебрачная миграция взрослой птицы, как и ювенальная миграция молодой особи, контролируется ФП реакцией на сокращение длины светового дня. Попадание в условия, когда длина дня достигает порогового значения, блокирует миграционное поведение и стимулирует начало послебрачной линьки.

Послебрачная линька может протекать либо после окончания половой активности, либо после периода послебрачных перемещений. В зависимости от наличия или отсутствия этого миграционного периода смена оперения проходит либо на гнездовом участке, либо за его пределами в гнездовой, промежуточной или зимовочной части ареала. Примерами видов, линяющих в гнездовой части ареала, могут служить многие речные утки, ястреба, вяхирь, дрозды, зяблики и многие виды выюрковых птиц; в промежуточной – большинство песочников и улитов, в зимовочной – касатка, городская ласточка, кукушка. Контроль темпов и продолжительности этой линьки, а, следовательно, сроки окончания, осуществляется ФП реакцией на сокращающуюся длину светового дня. Чем короче сопутствующие длины дня в пределах ФП интервала линьки, тем интенсивнее она протекает, при длинном дне процесс смены оперения длится неестественно долго (рис. 5).

Начало послелиночных передвижений сопряжено с окончанием послебрачной линьки. Послелиночные миграции взрослых птиц по характеру своего контроля внешними факторами среды, по своему адаптивному назначению в жизненном цикле во многом сходны с таковыми у молодых особей на первом году жизни. В то же время имеются и некоторые отличительные особенности, свойственные ряду видов

птиц. Так продолжительность, сроки наступления и дальность передвижений у молодых и взрослых птиц одного вида могут отличаться. Также могут существовать и заметные различия в зонах их зимовки (Паевский, 1971; Newton, 2008). Послелиночные миграции у ряда видов могут растягиваться на значительную часть годового цикла. Чаще это виды с кочевым типом территориального поведения.

Характер контроля зимне-весенней части годового цикла внешними факторами среды неполовозрелых особей и представителей старших возрастных групп, как правило, не имеет принципиальных отличий от первогодков; он был рассмотрен выше.

Резюмируя выше изложенное, следует выделить ряд основных положений. Годовой цикл сезонных явлений птиц представляет собой закономерное чередование периодов миграционной активности с периодами линьки, зимовки и половой активности. Наличие обязательных периодов перемещений отличает его от годовых циклов большинства групп других живых организмов. В наиболее полном и, по-видимому, исходном варианте структура годового цикла включает три периода передвижений. У молодых особей на первом году жизни это ювенальные, послелиночные и предбрачные миграции, а у стар-

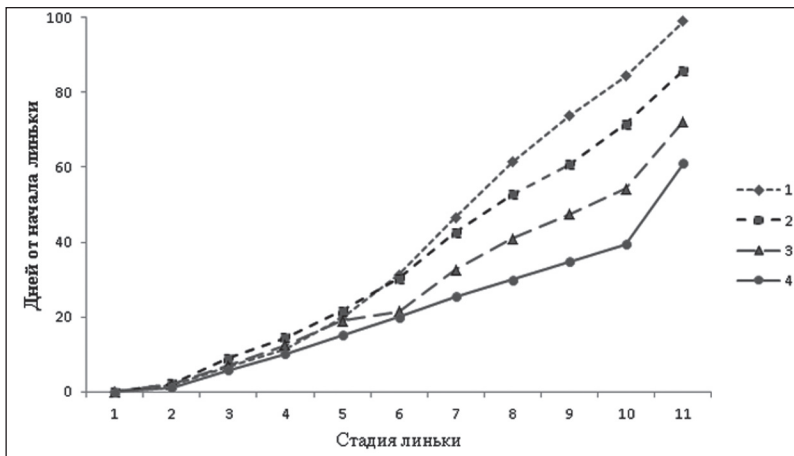


Рис. 5. Динамика послебрачной линьки лесного жаворонка *Lullula arborea* в разных фотопериодических условиях: при постоянном 20-часовом дне (1), при медленно сокращающемся дне от 18 до 16 часов (2), при естественно сокращающемся дне от 18 до 12 часов (3) и от 16 до 8 часов (4).

Fig. 5. Dynamics of postnuptial moult in Woodlark *Lullula arborea* in the different photoperiodic conditions: at constant 20-h daylength (1), at slowly decreasing daylength from 18 to 14 hours (2), at natural decreasing from 18 to 12 hours (3) and from 16 to 8 hours (4).

ших возрастных групп — послебрачные, послелиночные и предбрачные миграции. Полные наборы сезонных явлений встречаются в годовых циклах далеко не у всех современных птиц. Эта общая исходная структура оказалась очень изменчивой и способна исключать те или иные сезонные явления, а также изменять их продолжительность в соответствии с особенностями среды их обитания на пространстве ареала вида. Анализ структур годовых циклов примерно 100 видов птиц Палеарктики в разных частях их ареалов и содержание многих из них в лабораторных условиях показали, что набор, последовательность и механизмы регуляции продолжительности сезонных явлений вида или его географической популяции являются наследуемыми генетически фиксированными признаками. Продолжительность и сроки половой активности обычно являются четкими популяционными характеристиками, которые позволяют появившимся на свет молодым особям пройти в гнездовой части ареала следующие этапы годового цикла и вовремя переместиться в зимовочную часть ареала. Продолжительность периода послелиночных миграций перелетных видов достаточно четко коррелирует с длиной миграционного пути: чем он длиннее, тем продолжительнее период миграционной активности, то есть именно продолжительность миграционной активности, в конечном счете, определяет взаимное расположение гнездовой и зимовочной частей ареала.

В контроле продолжительности и сроков многих сезонных явлений участвует фотопериодическая реакция. Комплекс сезонных явлений летне-осенней части годового цикла имеет более быстрые темпы прохождения при сокращающейся длине светового дня. Такая реакция экспериментально доказана для ювенальной миграции, постювенальной линьки, послелиночной миграции у птиц на первом году жизни и для послебрачной миграции и послебрачной линьки — для взрослых особей. Комплекс сезонных явлений зимне-весенней части годового цикла имеет более ранние сроки наступления и высокие темпы при увеличивающемся дне. К таким сезонным явлениям могут быть отнесены периоды зимовки, предбрачной линьки, предбрачной миграции и предбрачной активности. В результате сокращения их продолжительности половая активность при более длинном световом дне наступает в более ранние сроки.

Прохождение каждого сезонного явления годового цикла в адаптивные для вида или популяции сроки обеспечивается взаимодействием эндогенного ритма и фотопериодической реакции. Организм адекватно реагирует на изменение длины дня, стимулируя наступление и интен-

сифицируя реализацию сезонного явления, только в рамках определенного интервала фотопериодических условий. Эти фотопериодические условия было предложено называть ФП интервалом протекания сезонного явления (Носков, Рымкевич, 1978; 1988б, 2010, Носков, 2011). За пределами пороговых значений ФП интервалов наступление и протекание того или иного сезонного явления либо блокируется, либо оно наступает под воздействием внутреннего эндогенного ритма, но в большинстве своем неадаптивные для данного вида сроки.

Пороговые значения ФП интервалов, как правило, весьма расплывчаты и представляют собою зоны в 1-2 часа, в пределах которых у разных представителей одной и той же географической группировки особей стимулируются или тормозятся процессы наступления и протекания линьки, миграционного поведения или половой активности (рис. 6). Наличие таких широких пороговых зон, по-видимому, поддерживается естественным отбором, так как делает данную популяцию устойчивой при изменчивости погодных условий, вынужденных задержках на трассах пролета и других «непредвиденных» обстоятельствах.

Возникновение способности задерживать или ускорять сроки наступления тех или иных сезонных явлений, увеличивать или сокращать их продолжительность вплоть до полного исчезновения в годовом цикле за счет изменчивости реакции на ту или иную длину дня позволило птицам сформировать уникальную в животном мире систему быстрой направленной корректировки структур годовых циклов. Эти изменения в первую очередь касаются:

- продолжительности ювенальной миграции и самого ее наличия;
- возраста начала, продолжительности, полноты, а также самого наличия постювенальной линьки в гнездовой части ареала;
- продолжительности и наличия послелинечной миграции у неполовозрелых особей;
- продолжительности и наличия периода зимовки;
- сроков начала, продолжительности и полноты предбрачной линьки;
- сроков наступления и продолжительности предбрачной миграции;
- сроков наступления и продолжительности предбрачной активности;
- продолжительности и наличия послепредбрачной миграции;
- продолжительности и полноты послепредбрачной линьки в гнездовой части ареала;

– продолжительности и наличия послелинчной миграции взрослых птиц.

Эти изменения часто становятся первым этапом видообразования и формирования между особями из разных частей ареала изолирующих механизмов за счет различий в сроках протекания сезонных явлений, направленности передвижений и географической разобщенности особей в тот или иной сезон года.

Феномен системы годового цикла птиц с механизмами его регуляции, по-видимому, имеет единую основу у всех современных летающих птиц. Он возник в результате формирования миграционной активности в этой группе животных.

Есть все основания полагать, что миграции птиц как передвижения географического масштаба (а не перемещения с одного дерева или куста до другого) возникли уже на первых этапах формирования этой группы и обеспечивали попадание в разные сезоны года на территории с богатыми кормовыми ресурсами. Причем разные периоды миграционных передвижений могли иметь разные формы и выполнять разные функции. Возникновение миграций заставило птиц иметь очень высокий уровень обмена веществ, резко сократить продолжительность роста-развития, продолжительность процесса линьки, приобрести способность к астроориентации и навигации, выработать способность удивительно точной оценки времени посредством сопоставления собственного эндогенного околосуточ-

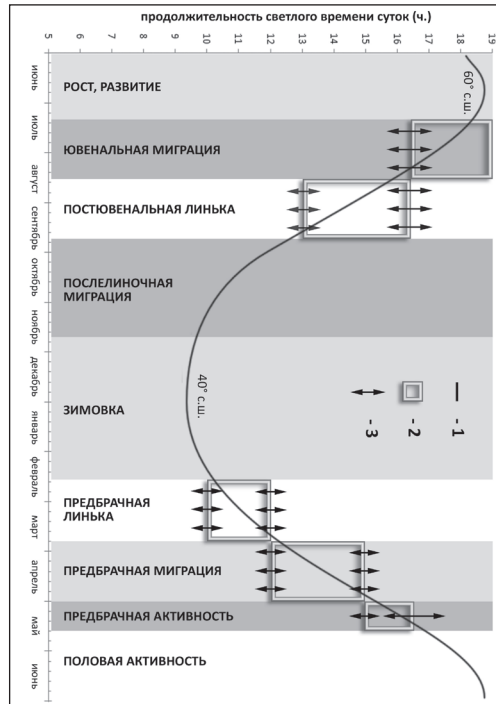


Рис. 6. Схема варьирования пороговых значений фотопериодического интервала: 1 – длина светового дня; 2 – ФП интервал; 3 – пределы варьирования порогов ФП интервала.

Fig. 6. Scheme of a variation of photoperiodic interval thresholds: 1 – daylengths, 2 – PP interval thresholds, 3 – limits of a variation of PP interval thresholds.

ного ритма с продолжительностью темной и светлой части суток и за счет этого оценивать свое местоположение в пространстве и вносить соответствующие коррективы в свой годовой цикл. Все это свидетельствует о возникновении и формировании у птиц весьма своеобразного варианта эволюционного процесса, генеральное направление которого — поиск, нахождение и существование в зоне оптимума за счет различных форм миграционных передвижений. Тем самым предполагается возникновение миграционной активности на первых же этапах становления полета. Этот вариант эволюционного процесса — не столько приспособляться к тому, что есть на одном месте, сколько активно искать оптимальные условия, перемещаясь в пространстве, часто на огромные расстояния — у птиц доведен до совершенства и требует специальных координированных исследований.

Закономерности изменчивости сезонных явлений и структур годовых циклов птиц на пространствах Северной Евразии остаются практически не исследованными. Для видов с обширными ареалами лишь в самом общем виде можно говорить о следующих выявленных закономерностях. Чем больше расстояние между гнездовой и зимовочной частью ареала, тем короче продолжительность половой активности особи и, соответственно, репродуктивный период популяции. Увеличение временных затрат на преодоление этого расстояния может компенсироваться сокращением продолжительности (за счет темпов и/или полноты) послебрачной и постювенальной линек вплоть до полного их исчезновения в гнездовой части ареала и переноса в промежуточную (линочную) или в зимовочную его часть. Механизм сокращения полноты и продолжительности лежит в изменении порогов фотопериодического интервала этого сезонного явления. Перенос линек в линочную или зимовочную часть ареала связан с преобразованием ювенальной и послебрачной миграционной активности в направленные миграции, обеспечивающие попадание в географически удаленные места линьки и зимовки. Послелиночные миграции в этом случае либо обеспечивают попадание из линочной в зимовочную часть ареала, либо редуцируются полностью.

Сроки начала предбрачной линьки, предбрачной миграции и предбрачной активности контролируются фотопериодической реакцией на увеличение длины светового дня, после того как на основе эндогенного ритма организма возникает чувствительность к фотопериоду. Наступление половой активности контролируется ФП реакцией, пороговые значения длины светового дня которой больше у обитателей более северных участков ареала.

На данный момент невозможно назвать практически ни одного вида с обширным ареалом, для которого было бы известно, где расположены места зимовок разных географических популяций, каковы различия в сроках миграций и прилета на места зимовок, полнота и сроки замены оперения в периоды постювенальной, послебрачной и предбрачной линек, где протекают эти линьки – на местах гнездования, в зонах зимовок или в промежуточной части ареала, в результате какого периода передвижений достигаются разные зоны ареала вида. Изучение этих вопросов представляет собой одну из фундаментальных проблем современной орнитологии, задач природоохранных мероприятий для птиц, населяющих всю Палеарктику. Эти исследования должны быть направлены на:

- инвентаризацию годовых циклов разных видов в разных частях их ареалов;
- выявление направлений, трасс пролета и мест зимовки на подвиговом и популяционном уровне с использованием самых разных форм мечения;
- изучение сроков, полноты и мест протекания постювенальной, послебрачной и предбрачной линьки.

Для реализации этого направления крайне важно налаживание контактов, обмен опытом и проведение совместных исследований по единым методикам между коллективами, проводящими массовый отлов и мечение птиц в разных частях северной Евразии. Особенно актуальны эти задачи для регионов Западной и Восточной Сибири, Алтая, Приамурья, Средней Азии, Прикаспия, Причерноморья и Восточного Средиземноморья.

Благодарности. Авторы выражают признательность всему коллективу сотрудников Ладужской орнитологической станции, лаборатории экологии и охраны птиц Санкт-Петербургского университета, на протяжении 47 лет работавших вместе с авторами над проблемой регуляции годового цикла. Особенно большую помощь в формировании взглядов авторов и сборе материалов оказали А.Р. Гагинская, Н.П. Иовченко, Ю.Г. Бояринова, Г.А. Афанасьева, Е.Н. Смирнов, Ф.С. Столбова, В.М. Музаев, А.И. Кукиш, И.Б. Савинич, В.И. Головань и Е.П. Фертикова, Д.А. Стариков, О.В. Бабушкина.

Литература

Бардин А.В. 1983. Территориальное поведение и миграции хохлатой синицы (*Parus cristatus* L.) // Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц, 14: 43–69. **Бардин** А.В. 2009. Поведение молодых пухляков *Parus*

montanus и хохлатых синиц *P. cristatus* после вылета из гнезда и их послегнездовая дисперсия//Рус. орнитол. журн., 18 (472): 482–485.

Виксне Я.А. 1968. Означении послегнездовых кочевков в территориальном размещении гнездящихся озерных чаек (*Larus ridibundus*) на примере восточно-прибалтийской популяции//Экология водоплавающих птиц Латвии. Рига: 167-205.

Дольник В.Р. 1976. Фотопериодизм у птиц//Фотопериодизм животных и растений. Л.: 47–81.

Иовченко Н.П. 1990. Экология и адаптивные особенности годового цикла арчового дубоноса//Орнитология, 24: 84–94. **Иовченко Н.П.** 1993. Экология седоголового щегла (*Carduelis caniceps* Vig.) в Тянь-Шане//Экология и фауна птиц Палеарктики. СПб.: 22–53. **Иовченко Н.П.** 2001. Взаимоотношения размножения и линьки в годовом цикле вьюрковых//Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Казань: 274–276. **Иовченко Н.П.** 2008. Пищевая специализация и адаптивные особенности годовых циклов вьюрковых (*Fringillidae*, *Carduelinae*)//Изучение миграций птиц и миграционных стоянок. СПб.: 13–15. **Иовченко Н.П., Носков Г.А.** 1983. Весенние миграции чижа в Юго-Восточном Приладожье//Тез. докл. 11 Прибалт. орнитол. конф. Таллинн: 100–101.

Исаков Ю.А. 1957. Сезонные миграции серых цапель (*Ardea cinerea*) по данным кольцевания в СССР//Тр. Центр. Бюро кольцевания, 9: 46–85.

Кукиш А. И. Носков Г.А. 1975. Фотопериодическая регуляция предбрачной линьки желтой трясогузки (*Motacilla. f. flava* L.)//Научн. докл. высшей школы. Биол. науки, 8: 11–15.

Носков Г.А. 1970. Об особенностях миграционного поведения кочующих видов вьюрковых в зимний период//Матер. VII Прибалт. орнитол. конф., ч.1. Рига: 61–64. **Носков Г.А.** 1975. Линька зяблика (*Fringilla coelebs*)//Зоол. журн., 54 (3): 413–424. **Носков Г.А.** 1977. Линька зяблика (*Fringilla coelebs*). Фотопериодическая регуляция и место в годовом цикле//Зоол. журн., 56 (11): 1676–1686. **Носков Г.А.** 1978. Линька обыкновенной чечевицы (*Carpodacus erythrinus*) и ее фотопериодическая регуляция//Экология, т. 1: 61–69. **Носков Г. А.** 2006. Кочевки как форма миграционной активности птиц//Орнитологические исследования в Северной Евразии. Ставрополь: 20–22. **Носков Г.А.** 2011. Изменчивость параметров миграционной активности в годовом цикле сезонных явлений птиц и ее роль в микроэволюционном процессе//Труды Мензбирова орнитологического общества, 1. Махачкала: 17–30. **Носков Г.А., Гагинская А.Р.** 1969. Ювенильная линька и миграции полевого воробья в условиях Ленинградской области//Вопросы экологии и биоценологии, 9. Л.: 48-58. **Носков Г.А., Котов А.А.** 1976. Некоторые особенности фотопериодической регуляции сезонных явлений у голубей и горлиц//Вестн. ЛГУ, 4 (21): 39–46. **Носков Г.А., Рымкевич Т.А.** 1978. Механизмы фотопериодического контроля линьки у птиц//Вестн. ЛГУ, 3 (9): 12–22. **Носков Г.А., Рымкевич Т.А.** 1986. Фотопериодический контроль сроков начала репродуктивного периода и послебрачной линьки у северной

пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus acredula* L.)// Вестн. ЛГУ, 3 (1): 96–98. **Носков Г.А., Рымкевич Т.А.** 1988а. О закономерностях изменчивости годового цикла сезонных явлений на пространстве ареала//Место вида среди биологических систем. Вильнюс: 45–70. **Носков Г.А., Рымкевич Т.А.** 1988б. О закономерностях адаптивных преобразований годового цикла птиц// Доклады АН СССР, 301 (2): 505–508. **Носков Г.А., Рымкевич Т.А.** 2005. Формы миграционной активности в годовом цикле птиц//Орнитологические исследования в Приладожье. СПб.: 18–60. **Носков Г.А., Рымкевич Т.А.** 2008. Миграционная активность в годовом цикле птиц и формы ее проявления// Зоол. журн., 87 (4): 1–12. **Носков Г.А., Рымкевич Т.А.** 2010. Регуляция параметров годового цикла и ее роль в микроэволюционном процессе у птиц// Успехи совр. Биол: 130 (4): 346–359. **Носков Г. А., Силицкий В. В.** 1969. О фотопериодической регуляции сроков ювенильной линьки у некоторых воробьиных птиц//Орнитология в СССР, 2. Ашхабад: 456-459. **Носков Г.А., Смирнов Е.Н.** 1986. Некоторые особенности фотопериодического контроля сроков и полноты постювенальной линьки обыкновенной чечетки// Актуальные проблемы орнитологии. М.: 70–80. **Носков Г.А., Смирнов О.П.** 1981. Территориальное поведение и миграции большой синицы *Parus major major* L.//Экология птиц Приладожья. Л.: 100–130.

Паевский В.А. 1970. Особенности перелетов чижей в Европе//Матер. 7 Прибалт. орнит. конф., ч.1: 69–75. **Паевский В.А.** 1971. Атлас миграций птиц по данным кольцевания на Куршской косе//Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц. Л.: 3–110.

Резвый С.П., Носков Г.А., Гагинская А.Р., и др. 1995. Атлас миграций птиц Ленинградской области по данным кольцевания. СПб.: 232 с.

Рымкевич Т.А. 1976. Фотопериодическая регуляция линьки садовой овсянки (*Emberiza hortulana* L.) из Ленинградской области//Вестн. ЛГУ, 15: 19–25. **Рымкевич Т.А., Правосудова Е.В.** 1987. Линька в годовом цикле мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.)//Исследования по фауне и экологии птиц Палеарктики. Л.: 95–111. **Рымкевич Т.А., Правосудова Е.В.** 1986. Фотопериодический фактор в регуляции годового цикла сезонных явлений у серой мухоловки и мухоловки-пеструшки//Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование, ч. 2. Л.: 209–210. **Рымкевич Т.А., Савинич И.Б., Носков Г.А.** и др. 1990. Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: 304 с.

Столбова Ф. С., Музаев В. М. 1986. Годовые циклы славков Южного Приладожья//Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. М. Ч. 2: 261–262.

Шутенко Е.В., Смирнов О.П. 1987. О территориальном поведении молодых серых ворон (*Corvus corone cornix*)//Исследование по фауне и экологии птиц Палеарктики. Л.: 143–162.

Babushkina O.V., Wojarinova J.G. 2011. Photoperiodically regulated cycle of locomotory activity and fat reserves during migration seasons in the irruptive bird species, the Long-tailed Tit *Aegithalos c. caudatus*//Avian Biology, 42: 169-177.

Bojarinova J.G., Babushkina O.V. 2015. Photoperiodic conditions affect the level of locomotory activity during autumn migration in the Long-tailed Tit (*Aegithalos c. caudatus*)/The Auk, 132: 370–379.

Berthold P. 1973. Relationships between migratory restlessness and migration distance six *Sylvia* species//Ibis, 115: 594–599. **Berthold P.** 1975. Migration. Control and metabolic physiology//Avian biology, 5. N.-Y. Academic Press.: 77–128. **Berthold P.** 1984. Endogenous control of bird migration: a survey of experimental evidence//Bird study, 31: 19–27. **Berthold P.** 1993. Bird migration. A general survey. Oxford, 239 p. **Berthold P.** 1996. Control of bird migration. London, 355 p. **Berthold P., Gwinner E., Klein H** (1970) Vergleichende Untersuchung der Jugendentwicklung eines ausgeprägten Zugvogels, *Sylvia borin*, und eines weniger ausgeprägten Zugvogels, *S. atricapilla*. Vogelwarte 25:297–331.

Eriksson K. 1971. Irruption and wintering ecology of the Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major*//Ornis Fennica 48: 69–76.

Farner D.S. 1964. The photoperiodic control of reproductive cycles in birds//Amer. Scientist, 52: 137–156.

Feare C. 2002. Common Starling (Starling) *Sturnus vulgaris*//The migration Atlas: movements of the birds of Britain and Ireland. London: T.&A.D.Poyser: 629–632.

Gwinner E. 1990. Circannual rhythms in bird migration: control of temporal pattern and interations with photoperiod//Bird migration: Physiology and Ecophysiology. Berlin, Springer-Verlag: 257–268.

Jenni L., Winkler R. 1994. Moul and Ageing of European Passerines. London: Academic Press. 225 p.

Newton J. 2008. The migration ecology of birds.- Academic Press.- L.- 976 p.

Noskov G.A., Rymkevich T.A. 1985. Photoperiodic control of postjuvenile and postnuptial molts in Passeriformes//XVIII Congr. Intern. Ornithol. Acta, 2. M.: 930–934. **Noskov, G.A., Rymkevich, T.A. & Iovchenko, N.P.** 1999. Intraspecific variation of moult: Adaptive significance and ways of realisation. In: Adams, N.J. & Slotow, R.H. (eds) Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban. Johannesburg: BirdLife South Africa. P. 544–563

Rowan W. 1946. Experiments in bird migration//Trans. Roy. Soc. Can., 40: 123–135.

Saurola P. 2002. Natal dispersal distances of Finnish owls: results from ringing//Ecology and conservation of owls.CSIRO Publishing,Collingwood VIC, Australia: 42–55.

Summary

G.A. Noskov, T.A. Rymkevich. Analysis of the mechanisms of the intraspecies variability of seasonal events and annual cycle structures in birds across the species distribution range

The sequence, duration and other characteristics of seasonal events in the annual cycle of birds may vary considerably across the species distribution range. Even greater differences are observed in the annual cycles of related species. They most often appear in the distance, direction and number of migration activity

periods, duration of the breeding season, presence/absence of moult in the breeding or wintering areas of the range. The full series of seasonal events in the annual cycle of yearlings comprises growth-development, juvenile migration, postjuvenile moult, postmoulting migration, wintering, prebreeding moult, prebreeding migration, prebreeding activity. In adult birds it includes sexual activity, postbreeding migration, postbreeding moult, postmoulting migration, wintering, prebreeding moult, prebreeding migration, and prebreeding activity. In the species that begin sexual activity at an older age (in their third – fifth years) the structure is generally the same, but for the breeding that falls out.

The full set of seasonal events in the annual cycle should probably be deemed as an initial structure comprising three periods of migration activity, each one preceding the most energy-expensive processes: breeding, moulting, wintering. Through these migrations, birds move to areas with higher food availability. A unique feature in birds is the capacity to quickly adapt their annual cycle to the specific environmental characteristics of different parts of the range. This capacity builds upon the system of photoperiodic control, since the seasonal events in the summer-autumn part of the annual cycle accelerates by a shorter, decreasing day-length, whereas seasonal events of the winter-spring part of the life cycle – by a longer, increasing day-length. The phenomenon of this hereditary response manifests itself within certain limits of photoperiodic conditions (PP interval). A shift in the PP interval thresholds of a certain seasonal event turns into a ready-made mechanism for a directional modification of the characteristics of seasonal events and a transformation of the structure of annual cycles.

The mechanism of shifting PP interval thresholds as a tool for adjusting the timing, duration and the very presence of a certain event in the annual cycle is widely used by the entire Aves class for intraspecies adaptations across the distribution range. It often turns into the first step in speciation and the formation of mechanisms isolating individuals from different parts of the range through misfit in the timing of seasonal events, directions of movements and spatial isolation of individuals in certain seasons of a year. Patterns in the variation of seasonal events and annual cycle structures in North Eurasian birds have remained poorly studied. Investigating them is obviously a basic challenge for modern ornithology, and for issues related to the conservation of birds inhabiting the entire Palaearctic region.

Памяти Игоря Александровича Долгушина

Орнитология в Казахстане за последние 50 лет (1965-2015)

А.Ф. Ковшарь

Мензбировское орнитологическое общество, Казахстан, Алматы

e-mail: ibisbilkovshar@mail.ru

На обширной территории, занимаемой ныне Республикой Казахстан, орнитологи изучают птиц уже более двух столетий, начиная с исследований Н.П. Рычкова (1762, 1772) и академических экспедиций П.С. Палласа (Pallas, 1771-1776). За первые сто лет эту территорию посетили П.С. Паллас, И.И. Лепехин, И.Г. и С.Г. Гмелины, Э.А. Эверсман, А. Леманн, А.И. Шренк, Ф.В. Геблер. Над обработкой их коллекций трудились А.А. Лихтенштейн, Ф.Ф. Брандт, А.А. Штраух и др. В результате к середине XIX века в общих чертах удалось более или менее выяснить состав и распространение птиц в северо-западной половине Казахстана, описать много новых видов. Дальнейшее исследование авифауны Казахстана во второй половине XIX ст. связано с именами таких блестящих учёных как Г.С. Карелин, Н.А. Северцов, Н.А. Зарудный и П.П. Сушкин. В первой половине XX ст. в разных местах Казахстана птиц изучали: В.Н. Шнитников, В.А. Хахлов, Л.М. Шульпин, В.А. Селевин, Н.А. Gladkov, Е.П. Спангенберг, И.А. Долгушин, М.А. Кузьмина, М.Н. Корелов и многие другие орнитологи. С организацией в 1932 г. Казахстанской базы Академии наук СССР исследования птиц этой территории проводились не только путём экспедиционных маршрутов, но в ряде мест – и стационарно. Систематизацией обширных накопившихся сведений о птицах республики занялись сотрудники лаборатории орнитологии под руководством Игоря Александровича Долгушина, который задумал и осуществил коллективное многотомное фаунистическое издание «Птицы Казахстана» (1960-1974). Работа над этой капитальной сводкой ко времени проведения очередной, 4-й Всесоюзной орнитологической конференции (Алма-Ата, сентябрь 1965) была в самом разгаре. К этому году вышли 2 тома (1960, 1962), в которых описаны 233 вида, или 48.4% орнитофауны – по отряд сорообразных (Strigiformes) включительно (фото авторов см. рис.1).

Кстати сказать, из числа соседних среднеазиатских республик только Киргизия к тому времени выпустила свой трёхтомник «Птицы Киргизии» (1959-1961), в остальных работа над обобщающими сводками была далека от завершения. Так, «Птицы Таджикистана» А.И. Иванова (1940) в это время перерабатывались и дополнялись автором, а в 1969 г.



Рис. 1. Авторы двух первых томов «Птицы Казахстана»:

И.А. Долгушин, М.А. Кузьмина, М.Н. Корелов, В.Ф. Гаврин.

Fig. 1. Authors of two first volumes of *Birds of Kazakhstan*: I.A. Dolgushin, M.A. Kuzmina, M.N. Korelov, V.F. Gavrin.

увидела свет блестящая региональная монография «Птицы Памиро-Алая». Незавершёнными оставались сводка «Птицы Туркменистана» (Дементьев, 1952; Рустамов, 1958), в которой описана лишь половина видов отряда воробьинообразных; а также орнитологический том «Фауны Узбекской ССР» (1953, 1956, 1961 – неворобьиные).

Очерк истории орнитологических исследований Казахстана в **первой** половине XX ст. опубликован И.А. Долгушиным в первом томе «Птицы Казахстана» (1960). В более развёрнутом виде он напечатан нами (Ковшарь, Гаврилов, 1982) в первом томе серийного издания «Птицы СССР», очередные тома которого продолжают выходить и сейчас под измененным названием «Птицы России и сопредельных регионов». Поэтому ниже кратко упомянем – кто, где и в какие годы изучал птиц на территории Казахстана во **второй** половине XX и в первом десятилетии XXI столетия.

Характернейшими чертами в орнитологии 60-х гг. XX в. стали: подведение итогов фаунистических исследований в виде выпуска сводных монографий и переход к изучению экологии птиц. Это повлекло за собой замену экспедиционных методов работы одиночек стационарными исследованиями целых научных коллективов. Наряду с центральным научным учреждением – Институтом зоологии АН КазССР – зоологические коллективы появились также в двух развитых в Казахстане системах – противочумной (СредАзПЧИ и сеть станций) и природоохранной (в виде заповедников). В первой из них орнитологические наблюдения проводились попутно с основной работой, во второй – разрабатывались специальные орнитологические темы стационарного характера. В третьей системе – вузовской – в Казахстане работали лишь отдельные одиночки-орнитологи. Число лиц, занимающихся птицами, к концу 60-х гг. возросло настолько,

что даже простое перечисление всех фамилий с указанием мест и лет исследований заняло бы слишком много места. Поэтому ограничусь приведением схемы расположения стационарных точек орнитологических исследований в Казахстане (рис. 2). С более подробной информацией, включая маршруты, можно ознакомиться в биобиблиографическом справочнике «Орнитологи Казахстана и Средней Азии: XX век» (Ковшарь, 2003), в котором приводятся биографические материалы о 350 лицах, внесших свой вклад в изучение птиц обширного региона Казахстана и Средней Азии.

Своеобразна история орнитологических исследований в последней четверти XX ст. С 70-х гг., в период завершения сводки «Птицы Казахстана» (1974), большинство орнитологических исследований в Казахстане выполнялось *стационарно*, чему в последующие 25 лет весьма способствовало господство миграционной тематики. Весь Казахстан, Средняя Азия и Западная Сибирь были объединены в один, так называемый Срединный регион, где изучение миграций птиц шло по единым стандартам именно на стационарах. В Казахстане главным таким стационаром с 1966 г. стал Чокпаковский в северных предгорьях Таласского Алатау, близ заповедника Аксу-Джабаглы (Западный Тянь-Шань), второстепенными (работавшими по 2-5 лет) – озеро Сорбулак близ Алматы, долины рек Урал, Тургай, Сарысу; западный берег Аральского моря. В этих работах под руководством Э.И. Гаврилова (руководитель тематики в регионе) в разные годы был задействован весь личный состав орнитологов Института зоологии: Э.М. Ауэзов, И.Ф. Бородихин, В.Г. Березовский, С.А. Брохович, А.Э. Гаврилов, Э.И. Гаврилов, Ю.Н. Грачев, А.П. Гисцов, Б.М. Губин, С.Н. Ерохов, А.Ф. Ковшарь, В.А. Ковшарь, А.С. Левин, П.В. Пфандер, Э.Ф. Родионов, Ю.Г. Савин, А.М. Сема, В.В. Филатов, В.В. Хроков и др. Результаты опубликованы в сотнях работ, в 1974-1990 гг. издано 10 сборников под общим названием «Миграции птиц в Азии» (см. библиографический указатель «Птицы Казахстана», 2000).

Стационар по изучению биологии размножения воробьиных птиц функционировал с 1971 по 1980 г. в высокогорье Заилийского Алатау (Б. Алмагинское озеро, 2500 м). Здесь под руководством А.Ф. Ковшаря работали студенты-практиканты различных вузов и юннаты, многие из которых впоследствии стали известными орнитологами: О.В. Белялов, А.Э. Гаврилов, В.А. Ковшарь, А.С. Левин, В.В. Лопатин, Р.Г. Пфеффер, С.Л. Складенко и др.

После выхода в свет «Красной книги Казахстана» (1978) возникла потребность в широких экспедиционных обследованиях территории

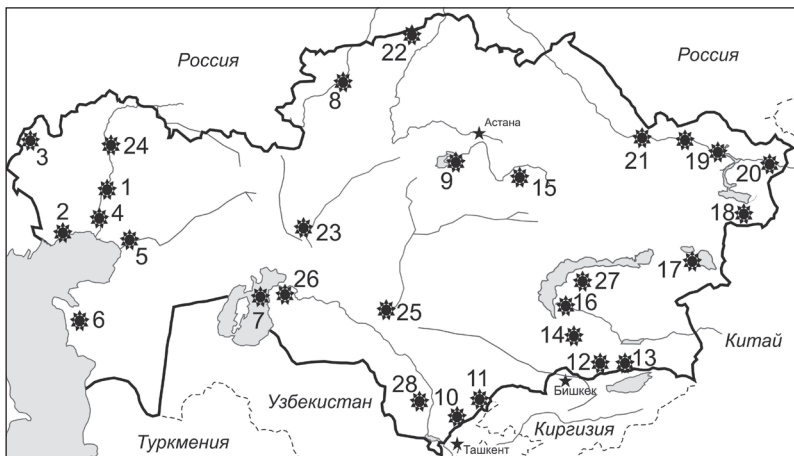


Рис. 2. Места стационарных работ орнитологов в Казахстане в 1965-2014 гг.:

Fig. 2. Research sites of ornithologists in Kazakhstan in 1965-2014.

- 1 – Уральская ПЧС: 1954-1990 (В.А.Наглов, В.Л.Шевченко, Э.И.Гаврилов и др.);
- 2 – Ганюшкино: 1959-1966 (А.Н.Пославский); 3 – Джаныбек: 1964-1999 (Г.В.Линдеман и др.); 4 – низовья Урала: 1975-1980 (А.С.Левин, Б.М.Губин); 5 – СВ Прикаспий, Эмба: 1962-1968 (В.В.Неручев); 6 – Мангышлак: 1956-1968 (Е.Г.Самарин, А.В.Молодовский, О.В.Митропольский); 7 – Арал, Барсакельмес: 1953-2007 (В.М.Галушин, А.П.Гисцов, Д.О.Елисеев, А.Ф.Ковшарь); 8 – Наурзум: 1960-2005 (В.И.Азаров, А.О.Соломатин, Н.С.Гордиенко, Н.М.Сметана, Е.А.Брагин); 9 – Кургальджин: 1959-2014 (И.А.Кривицкий, Е.Н.Волков, В.В.Хроков, Н.Н.Андрусенко, А.В.Кошкин, В.А.Ковшарь); 10 – Аксу-Джабаглы: 1959-2010 (А.Ф.Ковшарь, Б.М.Губин, Е.С.Чаликова); 11 – Чокпак: 1966-2014 (И.Ф.Бородихин, Э.И.Гаврилов, А.Ф.Ковшарь, А.М.Сема, А.П.Гисцов, В.А.Ковшарь, А.Э.Гаврилов и др.); 12 – Большое Алматинское озеро: 1964-1980: И.А.Долгушин, Э.И.Гаврилов, Э.Ф.Родионов, А.Ф.Ковшарь, А.С.Левин и др.); 13 – Алматинский заповедник: 1974-2014 (Р.Г.Пфеффер, А.Д.Джаныспаев); 14 – Сорбулак: 1977-2014 (Э.М.Ауэзов, С.Н.Ерохов, В.В.Хроков, О.В.Белялов, Ф.Ф.Карпов); 15 – Караганда и Каркаралинск: 1942-1982 (В.А.Ленхольд); 16 – дельта р.Или: 1954-1964 (В.А.Грачёв); 17 – Алаколь: 1964-2013 (В.А.Грачёв, Э.М.Ауэзов, М.Н.Бикбулатов, Э.И.Гаврилов, Б.П.Анненков, Н.Н.Березовиков); 18 – Зайсан: 1955-2014 (И.Ф.Самусев, А.В.Сурвилло, Б.В.Щербаков, Н.Н.Березовиков, С.В.Стариков); 19 – Калба-Иртыш-Западный Алтай: 1963-2000 (И.Ф.Самусев, В.А.Егоров, Б.В.Щербаков, В.В.Хроков, Н.Н.Березовиков, С.В.Стариков); 20 – Маркаколь: 1966-1987 (Э.И.Гаврилов, М.Н.Корелов, М.А.Кузьмина, Э.Ф.Родионов, Н.Н.Березовиков, С.В.Стариков); 21 – Семипалатинск: 1956-1963 (С.Г.Панченко); 22 – Петропавловск: 1963-2014 (В.И.Дробовцев, В.С.Вилков, В.В.Синицын, И.Зубань); 23 – низовья Тургая: 70-е гг. (Э.М.Ауэзов, В.Г.Березовский); 24 – Урал-Кушум: 1972-1997 (П.В.Дебело); 25 – низовья р.Сарысу: 1982 (А.М.Сема, А.П.Гисцов); 26 – Арал, дельта Сырдарьи: 1978-1979 (В.Г.Березовский, С.А.Брохович); 27 – Карой, низовья Или: 1982 (А.Ф.Ковшарь, Б.М.Губин, А.С.Левин); 28 – Баймахан, Кызылкумы: 1985-1987 (Б.М.Губин, С.Л.Скляренко).

в поисках редких видов животных. В 1980 г. в Институте зоологии впервые в регионе была создана специализированная лаборатория проблем охраны диких животных (численно в ней преобладали орнитологи), которая занялась такими экспедиционными обследованиями. В 1980-1995 гг. орнитологи лаборатории (А.Ф. Ковшарь, О.В. Белялов, Н.Н. Березовиков, Б.М. Губин, А.П. Гисцов, А.Ж. Жатканбаев, Ф.Ф. Карпов, В.А. Ковшарь, А.С. Левин, С.Л. Скляренко, Р.Г. Пфедфер, В.В. Хроков) покрыли сеть экспедиционных маршрутов аридную половину территории Казахстана, проводя, помимо наземных,



Рис. 3. Состав лаборатории орнитологии Института зоологии АН КазССР (1967 и 1980 гг.)

Fig. 3. Laboratory of Ornithology in the Institute of Zoology of the Academy of Sciences in 1967 and 1980. Верхний снимок – в 1967 г.; слева направо – авторы 3 – 5-го томов «Птицы Казахстана»: Э.И.Гаврилов, Э.Ф.Родионов, А.Ф.Ковшарь, М.Н.Корелов, М.А.Кузьмина, И.Ф.Бородихин. Нижний снимок – в 1980 г., в момент разделения на две лаборатории – орнитологии и охраны диких животных.

также аэровизуальные обследования. Собранные в результате этих работ материалы по распространению и биологии редких видов птиц (дрофиные, пеликаны, журавли, соколы, кулики и др.) опубликованы в десятках статей, включая два тематических сборника «Редкие животные Казахстана» (1986) и «Редкие птицы и звери Казахстана» (1991), а также вошли в коллективную монографию «Редкие животные пустынь» (1990). На основе этих материалов была дважды переиздана Красная книга Казахстана (1991, 1996).

В 90-х гг., с установлением государственного суверенитета Казахстана, изменился и сам стиль научной работы, направление и содержание которой стало определяться не государственными планами, а результатами поиска самими исполнителями грантов и так называемых проектов,

финансируемых, как правило, зарубежными заказчиками и только утверждаемых руководящими научными инстанциями. Для орнитологов доступными проектами стали экологически-природоохранные, в плане выполнения Конвенции о сохранении биоразнообразия (1992). Из большого количества такого рода проектов можно назвать основные: Договор с NARC (ОАЭ) о сохранении дрофы джека в Казахстане (1995-1996); многолетний мониторинг водных и околоводных птиц на Северном Каспии (1995-2010); «Балобан в Центральной Азии» (1995-2010); «Трансграничный проект по сохранению биоразнообразия Западного Тянь-Шаня» (2001-2005); «Комплексное сохранение приоритетных глобально значимых водно-болотных угодий как мест обитания мигрирующих птиц: демонстрация на трех территориях» (2004-2010), «Ключевые орнитологические территории Центральной Азии» (2004-2007). В разные годы в работах по этим проектам участвовало большинство орнитологов Казахстана, но наибольший вклад в их выполнение внесли: Б.М. Губин (джек), А.С. Левин (балобан), А.П. Гисцов (Каспий), С.Н. Ерохов, Н.Н. Березовиков, В.А. Ковшарь (водно-болотные угодья), С.Л. Скляренко и В.В. Хроков (ключевые орнитологические территории). Результатом выполнения проектов явились: капитальная монография «Дрофа-красотка» (Губин, 2004), трехтомник «Глобально значимые водно-болотные угодья Казахстана» (2007), «Планы управления глобально значимыми видами птиц» (2010) и справочник «Ключевые орнитологические территории Казахстана» (2008). Особенностью такого рода работ по проектам является, с одной стороны, их целевая направленность, не всегда позволяющая проведение чисто исследовательских работ, а с другой стороны, то обстоятельство, что научные материалы, сбор которых оплачен спонсорами проекта, являются собственностью заказчика и на вовлечение их в научный оборот требуется его разрешение. Тем не менее, положительный результат от «проектных» работ орнитологов налицо – получены новейшие сведения о состоянии фауны птиц в самом начале XXI века. Краткие итоги работ по отдельным направлениям исследований следующие.

Фаунистическое направление исследований

Этап первичного описания орнитофауны республики был завершен через 9 лет после Алматинской конференции 1965 г., когда увидел свет последний, 5-й том фаунистической сводки «Птицы Казахстана» (1960-1974), подводящий черту многолетним исследованиям фауны птиц этой обширной территории. Прежде всего, был установлен состав фауны птиц – 490 видов, включая и залётных. Насколько полно

был выяснен состав авифауны, можно судить по тому, что и сейчас, спустя 50 лет, мы говорим о 499 видах птиц в фауне страны (исключая более 30 видов сомнительных или давно переставших встречаться).

Во-вторых, было выяснено географическое распространение и характер пребывания птиц на территории республики, с учётом их ландшафтно-биотопического размещения и с приведением картосхемы распространения каждого вида птиц. Подробнейшее описание распространения, сроков прилёта и отлёта в разных местах Казахстана, так же, как и сведения о размножении, питании и поведении каждого вида, определили высокую оценку, которую получили «Птицы Казахстана» у специалистов, а правительство Казахстана в 1978 г. присудило авторскому коллективу Государственную премию.

Ещё в первом томе И.А. Долгушин приводит две картосхемы, оценивающие орнитологическую изученность территории в динамике – на 1917 год и к 1958 году. Если попробовать, пользуясь теми же критериями, составить аналогичную картосхему для настоящего времени, то мы получим следующую картину (рис. 4). Она показывает, как за последние полвека увеличилось количество районов с максимальной изученностью фауны – именно в местах проведения многолетних стационарных исследований (см. рис. 1). Кажущееся «отставание» степени изученности в последней картосхеме объясняется несоответствием понятий «сведения достаточные» и «много сведений» для 1958 года и настоящего времени – они сместились на одну ступеньку вниз (то, что было «много» в 1958 г., сейчас в лучшем случае с натяжкой «достаточно»). Многолетние стационарные исследования птиц привели к увеличению неравномерности обследования территории страны: наряду с очень хорошо изученными остаются значительные по площади участки, мало охваченные орнитологами, и о составе их авифауны приходится судить скорее по аналогии с соседними районами. Кроме того, некоторые из территорий посещались орнитологами много лет назад, и происшедшие за эти годы изменения в составе их фауны нам неизвестны. Здесь следует упомянуть и вышедший сравнительно недавно первый том сводки «Птицы Средней Азии» (2007), территориально охватывающей южную треть Казахстана; в подготовке и написании её участвовали 11 казахстанских орнитологов. В какой-то мере сбору современных сведений о распространении и численности птиц способствует начатое Институтом зоологии издание 30-томной «Фауны Казахстана», в которой птицам посвящён второй том. Из запланированных 7 выпусков этого тома в 2012 г. вышел первый (гагаобразные – гусеобразные). Всё это свидетельствует о том, что фау-

нистическое направление исследований ещё далеко не изжило себя, тем более что примеров динамики ареалов птиц в Казахстане известно немало (см. например: Ковшарь, Березовиков, 2001). Библиография орнитологических работ по Казахстану превысила 8 тыс. названий (А.Ф. и В.А. Ковшарь, 2000).

Орнитогеографические исследования

Это направление исследований в середине XX ст. (до рассматриваемого нами времени) в Казахстане развивали только И.А. Долгушин и М.Н. Корелов. Первый в 1957 г. на зоогеографическом совещании во Львове представил схему орнитогеографического районирования территории Казахстана, выделив здесь 5 провинций, соответствующих основным ландшафтным зонам (тайги, широколиственных лесов и лесостепи, степи, пустыни и нагорно-азиатскую), которые разделил предварительно на 16 участков. Во второй провинции (лесостепи) участки указаны следующим образом: «Сыртовой (или Илецкий), Петропавловский, Кокчетавский и др.». В степной провинции было выделено всего два крупных участ-

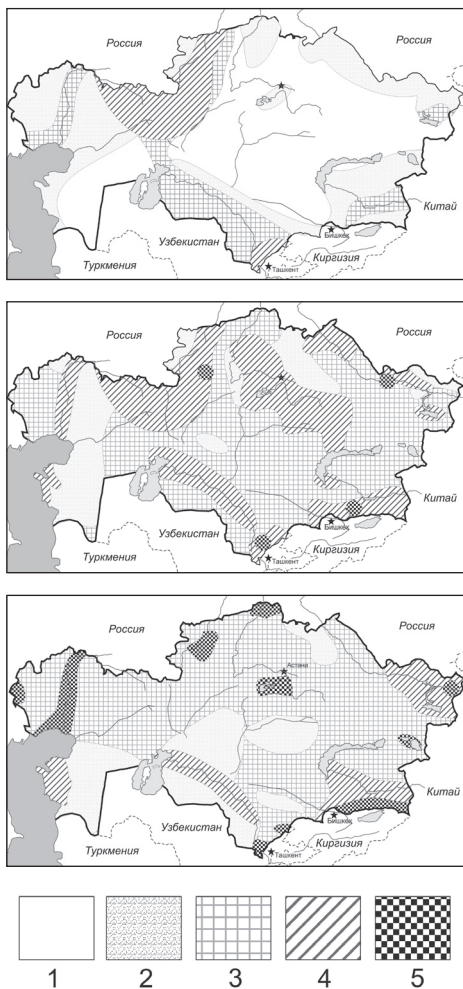


Рис. 4. Изученность авифауны в 1917, 1958 (Долгушин, 1960) и 2014 гг.: 1 – сведений нет, 2 – сведения очень приблизительные (редкие маршруты), 3 – сведения достаточные, 4 – много сведений, 5 – многолетние наблюдения.
Fig. 4. Research status of avifauna in 1917, 1958 (Dolgushin, 1960) and 2014: 1 – no data, 2 – data is very approximate (rare routes), 3 – sufficient data, 4 – abundant data, 5 – many years of observations.

ка – Урало-Барабинский и Центрально-Казахстанский; а в самой обширной из провинций – пустыне – целых 7: Волжско-Эмбенский, Устюртский, Причуйский, Присырдарьинский, Балхаш-Алакульский, Бетпак-Далинский и Зайсанский; разделение на участки этой провинции оказалось наиболее детальным. Явно предварительным можно считать выделение в казахстанской части Алтая всего одного участка – Рудно-Алтайского.

На этом же совещании И.А. Долгушин сделал доклад «О средиземноморской фауне и Средиземноморской подобласти». Он предложил сузить понятие «средиземноморская фауна», исключив из него представителей пустынной авифауны, и сохранив за термином «Средиземноморье» зоогеографическое подразделение не выше провинции, а термин «средиземноморская подобласть» из зоогеографического обихода исключить.

М.Н. Корелов занимался орнитогеографией гор Тянь-Шаня, причём в основном их периферийных участков, в пределах Казахстана, и оставил две публикации на эту тему: «Зоогеографические особенности Джунгарского Алатау» (1957) и «Список птиц и орнитогеографические районы Северного Тянь-Шаня» (1961). В рассматриваемый нами период (после 1965 г.) никто в Казахстане орнитогеографией специально не занимался. Только в начале XXI ст. для нового географического атласа Казахстана предпринята попытка (Ковшарь, 2006а) совместить подходы И.А. Долгушина с принятыми сейчас построениями зоогеографов, составленными в основном энтомологами.

Занимаясь более 40 лет птицами Тянь-Шаня, в том числе и на территории Киргизии, в большинстве хребтов его западной, среднеазиатской половины, при составлении списка авифауны этой горной страны, нельзя было обойти вопрос о её районировании (Ковшарь, 2006б, с. 27-44). Наряду с общепринятым делением на Северный, Центральный, Внутренний и Западный Тянь-Шань, пришлось выделить в отдельный район находящуюся внутри этой горной страны Иссык-Кульскую котловину, которая представлена не только богатым комплексом водно-болотных птиц, но и типично-пустынной фауной на своём юго-западном побережье. Значительно упорядочило общую картину также выделение двух *низкогорных* участков – Каратауского и Чу-Илийского. Не исключено, что при более тщательном изучении фауны птиц Ферганского хребта придётся выделить ещё один участок – южно-тянь-шаньский, который пока входит в состав западно-тянь-шаньского, но фауна его имеет ряд черт, сближающих его с соседним

Памиро-Алаем. В целом орнитогеография Казахстана, как и Средней Азии, ещё ждёт своих исследователей.

Систематика

В силу значительной удалённости Казахстана от центральных орнитологических хранилищ исследования систематики птиц в Казахстане не были популярны. Вопросами внутривидовой систематики птиц в середине XX ст. в какой-то мере пытался заниматься только М.Н. Корелов, описавший подвид полевого жаворонка *Alauda arvensis dementjevi* (1953) и опубликовавший статьи о видовой самостоятельности солончакового жаворонка (Корелов, 1958) и индийского воробья (Гаврилов, Корелов, 1968). В 1971 г. большой резонанс среди орнитологов получила статья о видовой самостоятельности реликтовой чайки (*Larus relictus*), написанная по казахстанским материалам с озера Алаколь (Ауэзов, 1971). И только 20 лет спустя появилась статья о видовой самостоятельности бледной ласточки *Riparia diluta* (Гаврилов, Савченко, 1991). С этого времени вопросы внутривидовой систематики стали занимать Э.И. Гаврилова, что отражено в его ревизии списка птиц Казахстана (1999, 2005), а в статье «Систематический, фаунистический и миграционный аспекты современной орнитологии Казахстана» (Гаврилов, 2004) он высказал целый ряд оригинальных и очень интересных мыслей, в том числе и о полу-видах, которыми затем заинтересовались орнитологи нового поколения (П.В. Пфандер, О.В. Белялов и др.).

Морфология

Вопросами функциональной морфологии куриных птиц в Казахстане длительное время занималась М.А. Кузьмина (1955, 1959, 1961, 1962, 1964, 1974), работы которой были высоко оценены Е.В. Козловой. Главным итогом этих работ явилась монография «Тетеревиные и фазановые СССР (эколого-морфологическая характеристика)», вышедшая в свет в 1977 г. и переизданная в Вашингтоне на английском языке в 1992 г. В сущности, эта «лебединая песня» Марии Алексеевны должна была быть защищена в качестве докторской диссертации и лишь неимоверная скромность не позволила ей сделать этот последний и вполне закономерный шаг. Окружающие коллеги, к сожалению, не проявили достаточной настойчивости, чтобы убедить ее в необходимости этого шага – хотя бы для того, чтобы защитить само направление исследований, не дать ему угаснуть. С уходом М.А. Кузьминой в 1977 г. на пенсию исследования по функциональной морфологии птиц в Казахстане прекратились.

Биология птиц (аутэкология)

В 1965 г. на Четвёртой Всесоюзной орнитологической конференции в Алма-Ате её организатор И.А. Долгушин сделал доклад «Об изученности экологии птиц в СССР», в котором, помимо явных успехов в изучении гнездовой жизни птиц за последние 10-15 лет (впервые найдены гнёзда у 27 видов птиц, по которым в сводке «Птицы Советского Союза» было сказано: «гнёзда и яйца неизвестны»), привёл ещё более длинный список из 67 видов, у которых гнёзда и кладки в СССР (у некоторых – и в мире) не известны. Среди них немало видов из фауны Казахстана, особенно обитающих в высокогорье. Заполнение этих пробелов началось в Казахстане с 1961 г., когда в высокогорье Таласского Алатау нам удалось найти и описать первые кладки краснокрылого чечевичника *Rhodopechys sanguinea* (Ковшарь, 1962, 1964), описанные в Европе несколько лет спустя. В Заилийском Алатау в 1967 г. найдена первая в мире кладка красного вьюрка *Pyrhospiza punicea* (Гаврилов, Ковшарь, 1967, 1968), до сих пор остающаяся единственной. Тогда же, в 60-х гг., в двух хребтах Тянь-Шаня – Таласском и Заилийском – были проведены первые наблюдения за гнездовой жизнью ряда видов птиц высокогорья: *Luscinia pectoralis*, *Phoenicurus coeruleocephalus*, *Prunella fulvecesens*, *Leptopoeile sophiae*, *Sylvia hortensis*, *Phylloscopus griseolus*, *Carpodacus rhodochlamys*, *Mycerobas carnipes* и многих других.

С 1971 по 1980 г. на Большом Алматинском озере в высокогорье Заилийского Алатау работал высокогорный орнитологический стационар Института зоологии АН КазССР, получивший широкую известность среди орнитологов СССР, многие из которых посещали его в летнее время. Эти 10-летние стационарные исследования, проводившиеся с применением индивидуального цветного мечения, позволили на большом материале (за 10 лет наблюдения проводились над 3250 гнёздами 38 видов птиц) вскрыть механизм полициклии в размножении птиц в горах (Ковшарь, 1977) и выявить случаи даже трехкратного гнездования птиц на высоте 2500 м над уровнем моря (Ковшарь, 1975, 1981), что ранее отрицалось. Результаты этих работ опубликованы в книге «Певчие птицы в субвысокогорье Тянь-Шаня» (Ковшарь, 1979).

По тому же плану и с применением методик, отработанных в Заилийском отряде, в 1976-1980 гг. А.С. Левин и Б.М. Губин исследовали биологию размножения 30 видов воробьиных птиц в пойме р. Урал. Результаты их работы опубликованы отдельной книгой «Биология птиц интразонального леса» (Левин, Губин, 1985), а также в серии статей (см. библиографический указатель). Еще в двух точках Казах-

стана проведены весьма результативные стационарные исследования биологии птиц: В.М. Чернышовым в 70-х гг. на озерах Наурзумского заповедника на тему «Сравнительная экология околородных воробьиных птиц Северного Казахстана и Барабы» (опубликованы статьи) и Н.Н. Березовиковым на оз. Маркаколь (Ю. Алтай) в 1978-1985 гг. по биологии всех групп птиц; результаты опубликованы в книге «Птицы Маркакольской котловины» (1989).

Позволю себе перечислить ряд видов птиц, биология которых изучена преимущественно по наблюдениям в Казахстане за последнее полвека. Из горных это, кроме уже упомянутых, синяя птица – *Myophonus caeruleus* (Бородихин, 1960, Ковшарь, 1966, 1967), расписная синичка – *Leptopoeile sophiae* (Гаврилов, Долгушин, Родионов, 1968; Neufeldt, 1970; Ковшарь, Скляренко, Губин, 1982), серпоклов – *Ibidorhyncha struthersii* (Ковшарь, 1980; Ковшарь А.Ф. и В.А., 1991; Ковшарь, Губин, 1994). Из числа пустынных птиц: илийская саксаульная сойка – *Podoces panderi ilensis* (Аракелянц, 1974; Губин, Ковшарь, Левин, 1985, 1986), пустынная славка – *Sylvia nana* (Ковшарь, Губин, 1990, 1991), джек, или дрофа-красотка – *Chlamydotis undulata* (Губин, Скляренко, 1989, 1990). Особо следует выделить капитальную монографию «Дрофа-красотка» (Губин, 2004, 296 с.), основной материал для которой собран автором также в Казахстане в 1986-2004 гг.

Из числа водных птиц это, в первую очередь, фламинго – *Phoenicopterus roseus* (Волков, 1975, 1977, 1978, 1984; Андрусенко, 1979, 1981, 1986, 1998, 2007), а также розовый и кудрявый пеликаны – *Pelecanus onocrotalus*, *P. crispus* (Жатканбаев, 1991а,б,в, 1994; Zhatkanbayev, 1996, 1997). Среди степных птиц следует особо отметить кречётку – *Chettusia gregaria* (Хроков, 1977, 1978, 1996, 1999), по которой орнитологами Казахстанской ассоциации сохранения биоразнообразия (АСБК) за последнее десятилетие выполнены очень интересные проекты с применением спутникового мечения. И, наконец, нельзя не упомянуть сокола-балобана – *Falco cherrug* (Пфедфер, 1986, 1987, 1990, 1994; Пфедфер, Бородихин, 1986; Пфедфер, Пфандер, 1986, 1988; Брагин, 1986, Левин, 1999, 2007, 2008а,б,в; Левин, Карпов, 2005; Левин и др., 2004, 2007; Levin, 2001; Levin, Fox, Eastham, 1998), попавшего с 90-х гг. XX ст. в критическое положение в результате умеренного изъятия для нужд арабской соколиной охоты.

Помимо этих малоизученных птиц собраны и опубликованы большие материалы по биологии обычных, фоновых видов. Однако многие из них, в частности, характерная для казахстанской степи группа жаворон-

ков (13 видов) всё ещё недостаточно изучены, в том числе и субэндемики – чёрный и белокрылый жаворонки (*M. yeltoniensis*, *M. leucoptera*).

К сожалению, с середины 80-х гг., в связи с массовым переходом орнитологов на изучение миграций, исследования аутоэкологии птиц резко сократились, и сейчас ими практически перестали заниматься, хотя работы в этом направлении ещё много.

Миграции птиц

Миграции птиц в Казахстане происходят в грандиозных масштабах по причине его обширной территории, расположенной практически в центре азиатского материка, а также разнообразия природных условий. По инициативе И.А. Долгушина на юге республики, на узкой перемычке «Чокпак» между хребтами Таласский Алатау и Каратау, с 1966 г. начал работать Чокпакский стационар по отлову и кольцеванию птиц, отметивший не так давно 45 лет своей деятельности. Зачинателем его был И.Ф. Бородихин (Бородихин, Гаврилов, Ковшарь, 1975), а идейным вдохновителем и научным руководителем – Э.И. Гаврилов.

За 40 лет работы здесь окольцовано около 2 млн. птиц и получено около 12 тыс. возвратов из 48 государств (Гаврилов, 2004). Полный видовой список окольцованных в Казахстане птиц опубликован совсем недавно (Э.И. и А.Э. Гавриловы, 2014). Помимо выяснения географических связей мигрантов на Чокпакском стационаре решались следующие научные задачи:

- Определение общей численности популяций видов, пролетающих через перевал (*Anthropoides virgo*, *Passer hispaniolensis*, *P. indicus*). У испанского воробья для юго-востока Казахстана и прилегающих территорий Кыргызстана эта численность определена в 35.2 ± 2.9 , а у индийского – в 9.2 ± 1.5 млн. особей (Gavrilov et.al., 1995).
- Слежение за изменением численности отдельных видов: клинтуха (*Columba oenas*), бурого голубя (*Columba evermanni*), ястреба-перепелятника (*Accipiter nisus*), чеглока (*Falco subbuteo*), дербника (*Falco columbarius*), степного луня (*Circus macrourus*). Особенно большие работы в этом плане проведены с деревенской ласточкой (*H. rustica*).

Помимо Чокпака, миграции изучались и на других стационарах (о чём сказано выше, в разделе об истории исследований) и даже вне единой тематики Срединного региона. Так, сотрудница Международного журавлиного фонда (ICF) Mini Nagendran совместно с казахстанскими и японскими специалистами летом 1995 г. пометила радиопередатчиками в Алматинской области всего двух журавлей-красавок и

получила сведения об их прямом перелёте осенью через Тянь-Шань и Гималаи (Kanai et al., 2000). Аналогичные результаты получили японские орнитологи по пеликанам, меченым радиотрансмиттерами в дельте р. Или (Natuhara, Horikawa, Morimoto, 2002.). Кроме того, уже в первом десятилетии XXI ст. интересные результаты получены при мечении совместно с иностранными коллегами спутниковыми передатчиками дрофы-красотки, балобана и кречётки. Применение этих современных методик сейчас возрастает с каждым годом, по мере разработки новых международных экологических проектов.

Большим событием стало проведение в 1978 г. в Алма-Ате Второй Всесоюзной конференции по миграциям птиц (см. тезисы, Алма-Ата, 1978).

Проводилось в Казахстане также изучение ночных миграций птиц в рамках руководимой В.Р. Дольником программы для Средней Азии (Гисцов, 1985, 1986, 1990, 1991, 1997; Гисцов, Шимов, 1987, 1990; Шимов, 1985; Шимов, Брохович, 1985).

К сожалению, отсутствие финансирования привело к почти полному сворачиванию работ по отлову и кольцеванию птиц – даже на таких стационарах как Чокпакский, где в последние годы функционирует только осенний лагерь, на котором работают всего 3-4 человека (вместо 10-15 в 70-80-х гг.).

Зимовки птиц

Это наименее изученный аспект в орнитологии Казахстана, на что указывал в уже упомянутом докладе в 1965 г. И.А. Долгушин: «... изученность зимней жизни птиц – едва ли не самый отсталый участок работы у орнитологов СССР» (Долгушин, 1965, с. 215). Психологически оправданием этого, помимо трудности полевой работы в зимний период, в какой-то мере служит изучение миграций у перелётных птиц: дескать, зимовки их находятся далеко на юге, за пределами нашей страны, и исследование их – дело зарубежных орнитологов. Однако, несмотря на суровые зимы, когда температура в центральных и северных районах Казахстана достигает -40° и более, даже здесь зимой встречаются птицы, а всего в пределах республики проводят зимнее время птицы 140 видов, и по мере проведения зимних наблюдений список этот увеличивается! После недавнего открытия зимовок серых журавлей (*Grus grus*) в Туркменистане и Узбекистане, птиц этих стали встречать зимой и на юге Казахстана. Между тем, публикаций по зимней фауне в Казахстане до последнего времени было очень мало. Так, за всю вторую половину XX ст. этой теме посвящено всего 25 работ, большинство из которых – фаунистического характера: о зим-

ней фауне реки Текес в Центральном Тянь-Шане (Винокуров, 1960), в Кургальджинском заповеднике (Кривицкий, 1962), в дельте реки Или (Грачёв, 1964), в Таласском Алатау (Ковшарь, 1965), в Бетпак-Дале (Слудский, 1965), в Калбе (Егоров, 1965), на Чардаринском вдхр. (Лазарев, 1969), на некоторых водоёмах Центрального и Южного Казахстана (Ауэзов, Бикбулатов и др., 1972, 1977), на острове Барсакельмес (Гисцов, 1978), на накопителе сточных вод Сорбулак (Ерохов, 1981), в Маркакольской котловине (Березовиков, 1991), в Алматинской области (Карпов, 1994, 1996) и др.

Самого исследования *зимней экологии* птиц в казахстанских условиях практически не проводилось, если не считать работ по зимней экологии синиц (Пфеффер, 1978; Керимов, Банин, 1982) и проводившихся несколько лет наблюдений по зимней экологии соколов в Алматы (Пфеффер, Пфандер, 1986, 1988). Справедливости ради, надо отметить, что самые интересные наблюдения над зимней экологией чёрного жаворонка в Центральном Казахстане имеются в фаунистических работах Л.Б. Бёме (1950), И.А. Кривицкого (1962) и М.И. Исмагилова (1973). А работа териолога А.А. Слудского «Роль стихийных бедствий в динамике численности птиц в Казахстане» (1965) – единственное аналитическое исследование в этом плане, выполненное на основе *многолетних* данных.

Специальные исследования зимующих птиц начались в Казахстане только на рубеже веков. Проводятся они в основном с целью изучения зимовок водоплавающих птиц в трёх основных районах: Северо-Восточный Каспий, Чардаринское вдхр. на Сырдарье (граница Казахстана и Узбекистана) и накопитель сточных вод Сорбулак в 70 км от Алматы.

В первом из них почти через 40 лет после специальной публикации А.Н. Пославского с соавторами (1964) стали проводить регулярный мониторинг пролётных и зимующих птиц на побережье Мангистау и появился ряд публикаций (Ерохов, Белялов, 2007; В. Ковшарь, Карпов, 2009; Митропольский, 2010). Помимо конкретных цифровых показателей о численности водоплавающих эти наблюдения почти ежегодно приносят фаунистические новинки. Так, зимой на восточном побережье Каспия встречены жаворонки 8 видов (хохлатый, серый, степной, двупятнистый, белокрылый, чёрный, рогатый, полевой) и даже такие насекомоядные птицы как луговой конёк, белая трясогузка, лесная завирушка, крапивник, горихвостка-чернушка (подвид *gibraltariensis*), обыкновенный ремез (В. Ковшарь, Карпов, 2009). Вместе с ними здесь зимуют хищники: луны (полевой, болотный), ястреб-перепелятник, обыкновенная пустельга, дербник.

Аналогичная картина наблюдается на Сорбулаке (Белялов, 2012), где зимой встречаются представители двух подвидов дербника – северного *F.c. aesalon* и степного *F.c. pallidus*. Белокрылый, степной, рогатый и серый жаворонки зимой здесь обычны, полевой зимует одиночками и нерегулярно, а малого и двупятнистого зимой не встречали ни разу. Обычна на зимовке просянка (*Emberiza calandra*), а 8 января 2011 г. на открытых от снега полях наблюдали огромную стаю из 1500 птиц (Белялов, 2012). На самом юге Казахстана участились зимние встречи перелётных птиц – вплоть до перепела.

Всё это свидетельствует о необходимости уделить изучению зимнего аспекта авифауны особое внимание. Как тут не вспомнить слова И.А. Долгушина, сказанные им 50 лет назад в уже цитированном докладе: «Мы полагаем, что назрела необходимость создания сводной работы по зимнему аспекту фауны СССР как в чисто фаунистическом, так и в экологическом плане» (с. 217). Оценивая эту мысль с современных позиций, можно сказать, что в масштабах отдельно взятой страны, какой ныне является Казахстан, создание такой сводной работы по зимней фауне птиц более реально, чем для огромной территории бывшего СССР. Эти свои слова, высказанные 11 лет назад (Ковшарь, 2004, с. 26), я повторяю и сейчас в надежде, что рано или поздно найдётся смельчак, который возьмётся за это трудное, но очень интересное дело.

Прикладные аспекты орнитологии

Промысловая орнитология. Казахстан располагает большими ресурсами охотничьих водоплавающих птиц – как гнездящихся, так и особенно мигрирующих, в том числе летом на места линьки. До 1964 г. этими вопросами занимался В.Ф. Гаврин (серия публикаций 1960-1970 гг.), перешедший затем на работу директором ВНИИ-ОЗ (Вятка) и ЦНИЛ РСФСР (Москва). Он создал большую сеть корреспондентов, которой пользовался сменивший его в этой области Э.М. Ауэзов, продолживший учёты водоплавающих вплоть до своей безвременной кончины в 1995 г., особенно после перехода на работу в штат Казглавоохоты. Часто он выполнял масштабные авиаучёты совместно с В.Г. Виноградовым (Ауэзов, Виноградов, 1986, 1991; Виноградов, Ауэзов, 1990, 1991). После него исследования водоплавающих возглавил С.Н. Ерохов, а в учётах участвовали многие орнитологи (А.П. Гисцов, В.В. Хроков, Ф.Ф. Карпов, В.А. Ковшарь, Н.Н. Березовиков, А.В. Коваленко и др.). В последние 20 лет эти работы ведутся по проектам, в основном в четырёх местах: Каспийское море, Кургальджинские озёра, Алаколь и Чардаринское вдхр. Помимо большого числа статей и тезисов, опубликован трёхтомник

«Глобально значимые водно-болотные угодья Казахстана» (2007) [устье Урала, Кургальджин, Алаколь], составленный группой авторов под ред. С.Н. Ерохова.

Куриных после М.А. Кузьминой исследовал Ю.Н. Грачёв, изучавший кеклика и семиреченского фазана. По первому, помимо серии статей, он опубликовал книгу «Кеклик (биология, использование, охрана)» (1983) и написал очерк «Род Кеклик» для тома по куриным сводки «Птицы СССР» (1987). Ему удалось доказать наличие двойного гнездования у этой птицы и вскрыть механизм быстрого подъёма плодовитости этой птицы после резкого падения её в многоснежные зимы. Помимо изучения биологии семиреченского фазана, он опубликовал также ряд статей по его разведению (Грачёв, 1986, 1993, 1997).

Медицинская орнитология. На стационарах по изучению миграций птиц орнитологи Казахстана занимались сбором материалов о роли перелётных птиц в распространении арбовирусов, активно участвуя в симпозиумах по этой теме (Новосибирск, 1968, 1972), а впоследствии так же участвовали в работах по птичьему гриппу (в одном из этих проектов до сих пор работает группа А.Э. Гаврилова). Имеются публикации о связи птиц с арбовирусами в Южном Казахстане (Дробищенко, Львов и др., 1978) и Южном Прибалхашье (Дробищенко и др., 1978). Интересные исследования каменки-плясуни (*Oenanthe isabellina*) и её участия в переносе блох грызунов провели в Казахстане Д.И. Бибиков с соавт. (1969, 1971) и В.Л. Шевченко (1969, 1974, 1978, 1979, 1986 и др.).

Сельскохозяйственная и лесохозяйственная орнитология. Наиболее масштабные работы в этом направлении провёл в 1959-1963 гг. Э.И. Гаврилов по изучению биологии испанского воробья (*Passer hispaniolensis*), оценке масштабов ущерба, причиняемого им зерновому хозяйству, и разработке мер борьбы с ним. После серии публикаций (Гаврилов, 1960, 1961, 1962, 1963) этот воробей стал одним из самых изученных в Казахстане, а разработанные методы борьбы (с применением фосфида цинка) дали хорошие результаты. Вторым «вредителем» оказался обыкновенный скворец (*Sturnus vulgaris*), биологию которого изучал А.М. Сема, применивший методы акустического отпугивания скворцов от виноградников в Южном Казахстане (Сема, 1968, 1969, 1971, 1973, 1975, 1976, 1978) и защитивший на эту тему кандидатскую диссертацию. Не миновали Казахстан и работы по привлечению птиц, полезных в сельском и лесном хозяйстве. В 60-х гг. такие работы проводились в садах окрестностей Алма-Аты (Гаврилов, 1965, 1966) и в арчевых лесах Западного Тянь-Шаня (Ковшарь, 1968),

в 70-х гг. – в горных лесах Заилийского Алатау (Гаврилов, Пфедфер, 1982). Наконец, в 80-х гг. по хоздоговору с лесным ведомством были составлены рекомендации и выполнены работы по привлечению насекомоядных птиц в горные леса Джунгарского Алатау и Юго-Западного Алтая (Скляренко, Пфандер, Ковшарь, 1982; Скляренко, 1986, 1989, 1992, 1995; Скляренко, Березовиков, 1989).

Авиационная орнитология. В связи с частыми столкновениями самолётов с птицами, в середине 70-х гг. значительная часть территории СССР была охвачена исследованиями орнитологической обстановки в аэропортах. В статье «Региональное распределение столкновений воздушных судов гражданской авиации СССР с птицами», по данным анализа 950 случаев, в частности сообщалось: «В Центральном Казахстане большинство столкновений зарегистрировано с голубями, хищными и врановыми птицами (примерно в одинаковом процентном соотношении). Наиболее часто они встречаются весной и осенью (пики не выражены) и на высотах до 100 м (75%). В горных районах Средней Азии большинство столкновений зарегистрировано с хищными птицами. Пик столкновений приходится на август-сентябрь. Относительно много столкновений отмечается на высотах до 1000 м (15%) и ночью (45%)» (Палкин, Рогачёв, 1978, с. 238). В нашем регионе в 1976-1977 гг. исследования проводились в аэропортах столиц среднеазиатских республик, наиболее интенсивно – в расположенном на границе с Казахстаном Ташкенте, где они велись с применением радиолокаторов и практиковались также методы акустического отпугивания птиц (Аюпов, Калабин, 1978; Лановенко, Филатов, 1978; Остапенко, Гончаров, 1978; Остапенко, Шерназаров, 1978). В аэропорту Алма-Аты с апреля 1976 по март 1977 г. велись ежедневные учёты птиц (Сема, Шимов, Ерохов, 1978), как и в аэропорту «Манас» города Бишкек (Умрихина, Попов, 1978). Простейшие рекомендации по уменьшению орнитологической опасности сводились к ликвидации свалок и прочих кормных мест, привлекающих в район взлётной полосы голубей и врановых.

Охрана птиц и Красная книга Казахстана

Первым вопрос о редких и находящихся под угрозой исчезновения видах животных в Казахстане поднял А.А. Слудский, проведший в 1973 г. в Алма-Ате первое совещание на эту тему (Редкие звери и птицы Казахстана, 1977), определившее сам список угрожаемых видов. Красная книга учреждена в январе 1978 г. и в конце этого года увидела свет её первая часть, посвящённая позвоночным животным (это была третья в СССР Красная книга – после общесоюзной и мол-

давской, вышедших в том же году). В ней оказались «прописаны» птицы 43 видов; некоторые из них (белохвостая пигалица, большешлювый зуёк, дербник, райская мухоловка, расписная синичка) по мере накопления сведений, в следующем издании были исключены как внесенные необоснованно; взамен были введены белоглазый нырок, серый журавль, бурый голубь. Орнитологи лаборатории охраны диких животных в 1980-1995 гг. провели учёты численности ряда видов, в том числе и аэровизуальные. Накопленные сведения позволили осуществить второе (1991) и третье (1996) издания, подготовкой которых руководила созданная при Президиуме АН КазССР Зоологическая комиссия по Красной книге. Четвёртое издание, увидело свет в 2010 г. уже на двух языках – казахском и русском. В нём значится 57 видов птиц.

Вопросами охраны птиц активно занималось созданное в 1963 г. Казахское общество охраны природы (КООП), в работе которого участвовали многие орнитологи. Ежегодно в начале апреля в Алматинском зоопарке мы проводили День птиц. В 90-х гг., когда КООП фактически прекратило свою деятельность, возникли другие общественные организации. Из них Общество любителей птиц «Ремез» и Союз охраны птиц Казахстана в 2003 г. создали Ассоциацию сохранения биоразнообразия Казахстана (АСБК), которая за 10 лет своего существования (2004-2014) развила активную деятельность, в том числе и по пропаганде охраны птиц. С 2006 г. стали избирать «Птицу года», издавать посвящённые ей плакаты; обычно это объединяется с проведением весной традиционного Дня птиц.

К работе с *ключевыми орнитологическими территориями* Казахстан приступил уже после публикации первых результатов аналогичных работ в России (Ковшарь, 2002). С 2003 по 2005 г. в лаборатории орнитологии разрабатывалась тема по ключевым орнитологическим территориям пустынной зоны (Ковшарь, Губин, Левин и др., 2005), а параллельно общественными организациями под эгидой BirdLife International готовился проект «Important Birds Areas Central Asia». Подготовительные работы проводились в марте 2002 г. в Кувейте на Региональном совещании Ближневосточного отделения Bird Life International, в котором участвовали представители Казахстана и республик Средней Азии (Е.А. Мухина, А.Ф. Ковшарь, В.В. Хроков и др.), затем в ноябре 2002 г., марте и октябре 2003 г. прошли обучающие семинары в Алма-Ате. В конечном счёте, проект по КОТ в Казахстане был выполнен под эгидой АСБК и завершился публикацией в 2008 г. увесистого фолианта «Ключевые орнитологические террито-

рии Казахстана» (318 с.) под редакцией С.Л. Скляренко, Д.Р. Уэлша и М. Бромбахера. Результаты этой работы заслуживают специального доклада, что и будет сделано на секции «Охрана птиц».

Научно-популярная литература о птицах

Работа с ключевыми орнитологическими территориями показала, как не хватает у нас орнитологов-любителей, на которых в основном и держится зарубежная орнитология. Одна из причин – нельзя любить то, чего не знаешь. Поэтому просвещение населения – одна из важнейших задач орнитолога. В Казахстане раньше было очень мало популярной литературы о птицах, но уже с 80-х гг., по мере расширения местных полиграфических возможностей, этот пробел стал восполняться. Много пользы принесла выпускаемая издательством «Кайнар» серия брошюр о редких видах птиц. Особо следует отметить новый тип справочных пособий – электронный определитель птиц (Гаврилов, 1994).

В XXI в. красочные издания о природе и птицах стали выпускать два школьных издательства «Алматыкітап» и «Атамұра» (Животный мир Казахстана, 2003; По страницам Красной книги, 2004; Школьная энциклопедия, том Птицы, 2006). Ассоциация сохранения биоразнообразия (АСБК) выпустила «Краткий справочник по птицам Казахстана» (Хроков, Скляренко, 2009). Наконец, Союз охраны птиц Казахстана и Мензбирское орнитологическое общество издали первый «Полевой определитель птиц Казахстана» с рисунками В.К. Рябичева (Рябичев, А. Ковшарь, В. Ковшарь, Березовиков, 2014).

Заключение

Таковы основные направления, по которым развивалась орнитология в Казахстане за последние 50 лет, главные события этого периода и основные их участники. Конечно, всё перечислить невозможно, и было выбрано лишь то, что показалось мне наиболее важным.

Изученность *орнитофауны* Казахстана достигла высокого уровня уже в 70-х гг., ко времени окончания сводки «Птицы Казахстана». Именно в этот период в республике были ликвидированы последние «белые пятна», однако появилась важнейшая задача – учесть изменения фауны преобразованных районов (достаточно вспомнить распашку целинных степей и резкое усыхание Аральского моря). Поэтому исследования фауны продолжают и в настоящее время, и каждый год приносит новые интересные фаунистические находки. Надо сказать, что у нас они достаточно быстро становятся достоянием специалистов, благодаря наличию таких периодических изданий как зоологический журнал-ежегодник «Selevinia» (1993-2014), Казахстан-

ский орнитологический бюллетень (2002-2008) и Орнитологический вестник Казахстана и Средней Азии (2012-2014). Активно печатают казахстанские орнитологи статьи о новых фаунистических находках также в российских изданиях: «Русском орнитологическом журнале» (СПб) и екатеринбургском региональном авифаунистическом журнале «Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири», преобразованном недавно в журнал «Фауна Урала и Сибири».

Особо следует упомянуть созданный Аскарком Исабековым веб-сайт www.birds.kz, который вот уже ряд лет служит постоянным местом общения казахстанских орнитологов. Накапливаемые в этих изданиях и на сайте новые данные пригодятся при завершении обзора фауны птиц Казахстана в оставшихся 6 выпусках II тома 30-томного издания «Фауна Казахстана».

Изучение *аутэкологии* птиц в горах и пустынях Казахстана достигло своего апогея в 70-80 гг., после чего остались немногочисленные исследования избранных, в основном редких видов, на которые выделяют средства международные экологические проекты: дрофа-красотка, балобан, кречётка.

На эти же годы приходится и пик расцвета *миграционной* тематики, которая уже в 90-х гг. практически сошла на-нет. К слову, перестали кольцевать птиц во всей Средней Азии и Индии, а Китай сосредоточил эти работы на тихоокеанском побережье, вдали от Казахстана. О «крупномасштабном проекте по созданию сети станций по кольцеванию птиц в Азии и на Ближнем Востоке» (Гаврилов, 2004, с. 15) можно только мечтать. Более реально – добиваться международных проектов по изучению миграций с применением радиотрансмиттеров.

Изучение зимовок птиц на территории Казахстана начато в основном только у птиц водного комплекса, но попутно уже получено много новых, зачастую неожиданных данных и о зимних встречах сухопутных птиц – например, в Восточном Прикаспии. Думается, что настало время для более масштабных и хорошо спланированных исследований по исследованию не только зимней *фауны*, но и *экологии* зимующих птиц в разных точках и ландшафтных зонах Казахстана.

Вопросы *изучения и картирования орнитокомплексов* в Казахстане после работ А.М. Чельцова (60-70-е гг.) были продолжены его ученицей А.К. Даниленко и её коллегами биогеографами из МГУ. В самом Казахстане это направление не развивалось, если не считать некоторых попыток по выделению сообществ птиц в пустыне (Ковшарь, 1991, 1993). Между тем, в Казахстане, где преобразования ланд-

шафтов проводились на обширных территориях, изучение орнитокомплексов птиц и их изменений имеет особенно большое значение. По видимому, эта работа предстоит уже новым поколениям орнитологов.

Такова история орнитологических исследований в Казахстане, выполненных за последние 50 лет отечественными зоологами. В новейшее время, уже в XXI веке, в стране начали работать и публиковать результаты своих изысканий зарубежные любители и профессиональные орнитологи. Эта тема – предмет отдельного специального анализа.

Литература

Андрусенко Н.Н. Сроки гнездования фламинго на оз. Тенгиз и их зависимость от времени весеннего прилета//Тез. конф. «Экол. гнездования птиц и методы ее изучения». Самарканд, 1979. С. 16-17. **Андрусенко Н.Н.** О последовательной линьке первостепенных маховых у обыкновенного фламинго//Экология и охрана птиц (Тез. докл VIII-й Всесоюз. орнитол. конф.). Кишинев, 1981. С. 10. **Андрусенко Н.Н.** Осенние миграции фламинго в СССР//Миграции птиц в Азии. Новосибирск, 1986. С. 150-157. **Андрусенко Н.Н.** Некоторые аспекты социального поведения обыкновенного фламинго//Орнитология, вып. 28. М., 1998. С. 236. **Андрусенко Н.Н.** Весенние миграции обыкновенного фламинго (*Phoenicopterus roseus*) в СНГ//Миграции птиц в Азии. Алматы, 2004, вып. 12. С. 28-39. **Андрусенко Н.Н.** Биология и территориальные связи казахстанских фламинго//Selevinia, 2007. С. 124-130.

Аракелянц В.С. К биологии илийской саксаульной сойки//Бюлл. МОИП. Нов. сер., отд. биол. 1974, т. 79, вып. 4. С. 27-33.

Ауэзов Э. М. Таксономическая оценка и систематическое положение реликтовой чайки (*Larus relictus*)//Зоол. журнал, 1971, т. 50, № 2. С. 235-242. **Ауэзов Э.М.** О биологии реликтовой чайки//Редкие и исчез. звери и птицы Казахстана. Алма-Ата, 1977. С. 119-130. **Ауэзов Э.М., Бикбулатов М.Н.** Зимовки водоплавающих птиц на юге Казахстана в 1970 г./Ресурсы водоплав. птиц СССР, их воспроизв. и использ. Вып. 2. М., 1972. **Ауэзов Э.М., Бикбулатов М.Н., Хроков В.В., Арымбаева Ф.З.** Линька и зимовка водоплавающих птиц на некоторых водоемах Центрального и Южного Казахстана//Ресурсы водопл. птиц СССР, их воспроизв. и использ. М., 1977. С. 77-79. **Ауэзов Э.М., Виноградов В.Г.** Летний авиаучет водоплавающих птиц на водоемах Тургайской депрессии//Изуч. птиц СССР, их охрана и использ. (Тез. докл. 9-й Всесоюз. орнит. конф.). Ч. 1. Л., 1986. С. 46-47.

Аюпов А.Н., Калабин С.Ю. Территориальное распределение птиц в Ташкентском аэропорту//Вторая Всес. конф. по миграциям птиц. Алма-Ата, 1978. Ч. 2. С. 225-226.

Белялов О.В. Птицы Сорбулакской системы озёр (Алматинская область)//Selevinia-2012. С. 82-108.

Беме Л.Б. Некоторые особенности биологии птиц Центрального Казахстана//Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, 1950, т. 55, № 5. С. 44-48.

Березовиков Н.Н. Птицы Маркакольской котловины. Алма-Ата, 1989. 200 с.
Березовиков Н.Н. Зимнее население птиц Маркакольской котловины (Южный Алтай)//Орнитол. пробл. Сибири. Тез. докл. к конф. Барнаул, 1991. С. 80-82.

Бибииков Д.И. Миграции каменки-плясуньи (*Oenanthe isabellina*) в СССР и ее вероятная роль в переносе возбудителя чумы//XVIII Междун. орнит. конгресс. М., 1982. С. 132. **Бибииков Д.И., Бибиикова В.А.** К изучению каменки-плясуньи и ее эктопаразитов//Зоол. журнал, 1955, т. 34, № 2. С. 399-407. **Бибииков Д.И., Стогов И.И.** Миграции каменки-плясуньи в Казахстане и ее роль в переносе эктопаразитов//Тез. докл. 5-го симпозиума по изуч. роли перелетных птиц в распростр. арбовирусов. Новосибирск, 1969.

Бородихин И.Ф. К экологии синей птицы//Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, т. 13. Алма-Ата, 1960. С. 181-184. **Бородихин И.Ф., Гаврилов Э.И., Ковшарь А.Ф.** Из опыта работы Чокпакского орнитологического стационара (Зап. Тянь-Шань)//Сообщ. Прибалт. комис. по изуч. мигр. птиц, 1974. 8. С. 81-97.

Брагин Е.А. К экологии балобана в Наурзумском заповеднике//Редкие животные Казахстана. Алма-Ата, 1986. С. 152-156.

Виноградов В.Г., Ауэзов Э.М. Численность, распределение и успешность гнездования лебедей в срединном Казахстане в 1985 и 1987 гг.//Экология и охрана лебедей в СССР. Мелитополь, 1990. С. 6-111. **Виноградов В.Г., Ауэзов Э.М.** Размещение и численность пеликанов в срединном Казахстане//Редкие птицы и звери Казахстана. Алма-Ата, 1991. С. 7-17.

Винокуров А.А. Зимняя фауна птиц верховьев реки Текес (Центральный Тянь-Шань)//Орнитология. Вып. 3. М., 1960. С. 362-365.

Волков Е.Н. Гнездование фламинго в Центральном Казахстане//Ресурсы водоплав. птиц СССР, их воспроизв. и использ. Кн. 2. М., 1972. **Волков Е.Н.** О сезонном размещении, численности и мерах охраны фламинго центрально-казахстанской популяции//Мат-лы Всесоюз. конф. по миграциям птиц. М., 1975. 2 часть. С. 257-259. **Волков Е.Н.** О размещении и численности центрально-казахстанской популяции фламинго//Редкие и исчез. звери и птицы Казахстана. Алма-Ата, 1977. С. 153-166. **Волков Е.Н.** О зимовочном ареале фламинго//VII-я Всесоюз. орнитол. конфер. Киев, 1977. Ч. 2. С. 201. **Волков Е.Н.** О миграциях фламинго центрально-казахстанской популяции//Вторая Всес. конф. по миграциям птиц. Алма-Ата, 1978. Ч. 2. С. 30-32. **Волков Е.Н.** О некоторых особенностях размножения фламинго в Центральном Казахстане//Изучение и охрана заповедных объектов. Алма-Ата, 1984. С. 44-45.

Гаврилов Э.И. Новые опыты по применению отравленных приманок в борьбе с воробьями//Вестник сельскохоз. науки, 1960, № 9. С. 41-45. **Гаврилов Э.И.** Опыт борьбы с воробьями отравленной приманкой//Науч. докл. Мин-ва сельск. хоз-ва КазССР, 1961, вып. 3. С. 48-59. **Гаврилов Э.И.** Отравленные зерновые приманки против воробьев//Защита растений от вредит. и болезней, 1961, № 3. С. 34-35. **Гаврилов Э.И.** Биология испанского воробья (*Passer hispaniolensis* Temm.) и меры борьбы с ним в Казахстане//Тр. НИИ защиты растений, 1962, т. 7. С. 459-528. **Гаврилов Э.И.** Истребление воробьев отравленными приманками в Казахстане//Орнитология, вып. 5. М., 1962. С. 314-

319. **Гаврилов Э.И.** Опыты по привлечению насекомоядных птиц в горных лесах Тянь-Шаня//Новости орнитологии, Алма-Ата, 1965. С. 77-79. **Гаврилов Э.И.** Об орнитофауне садов окрестностей Алма-Аты//Охрана и рац. использ. ресурсов дикой живой природы. Алма-Ата, 1966. С. 98-100. **Гаврилов Э.И.** Определитель птиц на ЭВМ (на примере орнитофауны Казахстана)//Selevinia, 1994. Т. 2, № 2. С. 75-78. **Гаврилов Э.И.** Систематический, фаунистический и миграционный аспекты современной орнитологии Казахстана//Тр. Ин-та зоол. Т. 48. Орнитология. Алматы, 2004, С. 5-16. **Гаврилов Э.И., Гаврилов А.Э.** Основные результаты кольцевания птиц в Казахстане//Орнитол. вестник Казахстана и Средней Азии, вып. 3. Алматы, 2014. С. 10-25. **Гаврилов Э.И., Долгушин И.А., Родионов Э.Ф.** Гнездовая биология расписной синички в Заилийском Алатау//Новости орнитол. Казахстана. Тр. ин-та зоол. АН КазССР, 1968, т. 29. С. 32-40. **Гаврилов Э.И., Ковшарь А.Ф.** Первое нахождение гнезда красного вьюрка//Вестник Академии наук КазССР, 1967, № 9 (269). С. 70-71. **Гаврилов Э.И., Ковшарь А.Ф.** О биологии скальной чечевицы (*Pyrrhospiza punicea* Hodgs.)//Новости орнитол. Казахстана. Тр. ин-та зоол., 1968, т. 29. С. 41-49. **Гаврилов Э.И., Корелов М.Н.** О видовой самостоятельности индийского воробья//Бюлл. МОИП. Нов. сер., отд. биол., 1968, т. 73, вып. 4. С. 115-122. **Гаврилов Э.И., Пфеффер Р.Г.** Результаты и перспективы привлечения синиц в искусственные гнездовья в горных лесах Заилийского Алатау (Северный Тянь-Шань)//Изв. АН КазССР, сер. биол., 1982. № 5. С. 81-83. **Гаврилов Э.И., Савченко А.П.** О видовой самостоятельности бледной ласточки (*Riparia diluta* Sharpe et Wyatt, 1893)//Бюлл. МОИП., отд. биол., 1991. Т. 96, вып. 4. С. 34-44.
- Гаврин В.Ф.** Инструкция по привлечению водоплавающей дичи в искусственные гнездовья в охотничьих угодьях Казахстана. Алма-Ата, 1960. 8 с. **Гаврин В.Ф.** К вопросу о методах количественного учета водоплавающих птиц в Казахстане//Вопросы организ. и методы учета ресурсов фауны наземных позвоночн. М., 1961. С. 108-110. **Гаврин В.Ф.** Материалы к познанию линьки водоплавающих птиц в Казахстане//Мат-лы 3-й Всесоюзн. орнитол. конфер., кн. 1. Львов, 1962. С. 83-84. **Гаврин В.Ф.** Водоплавающие Казахстана//Охота и охот.хоз-во, 1964, № 8.С.19-21. **Гаврин В.Ф.** Экология шилохвости в Казахстане//Охотничьи птицы Казахстана. Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, т. 24. Алма-Ата, 1964. С. 5-58. **Гаврин В.Ф.** Ресурсы водоплавающей дичи Казахстана и вопросы рациональной эксплуатации ее запасов//Геогр. ресурсов водопл. птиц в СССР, состояние запасов, пути их воспроизв. и правильного использ. Вып. 2, М., 1965. С. 3-6. **Гаврин В.Ф.** Охотничьи водоплавающие птицы Тенизо-Кургальджинской системы озер// Ресурсы водопл. дичи в СССР, их воспр. и использ. М., 1968. Ч. 2. С. 25-27. **Гаврин В.Ф.** Материалы к познанию естественной производительности водных охотоугодий Тенизо-Кургальджинской котловины//Естественная производительность и продуктивн. охотн. угодий СССР. Ч. 2. Киров, 1969. С. 95-100. **Гаврин В.Ф.** Экологические аспекты линьки водоплавающих птиц в Казахстане//Riistaatietell julk, 1970, № 30 (Тр. 8-го Международн. съезда биологов-охотоведов в 1967 году в г. Хельсинки). Helsinki, 1970. С. 74-77.

Гаврин В.Ф. Экология серого гуся и пути рационального использования его популяций в охотничьем хозяйстве Казахстана//Мат-лы совещ. по изуч., охране и воспроизв. ресурсов гусей и казарок в СССР. Тарту, 1970. С. 12-15.

Гисцов А.П. Зимний состав авифауны и ее распределение на острове Барсакельмес//Биология птиц в Казахстане. Алма-Ата, 1978. С. 147-149.

Гисцов А.П. Весенняя ночная миграция птиц в предгорьях Таласского Алатау (Западный Тянь-Шань)//Весенний ночной пролет птиц над аридными и горными пространствами Средней Азии и Казахстана. Л., 1985. С. 186-199.

Гисцов А.П. Сравнительная характеристика весенней ночной и дневной миграции птиц в предгорьях Западного Тянь-Шаня//Изуч. птиц СССР, их охрана и исполъз. (Тез. докл. 9-й Всесоюз. орнит. конф.). Ч. 1. Л., 1986. С. 157-158.

Гисцов А.П. Наблюдения за ночным пролетом птиц в Западном Тянь-Шане в октябре 1980 г.//Миграции птиц в Азии. Ашхабад, 1990. С. 185-194.

Гисцов А.П. Ночная миграция журавлей на юге Казахстана//Журавль-красавка в СССР. Алма-Ата, 1991. С. 147-148.

Гисцов А.П. Ночная миграция птиц в Балхаш-Алакольской впадине//Русский орнитол. журн. Экспресс-выпуск. 1997, № 59. С. 20-26.

Гисцов А.П., Шимов С.В., Морозов В.А. Ночной пролет птиц в пустыне Бетпак-Дала (низ. р. Сарысу) осенью 1986 г.//Тр. ЗИН АН СССР. Т. 169. Л., 1987. С.174-180.

Гисцов А.П., Шимов С.В. Ночная миграция птиц в дельте Тентека (Балхаш-Алакольская впадина)//Миграции птиц в Азии. Ашхабад, 1990. С. 194-204.

Глобально значимые водно-болотные угодья Казахстана (ред. С.Н. Ерохов). Том 1. Дельта реки Урал и прилегающее побережье Каспийского моря. Астана, 2007. 264 с. Том 2. Тениз-Коргалжынская система озер. Астана, 2007. 286 с. Том 3. Алаколь-Сасыкольская система озер. Астана, 2007. 271 с.

Грачев В.А. Зимняя орнитофауна дельты р. Или//Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1964, т. 24. С. 181-205.

Грачев Ю.Н. Кеклик (биология, использование, охрана). Алма-Ата, 1983. 148 с.

Грачев Ю.Н. Разведение семиреченского фазана в неволе//Первое Всесоюз. совещ. по пробл. зоокультуры. М., 1986. Ч. 1. С. 268-269.

Грачев Ю.Н. Род *Alectoris* Каур, 1829//Птицы СССР. Курообразные, журавлеобразные. Л., 1987. С. 70-86.

Грачев Ю.Н. К биологии размножения семиреченского фазана//Фауна и биология птиц Казахстана. Алматы, 1993. С. 166-169.

Губин Б.М. Дрофа-красотка. Алматы, 2004. 295 с.

Губин Б.М., Ковшарь А.Ф., Левин А.С. Распространение, размещение и гнездование у саксаульной сойки//Бюлл. МОИП, отд. биол. 1985, вып. 6. С. 37-45.

Губин Б.М., Ковшарь А.Ф., Левин А.С. Биология размножения илийской саксаульной сойки//Бюлл. МОИП, отд. биол. 1986, вып. 1. С. 58-63.

Губин Б.М., Скляренко С.Л. Токовое поведение джека в Восточных Кызылкумах//Изв. АН КазССР, сер. биол., 1989, № 4. С. 44-49.

Губин Б.М., Скляренко С.Л. Джек – *Chlamydotis undulata* Jacquin, 1784//Редкие животные пустынь. Алма-Ата, 1990. С. 113-135.

Дементьев Г.П. Птицы Туркменистана. Ашхабад, 1952. 546 с.

Долгушин И.А. О средиземноморской фауне и средиземноморской подобласти//Мат-лы к совещ. по вопр. зоогеографии суши. Львов, 1957. С. 33-34. **Долгушин И.А.** Орнитогеографическое районирование Казахстана//Мат-лы к совещ. по вопр. зоогеографии суши. Львов, 1957. С. 34-36. **Долгушин И.А.** Птицы Казахстана. Том 1. Алма-Ата, 1960, 470 с. **Долгушин И.А.** Об изученности экологии птиц СССР//Современные проблемы орнитологии. Фрунзе, 1965. С. 209-222.

Дробищенко Н.И., Львов Д.К., Кирющенко Т.В., Каримов С.К., Роговая С.Г. Связь птиц с арбовирусами в Южном Казахстане//Вторая Всес. конф. по миграциям птиц. Алма-Ата, 1978. Ч. 2. С. 259-260. **Дробищенко Н.И., Шарифканова А.А., Сансызбаев Б.К., Кирющенко Т.В.** Обнаружение антител к вирусам гриппа у птиц Южного Прибалхашья//Вторая Всес. конф. по миграциям птиц. Алма-Ата, 1978. Ч. 2. С. 260-262.

Егоров В.А. Зимние наблюдения над птицами и зверями в Аюдинском бору (Калба)//Мат-лы 7-ой научн. конфер. професс.-преподават. состава пед. ин-та. Усть-Каменогорск, 1966. С. 74-76.

Ерохов С.Н. Зимовка водоплавающих птиц на озере Сорбулак//Экология и охрана птиц. Кишинев, 1981. С. 81. **Ерохов С.Н., Белялов О.В.** Наблюдения за зимующими птицами в Мангыстауской области//Каз. орнитол. бюлл. 2006. Алматы, 2007. С. 9-10.

Жатканбаев А.Ж. К экологии кудрявого и розового пеликанов в дельте р. Или//Редкие птицы и звери Казахстана. Алма-Ата, 1991. С. 18-27. **Жатканбаев А.Ж.** Осеннее гнездование розового и кудрявого пеликанов (*Pelecanus onocrotalus*, *P. crispus*), большого баклана (*Phalacrocorax carbo*) (*Pelecaniformes*) в дельте реки Или//Изв. АН КазССР, сер. биол. 1991, № 6. С. 78-79. **Жатканбаев А.Ж.** Пеликаны (*Pelecanus crispus* Bruch, *P. onocrotalus* L.) – редкие птицы Казахстана//Selevinia, 1994, т. 2. № 1. С. 65-67 (каз.) **Жатканбаев Ж.А., Гаврилов А.Э.** Методические приемы кольцевания пеликанов//Миграции птиц в Азии. Ашхабад, 1990. С. 167-168.

Иванов А.И. Птицы Таджикистана. М.- Л., 1940. 300 с. **Иванов А.И.** Птицы Памиро-Алая. Л., 1969. 448 с.

Исмагилов М.И. Птицы пустынного стационара Бетпак-Далы//Биологические науки. Вып. 5. [КазГУ им. С.М. Кирова]. Алма-Ата, 1973. С. 111-118. Казахстанский орнитологический бюллетень [ежегодник]. Алматы, 2002-2008.

Карпов Ф.Ф. К зимней орнитофауне хребта Жетыжол//Редкие и малоизуч. птицы Узбекист. и сопред. терр. Ташкент, 1994. С. 23-24. **Карпов Ф.Ф.** К зимней орнитофауне Алма-Атинской области//Орнитология, вып. 27. М., 1996. С. 275-276.

Каримов А.Б., Банин Д.А. Особенности зимней экологии некоторых синиц лесного пояса Киргизского хребта (Тянь-Шань)//Экол. исслед. и охрана птиц Прибалт. респ. (Тез. докл. Прибалт. конфер. молодых орнитол.). Каунас, 1982. С. 53-54.

Ключевые орнитологические территории Казахстана (под ред. С.Л. Складенко, Д.Р. Уэлша и М. Бромбахера). Алматы, АСБК, 2008. 318 с.

Ковшарь А.Ф. К экологии птиц высокогорных поясов Западного Тянь-Шаня//Мат-лы 3-й Всесоюз. орнит. конф., кн. 2. Львов, 1962. С. 30-31. **Ковшарь А.Ф.** Птицы высокогорья западной части Таласского Алатау// Охотничьи птицы Казахстана (Тр. Ин-та зоол., т. 24). Алма-Ата, 1964. С. 121-141. **Ковшарь А.Ф.** О зимующих птицах западной части Таласского Алатау// Новости орнитологии. Алма-Ата, 1965. С. 176-177. **Ковшарь А.Ф.** Птицы Таласского Алатау. Алма-Ата, 1966. 435 с.: илл. **Ковшарь А.Ф.** Синяя птица в Западном Тянь-Шане//Орнитология, вып. 8, М., 1967. С. 236-244. **Ковшарь А.Ф.** Опыт по привлечению синиц на гнездование в арчовые леса Западного Тянь-Шаня//Мат-лы первой науч. конф. молодых ученых АН КазССР. Алма-Ата, 1968. С. 351. **Ковшарь А.Ф.** Об изученности гнездовой жизни воробьиных птиц Тянь-Шаня//Орнитология в СССР, кн. 2. Ашхабад, 1969. С. 296-301. **Ковшарь А.Ф.** Трехкратное гнездование бледной завирушки (*Prunella fulvescens*) в высокогорье Тянь-Шаня//Зоол. журнал, 1975, т. 54, вып. 11. С. 1737-1739. **Ковшарь А.Ф.** Индивидуальное цветное мечение как перспективный метод изучения биологии птиц//Миграции птиц в Азии. Алма-Ата, 1976. С. 227-232. **Ковшарь А.Ф.** Полицикличность размножения певчих птиц в условиях субвысокогорья Тянь-Шаня//Зоол. журнал, 1977, вып. 7. С. 1071-1076. **Ковшарь А.Ф.** Певчие птицы в субвысокогорье Тянь-Шаня (очерки летней жизни фоновых видов). Алма-Ата, 1979, 194 с. **Ковшарь А.Ф.** О биологии серпоклюва (*Ibidorhyncha struthersii* Vig.)//Бюлл. МОИП. Нов. сер., отд. биол. 1980, вып. 5. С. 25-33. **Ковшарь А.Ф.** Особенности размножения птиц в субвысокогорье (на материале Passeriformes в Тянь-Шане). Алма-Ата, 1981. 259 с. **Ковшарь А.Ф.** Доминанты авифаунистического населения пустынь Казахстана//Мат-лы 10-й Всесоюз. орнитол. конфер. Ч. 1. Минск, 1991. С. 85-86. **Ковшарь А.Ф.** Авифауна Казахстана в условиях антропогенного преобразования ландшафтов//Зоол. исслед. в Казахстане (к 50-летию Ин-та зоол. НАН РК). Алматы, 1993. С. 113-143. **Ковшарь А.Ф.** Орнитологические комплексы пустыни Бетпак-Дала//Selevinia. 1993, т. 1. № 1. С. 37-49. **Ковшарь А.Ф.** Ключевые орнитологические территории как важнейшее направление современных исследований птиц в Казахстане// Зоол. исслед. в Казахстане: современное сост. и перспективы. Алматы, 2002. С. 28-33. **Ковшарь А.Ф.** (составитель). Орнитологи Казахстана и Средней Азии: XX век. Биобиблиографический справочник. Алматы, 2003. 247 с. **Ковшарь А.Ф.** Экологический и природоохранный аспекты орнитологии Казахстана на рубеже XX и XXI веков//Тр. Ин-та зоол., т. 48. Орнитология. Алматы, 2004. С. 17-37. **Ковшарь А.Ф.** (составитель). По страницам Красной книги Казахстана. Алматы, 2004. 127 с. **Ковшарь А.Ф.** Орнитогеографическое районирование Казахстана//Республика Казахстан, Том 1. Природные условия и ресурсы. Алматы, 2006. С. 441-453. **Ковшарь А.Ф.** Список птиц Тянь-Шаня (в пределах его западной, среднеазиатской половины)//Selevinia-2006. С. 27-43. **Ковшарь А.Ф., Березовиков Н.Н.** Тенденции изменения границ ареалов птиц в Казахстане во второй половине XX столетия//Selevinia-2001. С. 33-52. **Ковшарь А.Ф., Гаврилов Э.И.** Казахстан (региональные очерки изучения

фауны птиц СССР)//Птицы СССР. История изучения... М., 1982. С. 113-128. **Ковшарь А.Ф., Губин Б.М.** О размножении пустынной славки в Казахстане// Вестник зоологии, 1990. № 5. С. 35-40. **Ковшарь А.Ф., Губин Б.М.** Пустынная славка в Казахстане: распространение, размещение, гнездостроение//Вестник зоологии, 1991, № 1. С.50-55. **Ковшарь А.Ф., Губин Б.М.** Материалы по гнездованию серпоклюва (*Ibidorhyncha struthersii* Vigors, 1832) в Кетмене и северо-восточных отрогах Терской-Алатау (Тянь-Шань)//Selevinia, 1994, т. 2, № 4. С. 40-43. **Ковшарь А.Ф., Губин Б.М., Левин А.С., Березовиков Н.Н., Жатканбаев А.Ж., Карпов Ф.Ф.** Ключевые орнитологические территории пустынной зоны Казахстана (предварительные итоги исследований 2003-2005 гг.)//Selevinia-2005. Алматы, 2006. С. 57-85. **Ковшарь А.Ф., Ковшарь В.А.** Гнездование серпоклюва в зоне интенсивной рекреации// Редкие птицы и звери Казахстана. Алма-Ата, 1991. С. 181-188. **Ковшарь А.Ф., Ковшарь В.А.** Птицы Казахстана и сопредельных территорий. Библиографический указатель (1850-2000). Алма-Ата, 2000. 546 с. **Ковшарь А.Ф., Ковшарь В.А.** Животный мир Казахстана. Алматы, 2003, 2009. 128 с. **Ковшарь А.Ф., Ковшарь В.А.** Птицы. Школьная энциклопедия. Алматы, 2006. 312 с. **Ковшарь А.Ф., Складенко С.Л., Губин Б.М.** Расписная синичка в Заилийском Алатау: численность и некоторые вопросы гнездовой биологии//Бюлл. МОИП. Нов. сер., отд. биол. 1982, т. 87, вып. 6. С. 74-85.

Ковшарь В.А. (составитель). Планы управления глобально значимыми видами птиц. Астана-Алматы, 2010, 100 с. **Ковшарь В.А., Карпов Ф.Ф.** О зимней фауне птиц побережья Мангыстау (Мангышлак)//Selevinia-2009. С. 133-142.

Корелов М.Н. О форме казахстанских полевых жаворонков//Вестник АН КазССР, 1953, № 5. С. 113-115. **Корелов М.Н.** Зоогеографические особенности Джунгарского Алатау//Мат-лы к совещ. по вопросам зоогеогр. суши. Львов, 1957. С. 56-57. **Корелов М.Н.** О видовой самостоятельности солончакового жаворонка//Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 197, орнитология. М., 1958. С. 223-230. **Корелов М.Н.** Список птиц и орнитогеографические районы Северного Тянь-Шаня//Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1961, т. 15. С. 55-103.

Красная книга Казахской ССР. (Ред. А.А. Слудский). Ч. 1. Позвоночные животные. Алма-Ата, 1978. 204 с.

Красная книга Казахской ССР. Изд. 2-е (Ред. Е.В. Гвоздев). Том 1. Животные. Алма-Ата, 1991. 560 с.

Красная книга Казахстана. Изд. 3-е (Ред. А.Ф. Ковшарь). Том 1. Животные. Часть 1. Позвоночные. Алматы-Стамбул, 1996. 326 с.: илл., карт. [Птицы: с. 90-203].

Красная книга Республики Казахстан. Том 1. Животные, ч. 2. Позвоночные. Изд. 4-е, Алматы, 2010. 322 с.

Кривицкий И.А. О зимней орнитофауне района Кургальджинского заповедника//Орнитология. Вып. 4. М., 1962. С. 208-217.

Кузьмина М.А. Материалы по экологии и морфологии темнобрюхого улара и кеклика//Зоол. журнал, 1955, т. 34, № 1. С. 175-190. **Кузьмина М.А.** Некоторые морфологические особенности рябчика//Тез. докл. 2-ой Всесоюз. орнитол. конфер. Ч. 1, М., 1959. С. 36. **Кузьмина М.А.** Приспособление

тетеревиных и фазановых к особенностям климатических условий//Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1961, т. 15. С. 104-114. **Кузьмина** М.А. Эколого-морфологические особенности рябчика//Орнитология. Вып. 4. М., 1962. С. 411-415. **Кузьмина** М.А. Морфо-функциональные особенности задних конечностей куриных//Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1964, т. 24. С. 90-120. **Кузьмина** М.А. Некоторые различия в летательном аппарате алтайского и темнобрюхого уларов//Орнитология, вып. 11. М., 1974. С. 69-75. **Кузьмина** М.А. Тетеревиные и фазановые СССР (эколого-морфологическая характеристика). Алма-Ата, 1977. 294 с.

Лазарев А.А. Новое место зимовки водоплавающих птиц в Казахстане – Чардаринское водохранилище//Орнитология в СССР. Кн. 2. Ашхабад, 1969. С. 351-353.

Лановенко Е.Н., **Филатов** А.К. Отпугивание вороновых птиц акустическими репеллентами в Ташкентском аэропорту//Вторая Всес. конф. по миграциям птиц. Алма-Ата, 1978. Ч. 2. С. 228-229.

Левин А.С. О критическом состоянии популяции балобана на юго-востоке Казахстана//Пробл. охраны и устойч. использования биоразнообр. животн. мира Казахстана. Алматы, 1999. С. 76-77. **Левин** А.С. Эксперимент по восстановлению популяции балобана на юго-востоке Казахстана//Биоразнообразии животного мира Казахстана, проблемы сохранения и использования. Мат-лы Международн. научн. конф. Алматы, 2007. С. 127-129. **Левин** А.С. Балобан в Казахстане: современное состояние популяций//Selevinia, 2008. С. 211-222. **Левин** А.С. Проблемы охраны балобана в Казахстане//Пернатые хищники и их охрана, 2008. № 12. С. 48-55. **Левин** А.С. Балобан на востоке Казахстана//Пернатые хищники и их охрана, 2008. № 14. С. 85-95. **Левин** А.С., **Березовиков** Н.Н., **Анненков** Б.П., **Шмыгалёв** С.С. Результаты мониторинга гнездовых популяций сокола-балобана в Казахстане//Тр. Ин-та зоологии. Орнитология. Алматы, 2004, т. 48. С. 195-204. **Левин** А.С., **Губин** Б.М. Биология птиц интразонального леса. Алма-Ата, 1985. 245с. **Левин** А.С., **Карпов** Ф.Ф. О гнездовании балобана в Центральном Казахстане//Пернатые хищники и их охрана. Новосибирск, 2005, № 4. С. 52-57. **Левин** А.С., **Склярченко** С.Л. О выпусках балобанов (*Falco cherrug*) в Казахстане в 1993-2004 гг.//Selevinia, 2004. С. 236. **Левин** А., **Шмыгалёв** С., **Диксон** А., **Кунка** Т. Балобан в боях Северо-Восточного Казахстана//Пернатые хищники и их охрана, 2007. Вып. 8. С. 48-52.

Митропольский О.В. Зимняя фауна птиц полуострова Мангышлак: изменения за 120 лет//Selevinia-2010. С. 83-91.

Орнитологический вестник Казахстана и Средней Азии [ежегодник]. Алматы, 2012-2014.

Остапенко М.М., **Гончаров** Г.Ф. Радиолокационные наблюдения за перелетом птиц в районе Ташкентского аэропорта//Вторая Всес. конф. по миграциям птиц. Алма-Ата, 1978. Ч. 2. С. 234-236. **Остапенко** М.М., **Шерназаров** Э. О численности птиц в Ташкентском аэропорту//Вторая Всес. конф. по миграциям птиц. Алма-Ата, 1978. Ч. 2. С. 236-237.

Палкин Д.Н., Рогачев А.И. Региональное распределение столкновений воздушных судов гражданской авиации с птицами//Вторая Всес. конф. по миграциям птиц. Алма-Ата, 1978. Ч. 2. С.237-239.

Полевой определитель птиц Казахстана (колл. авторов: В.К. Рябицев. А.Ф. и В.А. Ковшарь, Н.Н. Березовиков). Алматы, 2014. 506 с.

Пославский А.Н., Постников Г.Б., Самарин Е.Г. О зимовках птиц на Северном Прикаспии и на Мангышлаке//Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1964, т. 24. С. 157-180.

Птицы Казахстана. В 5 тт. (ред. И.А. Долгушин, М.Н. Корелов, А.Ф. Ковшарь). Алма-Ата, 1960, 470 с.; 1962, 779 с.; 1970, 646 с.; 1972, 367 с.; 1974, 480 с.

Птицы Киргизии. В 3 т. (ред. А.И. Янушевич). Фрунзе, 1959, 229с.; 1960, 273с.; 1961, 361с.

Птицы Средней Азии. В 5 томах. Том 1. (ред. А.К. Рустамов и А.Ф. Ковшарь). Алматы, 2007. 572 с.

Пфеффер Р.Г. К экологии синиц на зимовках в Заилийском Алатау//Вторая Всес. конф. по миграциям птиц. Алма-Ата, 1978. Ч. 1. С. 54-56. **Пфеффер Р.Г.** О гнездовании балобанов в Бетпак-Дале//Охрана хищных птиц М., 1983. С. 153-154. **Пфеффер Р.Г.** К экологии балобана на юго-востоке Казахстана//Редкие животные Казахстана. Алма-Ата, 1986. С. 157-160. **Пфеффер Ральф.** Сокол-балобан. Алма-Ата, 1987. 143 с.: илл. **Пфеффер Р.Г.** Балобан//Редкие животные пустынь. Алма-Ата, 1990. С.148-172. **Пфеффер Р.Г.** Некоторые аспекты кормового поведения балобанов//Selevinia, 1994, т. 2. № 3. С. 85-88. **Пфеффер Р.Г., Бородихин И.Ф.** Репродуктивное поведение балобанов на ранних этапах гнездового цикла//Содерж. и развед. диких животных. Алма-Ата, 1986. С. 16-23. **Пфеффер Р.Г., Пфандер П.В.** Зимовка соколов в Алма-Ате в 1982/83 г.//Редкие животные Казахстана. Алма-Ата, 1986. С. 144-151. **Пфеффер Р.Г., Пфандер П.В.** Скопление птиц у постоянных источников корма//Позвоночные животные Алма-Аты. Алма-Ата, 1988. С. 113-116.

Редкие животные Казахстана (ред. Е.В. Гвоздев) [Мат-лы к 2-му изданию Красной книги Казахской ССР]. Алма-Ата, 1986. 253 с. [Птицы: с. 68-170].

Редкие животные пустынь [проблемы сохранения генофонда позвоночных Казахстана] (ред. А.Ф. Ковшарь). Алма-Ата, 1990. 252 с. [Птицы: с. 34-46, 113-207].

Редкие и исчезающие звери и птицы Казахстана (Ред. А.А. Слудский). Алма-Ата, 1977. 263 с.

Редкие птицы и звери Казахстана (ред. А.Ф. Ковшарь). Алма-Ата, 1991. 334 с. [Птицы: с. 7-259].

Рустамов А.К. Птицы Туркменистана. Том 2. Ашхабад, 1958, 252 с.

Сема А.М. О вредоносной деятельности скворцов на виноградниках Казахстана//Вестник сельскохозяйственной науки, 1968, № 8. С. 110-112. **Сема А.М.** Предварительные результаты акустического отпугивания скворцов на виноградниках//Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1968, т. 29. С. 216-218. **Сема А.М.** Функциональное значение некоторых сигналов у обыкновенного скворца//Анализаторные сист. и ориент. повед. птиц. М., 1971. С. 95-96. **Сема А.М.**

Инструкция по организации акустического отпугивания скворцов на виноградниках юго-востока Казахстана. Алма-Ата, 1973. 15 с. **Сема А.М.** Вредоносная деятельность скворцов на виноградниках юго-востока Казахстана и анализ результатов их акустического отпугивания//Орнитология, вып. 12. М., 1976. С. 160-165. **Сема А.М.** Фенология перелетов птиц в Казахстане. Алма-Ата, 1989. 150 с. **Сема А.М., Звонов Б.М.** Функциональное значение и структурные особенности акустических сигналов обыкновенного скворца *Sturnus vulgaris*//Орнитология, вып. 18. М., 1983. С. 76-83. **Сема А.М., Шимов С.В., Ерохов С.Н.** Сезонная динамика численности и активности птиц в светлое время суток в районе Алма-Атинского аэропорта//Вторая Всес. конф. по миграциям птиц. Алма-Ата, 1978. Ч. 2. С. 241-243.

Семаго Л.Л. Зимняя орнитофауна песков Большие Барсуки//Сб. науч. работ аспирантов ВГУ. Воронеж, 1959. С. 95-99.

Скляренко С.Л. Рекомендации по использованию птиц для борьбы с насекомыми – вредителями горных лесов Казахстана. Алма-Ата, 1986. 31 с. **Скляренко С.Л.** Итоги экспериментов по привлечению птиц в искусственные гнездовья в горных системах Казахстана//Экол. аспекты изуч., практ. использ. и охраны птиц в горных экосист. Фрунзе, 1989. С. 90-92. **Скляренко С.Л.** Показатели размножения синиц и обыкновенной горихвостки в искусственных гнездовьях на Южном Алтае//Экол. аспекты изуч., практ. использ. и охраны птиц в горных экосист. Фрунзе, 1989. С. 89-90. **Скляренко С.Л.** Враги и конкуренты птиц в искусственных гнездовьях в горных лесах Казахстана//Изв. НАН РК, сер. биол. 1995, N 3 (189). С. 26-31. **Скляренко С.Л., Березовиков Н.Н.** Привлечение птиц в искусственные гнездовья в Юго-Западном Алтае//Экол. аспекты изуч., практич. использ. и охраны птиц в горных экосистемах. Фрунзе, 1989. С. 93-94. **Скляренко С.Л., Пфандер П.В., Ковшарь А.Ф.** Предварительные данные по занимаемости птицами искусственных гнездовий в горных лесах юга и востока Казахстана// Животный мир Казахст. и пробл. его охраны. Алма-Ата, 1982. С. 163-165.

Слудский А.А. Пролет и зимовки птиц в пустыне Бетпак-Дала//Новости орнитологии (Мат-лы 4-й Всесоюз. орнитол. конфер.). Алма-Ата, 1965. С. 346-347. **Слудский А.А.** Роль стихийных бедствий в динамике численности птиц в Казахстане//Новости орнитол. Алма-Ата, 1965. С. 348-351.

Умрихина Г.С., Попов Е.А. Маршрутные учеты птиц в аэропорту «Манас»// Вторая Всес. конф. по миграциям птиц. Алма-Ата, 1978. Ч. 2. С. 243-244.

Фауна Казахстана. Том 2. Птицы. Выпуск 1. Гагарообразные – Гусеобразные (ред. А.Ф. Ковшарь). Алматы, 2012. 443 с.

Фауна Узбекской ССР (Р.Н. Мекленбурцев, А.Н. Богданов и др.). Том 2. Птицы. Ташкент: часть 1. 1953, 67 с.; часть 2. 1956, 157 с.; часть 3., 1961, 271 с.; часть 4, 1967, 183 с.

Хроков В.В. Кречетка в Тенгиз-Кургальджинской впадине (Центральный Казахстан)//Редкие и исчез. звери и птицы Казахстана. Алма-Ата, 1977. С. 231-234. **Хроков В.В.** Кречетка//Природа, 1978, № 12. М. С. 92-96. **Хроков В.В.** О состоянии популяций кречетки в Кургальджинских и Наурзумских степях

летом 1992 г.//Орнитология, вып. 27. М., 1996. С. 308. **Хроков В.В.** К биологии гнездования кречетки *Chettusia gregaria* в Наурзумском заповеднике// Русск. орнитол. журн. (экспресс-выпуск). 1996, № 4. С. 3-8. **Хроков В.В., Карпов Ф.Ф.** Численность и поведение кречетки и стрепета в Наурзуме// Selevinia, 1998/1999. С. 223-225. **Хроков В.В., Склярченко С.Л.** Краткий справочник по птицам Казахстана. Алматы, 2009. 156 с.

Шевченко В.Л. Размещение и численность каменки-паясуны в Волго-Уральских песках//Орнитология в СССР. Кн. 2. Ашхабад, 1969. С. 715-717. **Шевченко В.Л.** Возможные механизмы заноса чумы птицами//Мат-лы VI Всесоюз. орнитол. конфер. М., 1974. Ч. 2. С. 229-230. **Шевченко В.Л.** Пролет каменки-паясуны и вероятная эпизоотологическая связь смежных очагов чумы//2-я Всес. конф. по мигр. птиц. Алма-Ата, 1978. Ч. 2. С. 284-287. **Шевченко В.Л.** О судьбе кладок, птенцово-и смертности и некоторых факторах, определяющих численность каменки-паясуны в Северном Прикаспии//Тез. конф. «Экол. гнездов. птиц и методы ее изучения». Самарканд, 1979. С. 236-237. **Шевченко В.Л.** Материалы по питанию каменки-паясуны в Северном Прикаспии//Вестник зоологии, 1986, № 6. С. 43-46.

Шимов С.В. Ночной пролет птиц в южном Казахстане (озеро Сорбулак) весной 1981 г.//Весенний ночной пролет птиц над аридными и горными пространствами Ср. Азии и Казахстана. Л., 1985. С. 218-235. **Шимов С.В., Брехович С.А.** Наблюдения за ночным пролетом птиц в юго-восточном Казахстане (Балхаш-Алакольская котловина) в сентябре-октябре 1981 г.//Ночные мигр. птиц над аридн. и горн. простр. Ср. Азии и Казахст. Л., 1985. С. 65-69.

Gavrilov E.I. The biology of the Eastern Spanish Sparrow, *Passer hispaniolensis transcaspicus* Tschusi, in Kazakhstan//Journ. Bombay Nat. Hist., Bombay, 1963, 60, № 2. P. 301-317. **Gavrilov E., Erokhov S., Grjasnov A., Brokhovich S., Goloshchapov A.,** 1995. Number evaluation of migratory sparrows inhabiting south-eastern Kazakhstan and northern Kirgizstan//Nestling mortality of granivorous birds due to microorganisms and toxic substances: synthesis. Warszawa. P. 365-380. **Gavrilov E., Gavrilov A.** The Birds of Kazakhstan//Tethys Ornithological Research. Volume II. Алматы, 2005. P. 1-228. **Gavrilov E.I., Kowschar A.F.** Zur Biologie des Blutfinken//Der Falke, Berlin, 1969, Heft 11. S. 364-369.

Kanai Yu., Minton J., Nagendran M., Ueta M., Auysana B., Goroshko O., Kovshar A.F., Mita N., Suval R., Uzawa K., Krever V., Higuchi H. Migration of Demoiselle Cranes in Asia Based on Satellite Tracking and Fieldwork//Global Environmental Research. Vol.4, No 2. Ecology and Conservation of Migratory Birds. Tokyo, 2000: 143-153.

Kenward R.E., Pfeffer R.H., Bragin E.A., Levin A. and Kovshar A.F. The Status of Saker Falcons in Kazakhstan//Proceedings of the Specialist Workshop, Abu Dhabi, United Arab Emirates, 14-16 November 1995, Middle East Falcon Research Group.

Kowschar A.F. Der Rotflügelige Karminginpel//Der Falke, 1966, Heft 2. S. 48-53. **Kowschar A.F.** Zur Brutbiologie des Ibisschnabels, *Ibidorhyncha struthersii* Vig., 1832//Mitteilungen Zool. Museum Berlin. 1980, Band 56. Ann. für Ornithol.,

4. S. 33-40. **Kovshar A.F.** Der Ibischnabel//Der Falke, 1982, Heft 8. S. 275-276.
Kovshar A.F. The Ibis-Bill//Birding, Vol. XXVIII, № 4. August 1996. P. 321-323.

Levin A. On the critical state of the Saker Falcon population in Kazakhstan// Proceedings of the 2 International Conference of the Middle East Falcon Research Group. 2001. P. 64-79. **Levin A.**, Fox N.C, Eastham C.P. The Saker Falcon Falco cherrug in Kazakhstan. Abstracts of presentations//V-th world conference on birds of prey and owls. Midrand, 1998.

Natuhara Yo., **Horikawa M.**, **Morimoto Yu.** Satellite tracking of Pelicans in Kazakhstan//Selevinia-2002. C. 301.

Neufeldt I.A. Das Buschhähnchen//Der Falke, 1970, Heft 5.

Selevinia [Зоологический ежегодник Казахстана и Средней Азии]. Алма-Ата, 1993-2014.

www.birds.kz

Zhatkanbayev A.Zh. Dalmation and Great white pelicans in the Kazakhstan// Abstracts of the Pan-Asian Ornith. Congress. Coimbatore, India. 1996: 53.

Zhatkanbayev A.Zh. The behavior of the Dalmation and Great white pelicans (*Pelecanus crispus*, *P. onocrotalus*) during the breeding period in the Ili River Delta, Kazakhstan//Contributions to the XXV International Ethological Conference. Vienn, Austria, 20-27 August 1997. 1997. P. 300.

Summary

Anatoliy F. Kovshar. **Ornithology in Kazakhstan in the last 50 years (1965-2015).**

The review assesses the results of bird research in Kazakhstan according to three main directions: fauna composition and birds' distribution on the territory of Kazakhstan with data on their residence and dates of phonological phenomena; ornithogeographic regions of Kazakhstan; systematics, morphology and bird autecology; bird migrations; wintering; practical aspects – game ornithology, medicinal and aviation ornithology, agricultural and forestry ornithology; bird protection (creation of the Red Data Book of Kazakhstan and work on Important Bird Areas). An extensive bibliography of ornithological publications (more than 230) published in Kazakhstan for the given time period (1965-2015) is given.

Итоги и перспективы изучения фауны и населения птиц гор Азиатской Субарктики

А.А. Романов

Россия, Москва, МГУ им. М.В. Ломоносова

e-mail: putorana05@mail.ru

На основе собственных исследований 1988-2014 гг. и сведений из более 300 литературных источников выполнен комплексный анализ авифауны горных систем Азиатской Субарктики: Коряжского и Колымского нагорий, гор Якутии (хребты Верхоянский, Черского, Кулар, Полоусный), Анабарского плато, плато Путорана, Приполярного и Полярного Урала. Они соответствуют подзоне южных тундр, лесотундре и северным окраинам таежной зоны. Рассматривалась гнездовая авифауна высотных поясов: гольцового, подгольцового и лесного (Романов, 2013). В ряде случаев закономерности формирования и динамики фауны и населения птиц плато Путорана рассматриваются в качестве модели процессов, характерных для горных систем Азиатской Субарктики. Фауна гнездящихся птиц охарактеризована по типам фаун (Штегман, 1938) и в свете представлений о географо-генетических группах птиц (Кищинский, 1988). Сходство авифаун определяли по формуле Серенсена (Чернов, 2008). Разработана и осуществляется программа дальнейших сравнительных исследований авифауны горных систем Северной Евразии.

В горах Азиатской Субарктики гнездится 197 видов птиц (30% авифауны России). Таксономическая структура гнездовой авифауны сохраняется от Приполярного Урала до Коряжского нагорья и соответствует зональным и ландшафтным особенностям этой части Азии с доминированием 4 отрядов, характерных для бореального и гипоарктического поясов Палеарктики: воробьинообразных – 91 вид (46.4%), ржанкообразных – 41 вид (20.8%), гусеобразных – 27 видов (13.7%) и соколообразных – 15 видов (7.6%). В северных широтах их суммарная доля составляет до 89-90%, а южнее сокращается до 79-81%. Для ряда видов птиц выявлена динамика северных границ ареалов. За счет иммигрантов из более южных областей за несколько последних десятилетий видовое разнообразие, например, авифаун плато Путорана и субарктических гор Якутии увеличилось на 6%.

В цепи гор Азиатской Субарктики центр относительного видового разнообразия расположен на плато Путорана. К Приполярному и Полярному Уралу оно снижается на 10% (гнездовой авифауны – на 6%), в сторону Верхоянского хребта и Колымского нагорья – на 15% (гнездовой – на 3-5%), а далее к востоку в Коряжском нагорье – на 26%

(гнездовой – на 22%). Повышенное видовое разнообразие авифауны плато Путорана соответствует его положению в пределах Енисейской зоогеографической границы, сформировавшейся по линии ледникового разрыва авифаунистических комплексов и ареалов видов. В её состав входят виды и подвиды – типичные представители таежных и тундровых авифаунистических комплексов, господствующих западнее или восточнее Енисейской границы, но не пересекающих её. На повышение видового разнообразия авифауны Путорана, возможно, влияет процесс расселения видов, сокративших свои ареалы в период ледникового времени, а в настоящее время вновь расселяющихся на территории своего прежнего обитания. Подобное предположение справедливо примерно для 12 видов, имеющих в среднем звене цепи гор Азиатской Субарктики (плато Путорана, горы Якутии) хорошо заметный «южный прогиб» северной границы ареалов.

Выявлены максимально высокие уровни сходства (85%) авифаун гор Якутии как с западными (плато Путорана), так и с восточными (Колымское нагорье) регионами. Вероятно, это связано с тем, что перестройки экосистем гор Якутии в плейстоцене были менее катастрофичны, чем в других горах Азиатской Субарктики. Это обусловило в целом относительно более стабильное развитие якутской горной авифауны, которая (видимо в качестве донора) обеспечивала возможность видового обмена с ближайшими регионами, способствуя, в частности, формированию повышенного видового разнообразия авифауны плато Путорана. Однородность авифауны трех рассматриваемых горных областей также поддерживается и сходством современных экологических условий.

Авифауна гор Азиатской Субарктики имеет четко оформленное общее фаунистическое ядро. Приблизительно половину всей её гнездовой авифауны формируют виды, широко распространенные в северной тайге, лесотундре и частично в южной тундре, входящие в состав авифаун почти всех регионов – от Урала до Корякского нагорья.

Горы Азиатской Субарктики, обладая значительной вертикальной дифференциацией ландшафтов, формируют высотно эшелонированную систему разнонаправленных путей распространения многих видов птиц. По сходным ценозам разных высотных поясов происходит взаимопроникновение северных форм на юг, а южных на север, что повышает биоразнообразие горных стран. Например, по гольцовым вершинам равнинно-тундровые и аркто-альпийские виды проникают намного южнее (на расстояние до 600 км) границ своего зонального ареала.

Соотношение таксономических групп, слагающих основу авифауны гольцового, подгольцового и лесного поясов, в целом сохраняется по всему высотному профилю. Наиболее значимы воробьинообразные (43-57%), ржанкообразные (18-28%), гусеобразные (12-14%) и соколообразные (8%). От подножий к вершинам возрастает удельный вес ржанкообразных (с 18 до 28%), в т.ч. куликов (с 14 до 23%), что сближает структуру авифаун горных и равнинных тундр.

Особенности вертикального изменения доли видов разных географо-генетических групп следующие. Широко распространённые и бореальные виды наиболее значимы на всех уровнях высотного профиля, хотя доля их участия сокращается от подножий к вершинам, соответственно, с 41 до 29%, и с 25 до 11%. Увеличение удельного веса в авифауне от подножий к вершинам отмечено у многих географо-генетических групп: зоарктов (с 0.5 до 2.4%), гемиарктов (с 7.6 до 11%), гипоарктов (с 10 до 15%), арктоальпийских (с 1.1 до 6.1%) и альпийских (с 0.5 до 7.3%) видов. За счет этого авифауна с высотой приобретает как специфические горные черты, так и особенности, сближающие ее с авифауной равнинной тундры.

При наличии в авифауне каждого вертикального пояса своих специфических видов, авифауны двух соседних поясов имеют в своем составе также и много общих видов. Из 185 видов птиц, гнездящихся в лесном поясе, и 103 видов – в подгольцовом поясе, 95 видов – общие для авифаун обоих поясов. Из 103 видов птиц, гнездящихся в подгольцовом поясе, и 82 видов – в гольцовом поясе, 63 вида являются общими для их авифаун. Более того, из-за пониженного расположения «снеговой линии» жизненное пространство здесь значительно уже, чем в горах более южных широт, например, юга Палеарктики. Благодаря этому птицы различных фаунистических и географо-генетических комплексов, имеющие специфические адаптации к жизни в тайге, тундре и горах, оказываются в горных системах Азиатской Субарктики в непосредственной близости друг от друга. При наличии соответствующих экологических предпосылок они имеют возможность не только достаточно быстро перемещаться из пояса в пояс, но и образовывать совместные «смешанные группировки». Широкое вертикальное распространение многих видов птиц определяет значительное общее биоразнообразие даже в высотных поясах с экстремальными условиями, и как следствие, – сохраняет высокую потенциальную возможность успешного эволюционного развития горных сообществ и формирования горной авифауны в целом.

Амплитуда абсолютных высот в горах Азиатской Субарктики достигает 1000-2500 м, что предопределяет широкие возможности для освоения птицами пространства по вертикали: распространение в однородном ландшафте на разных абсолютных высотах, расселение из оптимальных местообитаний в субоптимальные при подъеме из нижних поясов в более высокие. «Сдвиг» в какой-то части гнездового ареала в вертикальном направлении позволяет некоторым видам далее расселяться вновь уже горизонтально, но в пределах более высоко эшелонированных ландшафтов.

У большинства видов птиц в горах Азиатской Субарктики за счет распространения в вертикальной плоскости ареал принимает объемный (трехмерный) характер, с достаточно большой амплитудой между нижней и верхней границей. Верхняя граница вертикального распространения всех видов проходит на разной высоте и поэтому не линейна. Изменение высотных пределов распространения многих видов в цепи гор Азиатской Субарктики прослеживается как в широтном, так и в меридиональном направлениях. В высоких широтах (Полярный Урал, Анабарское плато), в связи с более низким общим положением границ высотно-ландшафтных поясов, верхние границы вертикального распространения видов расположены ниже. Изменение вертикальных пределов распространения с запада на восток у многих видов достаточно сходно: основное увеличение вертикальной составляющей ареалов большинства видов происходит в восточном направлении, что соответствует более высокому положению ландшафтных поясов в горах в условиях резко континентального климата. Выявленное у ряда видов на востоке Азиатской Субарктики расширение вертикальной составляющей ареала или «подъем» его нижней границы, вероятно, представляет собой один из промежуточных этапов продолжающегося формирования горного аспекта авифауны.

Анализ степени общности гольцовых, подгольцовых и горно-лесных авифаун обсуждаемых регионов, проведенный по формуле Серенсена, выявил большую однородность основной части видового состава горно-лесной авифауны и значительно меньшую – для подгольцовой и гольцовой авифауны. Горно-лесная авифауна сформировалась в единой области Северной Азии с господством северотаежных лесов и гипоарктических редколесий. В условиях непрерывности лесных ландшафтов и повсеместной сопряженности горных и равнинных типов лесов подавляющее большинство видов осваивает их повсеместно, так как не имеет непреодолимых преград, препятствующих расселению. Раздробленность, взаимная удаленность и изоляция

участков подгольцовых и гольцовых поясов в совокупности с более разнообразными и нестабильными экологическими условиями обитания обусловила меньшее взаимное сходство региональных авифаун на уровне каждого из этих поясов.

Для горно-лесной, подгольцовой и гольцовой авифаун выявлены области с максимально высоким уровнем взаимной общности. В цепи гор Азиатской Субарктики положение этих областей различно. Наиболее однородная (83-84%) горно-лесная авифауна сформировалась в горах Якутии и ближайших к ним горных системах: с запада – плато Путорана, с востока – Колымском нагорье. Это согласуется с положением о единстве таежной сибирской фауны, в становлении которой особенно велика роль весьма специфического восточносибирского (Ангарского) фаунистического комплекса. Сходство авифаун регионов, одновременно охватывающих горно-предгорные и равнинные территории Северной Азии (55-58.3%), меньше, чем горно-таежных авифаун гор Азиатской Субарктики (83-84%). Это свидетельствует о более высокой однородности авифауны горно-таежных районов и позволяет рассматривать формирование авифауны гор Азиатской Субарктики, как оригинальный процесс, протекающий в едином, относительно, самостоятельном экологическом и зоогеографическом пространстве. Взаимно наиболее схожие (61-65%) подгольцовые авифауны формируются в Корьякском нагорье и в соседних с ним горах Якутии и Колымском нагорье. Вероятно, это тесно связано со становлением так называемой берингийской лесотундры и ее горных дериватов, характерных для указанной территории и, особенно, восточной ее части. Наиболее однородная (63%) гольцовая авифауна формируется в северной области цепи гор Азиатской Субарктики: на плато Путорана и ближайших с востока горах Якутии, а с запада – Приполярном и Полярном Урале. Эта область занимает срединную, переходную с точки зрения взаимопроникновения видов, часть Евразийской Субарктики, авифауна которой объединяет элементы европейских и азиатских северных биомов. Многие из этих элементов (обитателей равнинных тундр) проникают в горы Субарктики на всем пространстве от Урала до Верхоянского хребта, что и поддерживает повышенное сходство гольцовых авифаун указанных горных стран.

Сравнительный анализ современных авифаун равнин и гор Азиатской Субарктики подтвердил, что подавляющее большинство видов (70-81%) из сопредельных равнин проникают в соответствующие горные регионы, активно осваивают их и формируют основу региональной гнездовой авифауны. Это в значительной мере определяет

высокий уровень сходства авифаун крупных соседних равнинных и горных регионов. Авифаунам последних это придает в целом также преимущественно более «экологически равнинный» облик. Ареалы большинства равнинных видов Северной Евразии захватывают горы Азиатской Субарктики. Свободный обмен здесь видами между равнинными и горными регионами обуславливает более однородную авифауну на всем ее протяжении независимо от региональных особенностей рельефа. Выход горных птиц в предгорья практически отсутствует. Авифауна равнин по отношению к авифауне гор Азиатской Субарктики выступает как «донор», а горная по отношению к равнинной – лишь как «реципиент».

Многие равнинные виды, обычные на большей части Северной Палеарктики, при движении на восток «поднимаются» в горы, достоверно расширяя вверх вертикальную составляющую своих ареалов. На фоне обеднения равнинной авифауны Азиатской Субарктики с запада на восток, доля равнинных видов, проникающих в горные регионы, последовательно возрастает в том же направлении (с 70 до 81%). Вероятно, это связано с увеличением в авифауне более восточных районов Азиатской Субарктики удельного веса видов, лучше адаптированных к суровым условиям внешней среды этой обширной части континента. Это в свою очередь определяет то обстоятельство, что большая часть видов местной авифауны может успешно осваивать не только равнинные территории, но и беспрепятственно проникать в горные регионы.

Видовое разнообразие авифаун гор Азиатской Субарктики беднее сопредельных с ними крупнейших равнин Евразии. Но эта особенность не всегда проявляется при сравнении авифаун гор Азиатской Субарктики и примыкающих к ним меньших по площади равнинных предгорий. Например, авифауны Верхоянского хребта и плато Путорана демонстрируют различные векторы изменения видового богатства при движении от центра горной страны к их предгорьям. При движении вглубь Верхоянской горной страны наблюдается качественное и количественное обеднение авифауны, а на плато Путорана – обратная закономерность. Это связано с региональной спецификой литогенной основы. В хребты с большими абсолютными высотами и треугольным профилем в поперечном сечении проникновение многих видов птиц из предгорий сдерживают повышенные углы наклона речных долин, сокращение их длины и, следовательно, распространения пойменных биотопов, по которым в основном идет проникновение равнинных видов в горы. Горные массивы, имеющие в поперечном сечении про-

филь трапеции, расчлененной глубокими сквозными тектоническими долинами, абсолютная высота дна которых лишь ненамного превышает высоту окружающих предгорий, позволяют проникать вглубь гор большому числу видов птиц.

Сравнение равнинных и горных авифаун Азиатской Субарктики с использованием формулы Серенсена выявило высокое сходство (60-80%) северо-таежных авифаун гор и равнин этой области суши. Сходство авифаун равнинных и горных тундр значительно меньше (18-32%). Это обусловлено тем, что лесные ландшафты занимают преимущественно непрерывное единое пространство, а тундровые – хотя и обширные, но в значительной мере изолированные участки. Повсеместный в пределах Азиатской Субарктики непосредственный контакт равнинных и горных северо-таежных лесов обеспечивает широкий обмен видами между их авифаунами и, следовательно, их большую однородность. Пространственные дизъюнкции тундровых ландшафтов затрудняют свободный обмен видами между авифаунами их горных и равнинных аналогов. Тундровые авифауны гор и равнин Азиатской Субарктики более обособлены, имеют меньше сходства и потому не столь однородны, как лесные, в силу большей взаимной пространственной удаленности.

Авифауну гор Азиатской Субарктики формируют виды 6 типов фаун. Наиболее значимы элементы сибирского (71 вид – 36%) и арктического (30 видов – 15%) типов авифаун. Элементы европейского (19 видов – 9.6%), китайского (13 видов – 6.6%), тибетского (4 вида – 2.0%) и неарктического (1 вид – 0.5%) типов фаун, центры становления которых лежат далеко от гор Азиатской Субарктики (или как минимум за их пределами), играют второстепенную роль, так как число их невелико. В силу этого они не имеют сколько-нибудь существенного значения в формировании современных сообществ птиц, но определяют специфику качественного разнообразия их видового состава, отражающую историко-региональный аспект взаимодействия авифаун в процессе их формирования. Немало в авифауне гор Азиатской Субарктики широкораспространенных птиц (59 видов – 30.1%).

Влияние элементов того или иного типа фауны в структуре авифауны горного региона достоверно сокращается с пространственной удаленностью конкретной горной системы от ареала исторического формирования того или иного типа фауны. Доля видов арктического и сибирского типов фауны имеет устойчивую тенденцию к сокращению в южном направлении, а китайского и европейского типов фауны – в северном. Благодаря этому, арктико-сибирская авифауна субаркти-

ческих хребтов Верхоянского и Черского четко локализована в ряду пространственно дифференцированных авифаун горных стран, лежащих между 128 и 150 меридианами. Авифауна расположенного южнее Алданского нагорья преимущественно сибирская с небольшим участием видов китайской фауны. Авифауна еще более южного Сихотэ-Алиня является уже по существу китайской, хотя и с большой долей сибирских видов. Промежуточное положение между авифаунами Алдана и Сихотэ-Алиня занимает авифауна Хингано-Буреинского нагорья, которая почти в равных долях представлена птицами китайской и сибирской фаун, а также широкораспространенными видами.

Выявлена региональная дифференциация авифауны гор Азиатской Субарктики в широтном направлении. Сибирские виды почти везде составляют около 40% видового состава. Но к западу от плато Путорана их доля понижается, на Приполярном и Полярном Урале не превышая – 32,6%. Вместе с тем, Урал – единственный из рассматриваемых регионов непосредственно приближен к историческому центру формирования европейского типа фауны. Поэтому он имеет в составе авифауны достаточно высокую долю европейских видов (около 14%). В восточные горы Азиатской Субарктики европейские элементы почти не проникают. Их доля незначительна на плато Путорана (около 3%), а в горах Якутии и Колымском нагорье, – ничтожно мала (не более 1%). На Анабарском плато и Корьякском нагорье их нет. На фоне небольшой в целом доли участия китайских видов в авифауне гор Азиатской Субарктики, максимальное влияние они оказывают на авифауну Колымского нагорья (11 видов – 8,3%). Вероятно, это объясняется проникновением ряда китайских видов из южных районов Дальнего Востока по тайге вдоль охотского побережья или по долинам рек с пойменными смешанными лесами неморального типа и разнообразными кустарниково-луговыми местообитаниями. К западу и востоку от Колымского нагорья доля китайских видов в региональных авифаунах уменьшается, наиболее существенно – в западном направлении. Только в авифауне восточной половины цепи гор Азиатской Субарктики представлены виды сибирско-американского (2), американского (1) и тибетского (4) типа фауны. Особенности распространения последних способствовал горный характер территорий, непосредственно связывающих историческую область формирования тибетской фауны и восточные горы Азиатской Субарктики. По ним, не встречая особых экологических препятствий, ряд тибетских видов проник далеко на север: в горы Якутии, на Колымское и Корьякское нагорья.

В горах Азиатской Субарктики сходятся два различных ландшафта – гипоарктический и бореальный, с образованием широкого спектра переходов, иногда весьма специфичных (берингийская лесотундра). Экотонный характер авифауны наиболее выражен в северных частях гор Азиатской Субарктики и обусловлен взаимопроникновением тундровых и лесных участков. По вершинам горных массивов тундра простирается далеко на юг, между тем, как по межгорным долинам северотаежные и пойменные леса проникают к северу. Все это обуславливает неоднородность авифауны по сочетанию представленных в ней 8 географо-генетических групп: зоарктов – 3 (1.5%), гемиарктов – 15 (7.6%), гипоарктов – 18 (9.1%), бореальных гипоарктов – 28 (14.2%), бореальных – 47 (23.8%), широкораспространенных – 75 (38.3%), арктоальпийских – 5 (2.5%), альпийских – 6 (3%). Значительный вклад в авифауну горных систем Азиатской Субарктики бореальных, бореально-гипоарктических и гипоарктических видов птиц, суммарно составляющих 47% гнездовой авифауны, полностью согласуется с доминированием соответствующих зональных ландшафтов северной тайги, лесотундры и южной тундры в пределах рассматриваемой части Евразии. Гемиарктические и зоарктические виды играют второстепенную роль, так как число их невелико, и в силу этого они не имеют сколько-нибудь существенного значения в формировании сообществ птиц. Гемиаркты и зоаркты связаны в своем распространении, главным образом, с подзонами типичной и арктической тундры, которые значительно удалены от северных границ гор Азиатской Субарктики. Только 5 этих видов смогли достаточно широко расселиться в этих горах, войти в состав гнездовой авифауны и почти повсеместно занять в местных сообществах устойчивые позиции. Некоторым гемиарктам и зоарктам (9 видов) удалось проникнуть в горы Азиатской Субарктики лишь локально – преимущественно по горно-тундровым ландшафтам гольцового пояса в областях максимального сближения или, что реже, – непосредственного контакта зональных тундр и северных отрогов горных массивов. Наименее значима в гнездовой авифауне доля альпийских и арктоальпийских видов. Однако, несмотря на низкую долю участия, именно они определяют ее горную специфику.

В горах Азиатской Субарктики с высотой поступательно сокращаются видовое богатство, плотность населения птиц и обилие абсолютного большинства видов. Значительные отличия между населением птиц трех высотных поясов, выявленные с применением коэффициента сходства населения (Наумов, 1964), указывают на высокую сте-

пень автономности процесса его формирования в пределах каждого из поясов. Так, на плато Путорана уровень сходства населения лесного и подгольцового поясов не превышает 29%, подгольцового и гольцового – 18%, а лесного и гольцового – всего 2%. С подъемом на каждые 100 м плотность населения птиц сокращается в среднем ($n=4$) на 28 ос/км². В большинстве горных регионов основное сокращение плотности населения птиц происходит при переходе из подгольцового пояса в гольцовый, а несколько менее существенное – при переходе из лесного пояса в подгольцовый.

В пределах цепи гор Азиатской Субарктики плотность населения птиц на уровне всех высотно-ландшафтных поясов сокращается с запада на восток. Это согласуется с сокращением в этом же направлении общей продуктивности растительного покрова. Корреляция сокращения плотности населения птиц с долготой близка к достоверности для показателей плотности населения в пределах гольцового, подгольцового и лесного поясов. В восточном направлении в 10 раз сокращается плотность населения птиц гольцового пояса, не столь существенно – подгольцового (в 3.5 раза) и лесного (в 3 раза) поясов.

Выявлен сходный состав лидирующих видов во многих горах Азиатской Субарктики, что свидетельствует в пользу не только общности ядра их авифаун, но и определенного единства экологических и зоогеографических закономерностей формирования основы населения птиц этих регионов. Пространственная преемственность населения птиц поддерживается в горизонтальной плоскости видами, лидирующими по обилию в нескольких регионах гор Азиатской Субарктики, а в вертикальной – доминирующими в двух, обычно смежных, высотно-ландшафтных поясах.

Огромные размеры и сложная орография горных стран Азиатской Субарктики предопределяют внутрирегиональные (провинциальные) особенности населения птиц. Существенные внутрирегиональные отличия выявлены в населении птиц подгольцового пояса плато Путорана. Здесь отмечены самые низкие показатели минимального (3%) и максимального (49%) сходства населения. Общий уровень его абсолютных значений также заметно ниже, чем в гольцовом и лесном поясах: более чем в половине сравниваемых пар районов сходство населения птиц не превышает 20%; всего в 10 из 55 сравниваемых пар районов сходство населения несколько превышает 30%. Ярko выраженная провинциальность подгольцовых сообществ птиц по сравнению с гольцовыми или, тем более, лесными обусловлена неодно-

родными и менее стабильными экологическими условиями, а также почти полным отсутствием хорошо адаптированных к ним видов.

В пределах гольцового пояса плато Путорана провинциальные отличия населения птиц не столь контрастны, как в подгольцовом поясе. Здесь довольно значительна амплитуда между минимальным (8%) и максимальным (67%) показателями коэффициента сходства населения. Однако, эти показатели и общий уровень абсолютных значений коэффициента сходства населения здесь выше, чем в подгольцовом: более чем в половине сравниваемых пар районов сходство населения птиц превышает 30%; всего в 9 из 67 сравниваемых пар районов оно ниже 20%. Экологические условия в гольцовом поясе более экстремальны и одновременно более стабильны, чем в подгольцовом. В населении птиц гольцов значительна доля участия альпийских и арктоальпийских видов, хорошо адаптированных к условиям субарктических горных вершин. Все это обеспечивает большую общую пространственно-временную устойчивость населения птиц гольцового пояса.

В лесном поясе плато Путорана провинциальные отличия населения птиц выражены намного меньше, чем в гольцовом и подгольцовом поясах. Меньше амплитуда между минимальным (36%) и максимальным (67%) показателями коэффициента сходства населения. Абсолютные его показатели и общий уровень его абсолютных значений выше, чем в гольцовом и, тем более, в подгольцовом поясах. Более чем в половине сравниваемых пар районов сходство населения птиц превышает 50%. Лишь в 4 из 45 сравниваемых пар оно ниже 40%. В целом, высокие абсолютные значения коэффициента сходства населения характерны для всех сравниваемых пар районов. Это свидетельствует о достаточно стабильном и равноценном взаимовлиянии сообществ птиц даже взаимоудаленных районов на уровне лесного пояса. В гольцовом и подгольцовом поясах сообщества птиц этих же районов, при их попарном сравнении, дают больший разброс значений коэффициента сходства населения.

Сообщества птиц лесного пояса плато Путорана, по сравнению с гольцовыми и подгольцовыми, более разнообразны, стабильны и однородны в пространстве и времени. На это указывает минимальное превышение показателей видового богатства и плотности населения в различных районах лесного пояса, равномерное распределение по территории региона более 50% видового состава, несущественные провинциальные отличия в составе лидирующих группировок, основная часть которых встречается в этом качестве в лесном поясе почти повсеместно.

Провинциальные отличия населения птиц плато Путорана, диагностируемые через коэффициент сходства населения, неодинаковы на уровне каждого из рассматриваемых высотно-ландшафтных поясов. Характерна также высотно-поясная специфичность провинциальных различий основных параметров населения: видового разнообразия, плотности населения, состава лидирующих и фоновых видов. Это свидетельствует в пользу достаточно высокого уровня автономности формирования населения птиц на разных высотах.

Локальное размещение многих видов птиц на плато Путорана поддерживается горно-котловинным характером местности и усиливается склонностью ряда неколонизальных видов образовывать «микрассоциации». Поливидовые ассоциации на плато Путорана образуют территориальные пары из 3-5 видов воробьиных птиц в одном небольшом участке, вокруг которого на значительном расстоянии (от 0.3 до 20 км) в пределах абсолютно сходных условий этих видов нет. Такие ассоциации образуют мелкие виды воробьиных, ни один из которых не выступает в роли доминанта или защитника по отношению к остальным. Их объединяет компактное расположение наиболее подходящих для гнездования и кормодобывания местообитаний. На плато Путорана, подобного рода поливидовые ассоциации ($n=447$) встречаются в 3 раза чаще, чем моновидовые ($n=131$). Разница в пользу поливидовых ассоциаций высоко достоверна ($P=0.0001$). Можно предположить, что причина преимущественного формирования поливидовых ассоциаций заключается в существовании определенной организации птичьих сообществ – тенденции поддерживать, видимо, эволюционно закрепленную структуру и плотность населения, адаптированные к условиям «недонаселенности» субарктических горных ландшафтов. Не исключен еще один аспект выявленной на плато Путорана закономерности. В условиях крайне низкой населенности, далекой от потенциально возможной, и, следовательно, почти при отсутствии межвидовой конкуренции, горно-субарктические ландшафты, вероятно, более активно осваиваются скорее целыми сообществами птиц, нежели отдельными видами.

Исследования в модельном регионе плато Путорана позволили выдвинуть следующую гипотезу: геоморфологические структуры, образованные поздне-плейстоценовыми ледниками, создавая экологические предпосылки обогащения гольцовой авифауны не горными видами, оказывают непосредственное влияние на ее формирование и пространственную неоднородность. Выявлена статистически достоверная пространственная сегрегация сообществ птиц, формирующих

ся на «гольцовых плакорах» с одной стороны, и в ледниковых долинах – с другой. Арктоальпийские и альпийские виды осваивали горные вершины благодаря выработавшимся у них адаптациям к экстремальным условиям еще в период оледенения и потому они, вероятно представляют более древний элемент гольцовой авифауны. Равнинно-тундровые вселенцы, не имея подобных адаптаций, при проникновении в горы использовали типичные для себя экологические условия, сформировавшиеся на локальных участках перигляциальных ландшафтов. Они обогатили гольцовую авифауну позднее, проникая на вершины гор по участкам бывшего расположения ледников по мере их интенсивного таяния.

Горы Азиатской Субарктики – обширнейшая территория материковой суши, в целом, изученная пока явно недостаточно. Степень комплексной авифаунистической изученности горных систем Азиатской Субарктики была и остается весьма различной: от скрупулезно и систематически обследованных (плато Путорана, Приполярный и Полярный Урал) до почти не изученных (хребет Черского, внутренние области Верхоянского хребта и Колымского нагорья). Поэтому для большинства горных регионов представляется актуальным переход от одноразовых фаунистических обследований в форме маршрутно-экспедиционных проектов к планомерным многолетним исследованиям авифауны с целью мониторинга ее основных параметров. Принимая во внимание гигантские пространства горных стран, целесообразно выполнение сравнительных исследований по единой методике авифаун сопредельных горных регионов. Приоритетными их направлениями на ближайшие 10-20 лет следует признать: изучение структуры и высотно-поясной дифференциации авифауны внутренних районов горных систем (в первую очередь хребта Черского, Колымского и Корякского нагорий) и авифауны горных тундр, выявление роли горных систем как зоогеографических рубежей, исследование биологии и экологии альпийских видов птиц.

Особый зоогеографический интерес представляет сопоставление авифаун горных систем на севере и юге Палеарктики. Выполнение таких исследований предусмотрено программой, реализуемой кафедрой биогеографии МГУ им. М.В. Ломоносова.

Литература

- Кишинский** А.А. 1988. Орнитофауна северо-востока Азии. Наука, М.: 288 с.
- Наумов** Р.Л. 1964. Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края. Автореф. канд. дис. М.: 19 с.

Романов А.А. 2013. Авифауна гор Азиатской Субарктики: закономерности формирования и динамики. Русское общество сохранения и изучения птиц. М., 360 с.

Чернов Ю.И. 2008. Экология и биогеография. Избранные труды. Товарищество научных изданий КМК, М.: 580 с.

Штегман Б.К. 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. Фауна СССР. Птицы. Т. 1, Вып. 2. М.-Л.: 157 с.

Summary

Alexey A. Romanov. Results and prospects for study of bird fauna and populations along mountain Asiatic Subarctic

Study results (1988-2014) of bird fauna of the subarctic mountain systems of North Asia namely: the Putorana Plateau, Koryak and Kolyma uplands, mountains in Yakutia (Verkhoyanskiy, Cherskogo, Kular, and Polousnyi ranges), Anabar, Nether-Polar and Polar Urals. Similarity of taxonomic structure and species composition of nesting avifauna of the Asian Subarctic mountains comprising 197 species is high. About 50% of all species of the considered mountain ranges are widely distributed over the vast terrain stretching from the Urals to the Koryak Upland. Horizontal affinity of population structures is supported by species dominated through mountainous regions of the Asian Subarctic. In vertical plane, it is supported by species most abundant in two usually adjoining altitudinal landscape belts. Most uniform bird fauna is developed in the mountains of Yakutia and the adjacent highlands (the Putorana Plateau in the west and the Kolyma Upland in the east). Plain avifauna serves as a “donor” for avifauna of the mountains of the Asian Subarctic, whereas montane bird fauna is only “recipient” of the plain species.

Decrease of the montane species numbers in regional avifauna from the east to west and bird population density in contrary from the west to east are considered as a general law of spatial development of avifauna along the entire range of the mountains of the Asian Subarctic. The program developed by Biogeography Chair of the Moscow State University concerning comparative studies of mountain avifauna at the north and south of the Palearctic comes into implementation.

e-mail: putorana05@mail.ru

Гибридные зоны у птиц: морфологические, биоакустические и генетические аспекты

И.М. Марова, Д.А. Шипилина

Россия, Москва, МГУ им. М.В.Ломоносова

e-mail: collybita@yandex.ru

Зоны вторичного контакта и гибридизации у животных остаются в фокусе внимания исследователей на протяжении многих десятилетий (Майр, 1968; Панов, 1989; Боркин, Литвинчук, 2013; Rheind and Edwards, 2011). Изучение гибридных зон позволяет увидеть «эволюцию в действии» (Панов, 2001) и даёт уникальные возможности для познания процессов дифференциации популяций и видообразования в природе. Гибридизацией называют процесс, при котором особи, устойчиво различающиеся по морфологическим или генетическим признакам, скрещиваются и производят потомство со смешанными признаками. Следствием гибридизации может стать генетическая интрогрессия – включение генов одной популяции в генофонд другой (Майр, 1968). Области скрещивания популяций, отличающихся какими-либо наследственными признаками, получили название гибридных зон (Barton, Hewitt, 1985). Вслед за Эрнстом Майром – учеником выдающегося немецкого орнитолога Эрвина Штреземанна, многие исследователи стали уделять основное внимание изучению микроэволюции и гибридизации на примере класса птиц. Проникновение методов молекулярной генетики в зоологические исследования позволило исследовать зоны гибридизации на новом уровне с привлечением не только экологических, морфологических и биоакустических, но и генетических данных. Несомненно, такой комплексный подход можно считать наиболее продуктивным. В книге Е.Н. Панова (1989) проведён исчерпывающий критический анализ данных о гибридизации птиц, доступных к моменту выхода книги (список цитированной литературы включает 1385 названий). В данной статье мы кратко остановимся на основных проблемах, связанных с гибридизацией у птиц, сконцентрировав внимание, главным образом на тех исследованиях, которые были проведены за прошедшие два с половиной десятилетия, миновавших после выхода этой книги, с применением новых, прежде всего молекулярно-генетических методов.

Разнообразие и предпосылки возникновения гибридных зон.

У птиц найдено множество зон гибридизации между таксонами различного ранга. По разным оценкам от 10 до 19% птиц мировой фауны вступает в случайную или регулярную гибридизацию (Панов, 1989;

Aliabadian et al., 2005). В Северной Америке известно 75 гибридизирующих таксонов птиц (Maug, Short, 1970), в Палеарктике – 52 (Aliabadian et al., 2005), в Австралии – около 80 (Ford, 1987). Разнообразие гибридных зон у птиц велико и его трудно свести к единой схеме (Панов, 1989). Предложены различные классификации, основанные на оценке степени дивергенции между таксонами, протяжённости и ширины зоны гибридизации и доли фенотипических или генетических гибридов (Крюков, 1990; Short, 1969; Price, 2008).

В природе широко распространены гибридные зоны между парапатрическими сестринскими видами с большой концентрацией гибридов разных поколений. В этом случае гибридизирующие формы нередко предпочитают называть не видами, а «мегаподвидами» или «полувидами» (Haffer, 1986). Протяжённость таких зон может быть очень велика. Например, у восточно-европейской и сибирской теньковок (*Phylloscopus collybita abietinus* – *Ph. (c.) tristis*), она составляет около 1500 км (Marova et al., 2013; Шипилина, 2014). Как правило, таксоны, вступающие в гибридизацию в таких зонах, молоды и обособились сравнительно недавно (у теньковок молекулярная дивергенция между двумя упомянутыми формами оценивается в 1.7-2%, что в классе птиц в большей степени соответствует статусу подвидов – Helbig et al., 1996). Но в целом ряде случаев генетические данные позволяют рассматривать гибридизирующие таксоны как самостоятельные виды. Примерами могут служить серая и чёрная вороны (*Corvus cornix* и *C. corone*) (Крюков, Блинов, 1989; желтоголовая (*Dendroica occidentalis*) и пугливая (*D. townsendi*) древесницы (Rohwer et al., 2001), большая и восточная синицы (*Parus major* и *P. minor*) (Назаренко и др., 1999; Федоров и др., 2009). Гибридные особи в таких зонах обычно жизнеспособны и фертильны, а размах генетической интрогрессии значителен.

Известны также узкие гибридные зоны, образованные видами, сформировавшимися относительно давно (более 3 млн. лет назад), в которых жизнеспособность гибридов невелика по причине низкой генетической совместимости. Для примера можно привести североамериканских гаичек – черноголовую (*Poecile atricapillus*) и каролинскую (*P. carolinensis*). Время расхождения этих видов оценивают в 3-4 млн. лет. В узкой зоне симпатрии (15-30 км) снижена выживаемость потомства от смешанных пар и гибридных особей (Bronson et al., 2003).

Другой вариант – относительно более редкий – массовая гибридизация между «хорошими» видами с широкой зоной симпатрии. Примером могут служить обыкновенная и белошапочная овсянки (*Emberiza citrinella* – *E. leucocephala*) (Панов и др., 2003; Рубцов,

2007). Время их дивергенции очень велико и составляет 4–4.5 млн. лет (Irwin et al. 2009). Более того, по акустическим и морфологическим признакам обыкновенная овсянка эволюционно более близка к огородной (*E. cirrus*), а белшапочная – к овсянке Стюарта (*E. stewarti*) (Рубцов, Опаев, 2012). При этом митохондриальный геном обыкновенной овсянки заимствован у белшапочной на всем ареале, что служит свидетельством длительной истории гибридизации (Irwin et al., 2009).

В природе известны «мобильные» зоны симпатрии с интенсивной гибридизацией, в результате которой один из видов может быть вытеснен, а другой – нести митохондриальную ДНК вытесненного. Широко известный пример таких зон – области гибридизации двух видов древесниц в Северной Америке. Пугливая древесница, гибридизируя с желтоголовой, повсюду вытесняет её из исходного ареала. Но при этом многие особи пугливой древесницы несут мтДНК желтоголовой (Rohwer et al., 2001). Происхождение движущихся гибридных зон часто связано с изменением экологических условий, в частности вызванных антропогенными факторами. Например, зарастание полей на Великих равнинах в Северной Америке способствовали активному вселению нескольких видов в ареалы родственных форм. Так, сосновая червеедка (*Vermivora cyanoptera*), распространившись в ареал золотистокрылой (*V. chrysoptera*), в разных точках области симпатрии вытеснила последнюю за срок от 4 до 50 лет (Gill, 2004). Другим известным примером служит лазурный овсянковый кардинал (*Passerina amoena*) и синяя овсянка (*P. cyanea*). В северной Небраске синяя овсянка за 15 лет распространилась на 200 километров на восток, повсюду активно вытесняя овсянкового кардинала (Emlen et al., 1975).

Очевидно, что экологические условия существенно влияют на стабильность и ширину зоны гибридизации. Родительские виды могут оказаться менее приспособленными к жизни в зоне контакта из-за специфики растительности, условий влажности и т.д. В этом случае ширина зоны гибридизации будет невелика даже при условии фертильности гибридов (Price, 2008). При наличии резкой границы между местообитаниями, например, в горах, вероятность сужения зоны контакта и гибридизации возрастает (Case, Taper, 2000). На Кавказе такая ситуация описана нами для двух таксонов теньковок – кавказской (*Phylloscopus lorenzii*) и европейской (*Ph. collybita caucasicus*) (Марова, 2002; Шипилина, Марова, 2013), в Восточных Саянах – для западной и восточной зелёных пеночек (*Ph. trochiloides viridanus* – *Ph. plumbeitarsus*) (Марова и др., 2010). Если же экологические условия

изменяются вдоль широкого градиента, то ширина зоны гибридизации увеличивается, причём гибриды могут иметь преимущество в переходных типах биотопа.

В классе птиц большинство гибридных зон приурочено к областям вторичного контакта близкородственных видов. Такие зоны формируются при постепенном расселении таксонов навстречу друг другу из аллопатрических частей ареалов при изменении экологических условий или в силу иных причин. Большинство случаев возникновения зон вторичного контакта в умеренном поясе объясняют историческими причинами, с позиций «гляциальной гипотезы»: вначале происходило разобщение ареалов в результате развития ледниковых покровов и аридизации климата, затем переживание в рефугиумах и, наконец, расселение из плейстоценовых убежищ и возникновение послеледниковых контактов (Reinig, 1937). При этом разрывы ареалов группируются в закономерные типы (Берг, 1947). На современном историческом этапе доминирует тенденция к воссоединению прежде разобщённых ареалов (Матюшкин, 1976). Многие районы зон вторичного контакта и гибридизации в Палеарктике приурочены к горным системам – это Пиренеи, Карпаты, Кавказ, Южный Урал, Алтай, Саяны, т.е. к очагам ледниковых реликтов, куда впоследствии проникли генеалогически родственные таксоны, отеснённые ледником. Большинство таких зон контакта сформировалось, по-видимому, около 10–11 тыс. лет назад после последних событий ледниковой эпохи.

Нередко гибридные зоны возникают вследствие антропогенных изменений природных ландшафтов, приводящих к вселению одного вида в ареал другого. Так, например, вселение белошапочной овсянки в южную тайгу Средней Сибири связывают с возникновением пирогенных ландшафтов антропогенного происхождения 2000–3000 лет тому назад (Реймерс, 1966).

Морфологические аспекты гибридизации у птиц. Первичная идентификация гибридов в зоне вторичного контакта обычно происходит по морфологическим признакам. Нередко особи с переходной окраской обладают и промежуточными размерными признаками. Например, пеночки-теньковки из зоны контакта с окраской, промежуточной между сибирской и восточно-европейской формами, имеют промежуточные значения длин крыла и хвоста и не отделяются достоверно по этому признаку от той или другой формы из зон аллопатрии (Шипилина, 2014; Магова et al., 2013). Ступенчатые размерные клины (длина крыла, хвоста и клюва) отмечены в зонах гибридизации черноголовой и желчной овсянок (*Emberaza melanocephala* – *E. bruniceps*)

в Иране (Haffer, 1977, цит. по Панов, 1989), европейского и туркестанского жуланов (*Lanius collurio* – *L. phoenicuroides*) (Панов, Крюков, 1973) и многих других видов птиц.

Вокализация в гибридных зонах. Применение акустических признаков в исследованиях гибридных зон осложняется тем, что песня птиц имеет двойственную природу и передается от поколения к поколению по двум каналам: генетическим с одной стороны и путём «культурной преемственности» с другой (Catchpole, Slater, 2008). На основании сформировавшейся в раннем возрасте «матрицы» молодая птица корректирует развитие собственной песни, которая проходит путь от «подпесни» и «пластичной песни» до «кристаллизации» видоспецифической (дефинитивной) песни (Slater, Ince 1982). Для многих видов на этом период восприимчивости к вокальным инновациям заканчивается и новых типов песни птица не выучивает. Но некоторые виды, например, соловьи, могут увеличивать и изменять свой вокальный репертуар в течение всей жизни (Goodfellow, Slater, 1990; Catchpole, Slater, 2008).

Нередко гибридизирующие виды резко различаются по объему репертуара. Например, восточный соловей (*Luscinia luscinia*) исполняет около 20 типов песни, южный (*L. megarhynchos*) – 160-280 (Ивацкий, Марова, 2013; Kipper et al., 2004).

Двойственная природа песни создает предпосылки для протекания разнонаправленных процессов в зонах симпатрии. С одной стороны, совершенствование «изолирующих механизмов» должно быть сопряжено с усугублением различий в песнях (Eriksson, 1991). С другой стороны, в гибридных зонах может происходить сближение вокальных характеристик разных форм – как за счет взаимного обучения, так и в результате гибридизации (Thielke, 1986; Марова, Леонович, 1993).

Феномен смешанного пения часто встречается в зонах контакта. Природа его в гибридных зонах пока мало изучена. Иногда в отсутствие или при малочисленности особей своего вида может запечатлеваться песня сестринского вида. Например, при высокой численности пеночки-теньковки и низкой численности пеночки-веснички, последние копируют строфы теньковки и формируют смешанную песню; но между ними происходит и редкая гибридизация (Schönfeld, 1984). Особи со смешанным пением обычны в зоне симпатрии обыкновенной и короткопалой пищух (*Certhia familiaris* – *C. brachydactyla*) (Thielke, 1986), обыкновенной и белшапочной овсянок (Панов и др., 2003; Рубцов, 2007). В целом ряде случаев показана прямая связь между смешанным пением и гибридизацией. Например, в зонах симпа-

трии мухоловки-пеструшки и мухоловки-белошейки (*Ficedula hypoleuca* – *F. albicolis*) (Qvarnström et al., 2006), испанской и европейской теньковок (*Ph. brehmii* – *Ph. collybita*) (Salomon, Hemin, 1992; Bench et al., 2002), сибирской и восточно-европейской теньковок смешанное пение чаще встречается у гибридных самцов.

Генетическая интрогрессия и методы её оценки. Молекулярно-генетические методы не только открыли новые возможности для изучения гибридизации, но и породили ряд вопросов. Все ли гены имеют одинаковую «проникающую способность»? Является ли генетическая интрогрессия двусторонним и симметричным процессом? Известно, что разные категории генов подвержены интрогрессии в разной степени, поэтому возникает вопрос: какие именно гены использовать для её выявления?

Митохондриальные гены широко используют для оценки уровня интрогрессии. С помощью анализа мтДНК выявлены многочисленные случаи носительства чужеродных митотипов, когда особи, фенотипически не определяемые как гибриды, несут генетические маркёры другого вида и, следовательно, имеют гибридное происхождение (Bensch et al., 2002; Irwin et al., 2009).

Но для полного понимания процессов, происходящих в гибридных зонах, недостаточно изучения только лишь мтДНК. Во многих работах показаны различия в степени интрогрессии в митохондриальных (передающихся только по материнской линии) и ядерных локусах. Одними из первых это явление отметили шведские исследователи (Tegelström, Gelter, 1990) в гибридной зоне мухоловки-пеструшки и мухоловки-белошейки. С тех пор накопилось множество других подтверждений этого факта (Helbig et al., 2001; Bensch et al., 2002 и др.). Сравнительный анализ митохондриальных, ядерных и сцепленных с полом генов в гибридной зоне овсянковых кардиналов выявил различную скорость интрогрессии в этих классах генов и подтвердил правило Холдейна о пониженной жизнеспособности гетерогаметного пола (у птиц – самок) (Carling, Brumfield, 2008). Теория предсказывает сниженный уровень интрогрессии в генах, сцепленных с полом (Turelli, Orr, 1995). Действительно, многие исследования подтверждают, что Z-хромосома птиц практически «непроницаема» для интрогрессии (Borge et al., 2005; Carling et al., 2010; Шипилина, 2014).

Изучение ядерных маркёров методами AFLP (amplified fragment length polymorphism, SNP (single nucleotide polymorphisms) и микросателлитного анализа уже достаточно давно вошло в арсенал наиболее информативных методов исследования зон гибридизации (Hansson et

al., 2000; Bensch et al., 2002; Vallender et al., 2007). Продуктивным методом оценки генетической интрогрессии и связи генотипа и фенотипа служит составление генетических карт (Akesson et al., 2007; Backström et al., 2008).

Перспективным методом исследования интрогрессии в гибридных зонах, получившим широкое применение в последние годы, является секвенирование нового (второго) поколения (полногеномное секвенирование). Его главное отличие от предшествующих методов анализа ядерной ДНК – возможность одновременно секвенировать огромное количество нуклеотидных последовательностей. Длина единичных фрагментов, полученных в результате секвенирования, варьирует от 21 до 750 нуклеотидных пар (Mardis, 2008), но их количество исчисляется миллионами. В результате, объём генетической информации оказывается достаточным, чтобы получить многократное покрытие исследуемого генома (Shendure, Ji, 2008). Ключевым и самым трудоёмким этапом обработки полученных данных является сборка и аннотация полученных геномов, на практике осуществляемая «in silico» – методом компьютерной имитации с помощью специального программного обеспечения (Gilad et al., 2009), и поиск однонуклеотидных полиморфизмов – SNP-маркёров (Ekblom, Galindo, 2011). С помощью анализа распределения и частот встречаемости таких маркёров может быть оценено генетическое разнообразие близкородственных популяций. Применение полногеномного секвенирования открывает перспективы для изучения популяционно-генетических аспектов гибридизации, помогает многократно увеличить продуктивность исследования (Tautz et al., 2010) и позволяет подойти к вопросу о том, существуют ли гены «ответственные» за репродуктивную изоляцию между таксонами.

Определение возраста таксонов. С привлечением генетических данных стало доступным определение возраста и времени дивергенции таксонов, вступающих в гибридизацию. Судить об этом стало возможным благодаря применению метода молекулярного датирования («молекулярных часов»), в основе которого лежит предположение о том, что в течение времени генетические отличия между географически изолированными таксонами накапливаются с равномерной скоростью. Зная количество нуклеотидных замен между сестринскими таксонами, можно приблизительно оценить время их дивергенции. Подсчитано, что в классе птиц около 2% отличий накапливается в митохондриальном гене цитохрома b за один миллион лет, время формирования полноценных видов оценивают приблизительно в 2.5

млн. лет, подвидовой статус присваивают формам, время дивергенции которых составляет около 10 000 лет (Weir, Schluter, 2008). Недавно была рассчитана скорость накопления мутаций в другом митохондриальном гене – ND2 (вторая субъединица NADH-дегидрогеназы) для гавайских цветочниц (*Drepanididae*) (Lerner et al., 2011). Она составила 0.029 замен на сайт за поколение. Эту величину также используют для расчёта времени дивергенции между таксонами у птиц (Drovetski et al., 2013). Оба метода не лишены недостатков. Один из наиболее очевидных состоит в том, что эволюция разных генов неравномерна: под влиянием отбора некоторые гены эволюционируют быстрее. Это, в частности, показано на паразитических ткачиках (*Anomalospiza*) и вдовушках (*Vidua*) (Sorenson, Payne, 2001).

Пространственная структура и асимметрия гибридных зон на примере сибирской и восточно-европейской теньковок. На основании собственных полевых исследований мы хотели ответить на некоторые вопросы, касающиеся структуры зон гибридизации у птиц. Наиболее полно была изучена зона симпатрии пеночек-теньковок – восточно-европейской (*abietinus*) и сибирской (*tristis*). Таксономический статус двух форм выглядит неопределенно. Их рассматривают либо как подвиды (Степанян, 2003), либо как самостоятельные виды (Helbig et al., 1996). Впервые на совместное обитание *tristis* и *abietinus* на Южном Урале указал ещё П.П. Сушкин (1897). Позже было установлено, что область их симпатрии простирается от Южного Урала до Архангельской области, причём повсеместно здесь встречаются как типичные представители обеих форм, так и экземпляры со смешанным пением и промежуточными морфологическими признаками. Это послужило основой для предположения о гибридизации сибирской и восточно-европейской теньковок (Марова, Леонович, 1993; Марова, 2007; Марова, Алексеев, 2008). Долгое время гибридизация не была доказана, поскольку смешанное пение в зоне симпатрии объясняли исключительно процессами взаимного копирования, а многообразие вариантов окраски – её «полиморфизмом» (Martens, Meincke, 1989; van den Berg, 2009; de Krijff et al., 2012).

География и методика сбора материала. Мы обследовали три области зоны симпатрии: крайний юго-восток (Южный Урал), центральную часть (Республика Коми) и крайний северо-запад (Архангельская область). Самцов отлавливали при помощи звуковых ловушек и осуществляли прижизненную обработку (промеры, описание окраски, взятие крови). Перед отловом пение самца записывали. В результате, отловленные самцы (n=187) были охарактеризованы по трём

группам признаков: морфологическим (окраска оперения – «морфотип», размеры), акустическим (вокальный диалект) и генетическим (по материнской линии – цитохром b мтДНК). По признакам яДНК методом полногеномного секвенирования были охарактеризованы 20 самцов из зоны симпатрии и 20 из зон аллопатрии двух форм.

Доказательства гибридизации. Наиболее очевидные доказательства гибридизации были получены методом полногеномного секвенирования: это наличие гетерозиготных сайтов и сочетание ядерных маркёров сибирской и восточно-европейской теньковок в генотипах особей из зоны симпатрии: не менее половины исследованных особей несут аллели как сибирской, так и восточно-европейской форм (Шипилина, 2014). Другое доказательство гибридизации следует из факта несовпадения генетических (митотип), морфологических и, в меньшей степени, акустических признаков, характеризующих особей (n=90) (Марова и др., 2009; Marova et al., 2013; Селиванова и др., 2014; Шипилина, 2014).

Морфологические аспекты гибридизации сибирской и восточно-европейской теньковок. В сочетании морфологических и генетических признаков мы обнаружили ярко выраженную асимметрию. Представители сибирского морфотипа по ядерной ДНК оказались либо генетически чистыми сибирскими теньковками или же гибридами, но не ранее, чем третьего поколения. Напротив, большинство представителей европейского морфотипа имели яДНК обеих форм, их соотношения были практически равны (38% сибирских и 43.2% европейских аллелей). Примечательно, что даже при таком существенном вкладе сибирских генов птицы сохраняют типичную окраску европейской теньковки! Таким образом, европейский тип окраски сохраняется в популяции, вопреки интенсивной интрогрессии генов сибирской формы. Это далеко не единственный пример устойчивости видоспецифичного фенотипа на фоне интрогрессии чужеродной ДНК (Фёдоров и др., 2009; Rohwer et al., 2001; Irvin et al., 2009).

Генетические аспекты гибридизации сибирской и восточно-европейской теньковок. Сопоставление данных митохондриальной и ядерной ДНК свидетельствует об асимметричном характере интрогрессии и гибридизации. Все особи, которые по признакам яДНК были определены как гибриды с преобладанием генов сибирской формы, имели также мтДНК сибирской теньковки. Это означает, что гибридные пары образуются за счёт самца гибрида и самки с сибирским вариантом мтДНК.

Пространственная структура зоны гибридизации сибирской и восточно-европейской теньковок. Мы выявили существенные различия в структуре юго-восточной (Южный Урал) и северо-западной (Архангельская область) частей зоны симпатрии по всем признакам. Уровень генетической интрогрессии в зоне симпатрии, подсчитанный как отношение числа особей, обладающих несоответствующими морфотипами и митотипами к общему числу проанализированных особей из популяции оказался существенно выше в северо-западной части зоны гибридизации, чем в юго-восточной. На Южном Урале он составил 34.7% (Южно-Уральский заповедник), 37.5% (Ильменский заповедник), а в Архангельской области – 57.7% (Пинежский заповедник) (Марова и др., 2009; Marova et al., 2013; Шипилина, 2014). В Архангельской области преобладает смешанное пение (63%), чистый европейский диалект не встречается, мало особей и с чистым сибирским диалектом. В Южно-Уральском заповеднике все три типа пения распределены более пропорционально. В Архангельской области преобладает сибирский генотип, что прослеживается в анализе как мтДНК (94.4%), так и яДНК (68.2%). В юго-восточной части зоны сибирский митотип также преобладает, но в яДНК доля сибирских маркёров меньше – они присутствуют у 59.4% популяции.

В юго-восточной части зоны симпатрии (Южно-Уральский заповедник) граница, разделяющая особей с различными морфотипами, вокальными диалектами и митотипами, определяется с высокой точностью и обусловлена экологическими факторами, интенсивная гибридизация происходит в узкой полосе, шириной около 20 км. В северных частях Республики Коми и в Архангельской области зона гибридизации значительно шире. Чёткой границы, подобной южно-уральской, мы здесь не нашли.

Акустические аспекты гибридизации. Более половины теньковок (58.6%) из зоны гибридизации исполняли песню, соответствующую своему морфотипу. Соответствие между акустическими и генетическими признаками выглядит гораздо более четким (рис. 1). На Южном Урале из 53 самцов с известными митотипами и диалектами лишь 3 (5.6%) исполняли несоответствующую песню. Ни один из 25 самцов, для которых было установлено совпадение морфотипа и митотипа, не исполнял песни чуждого диалекта. Эти данные свидетельствуют о том, что генетический компонент играет важную роль в формировании песни пеночки-теньковки. Отметим, что в зоне гибридизации испанской и европейской теньковок (*Ph. ibericus* – *Ph. collybita collybita*) в Пиренеях, большинство самцов со смешанным

пением оказались гибридами согласно результатам генетического AFLP анализа (Bensch et al., 2002).

Эксперименты по трансляции песни показали отчётливо выраженную реакцию самцов теньковок на неконспецифический диалект в зоне симпатрии (Marova et al., 2013); при этом результаты предъявления песни сибирской теньковки европейской форме в аллопатрических частях ареала свидетельствуют об отсутствии реакции (Martens, Meincke, 1989).

Сходные результаты получены нами в зоне вторичного контакта западной (*viridanus*) и восточной (*plumbeitarsus*) зелёных пеночек в Красноярском крае. Песни двух форм в аллопатрических частях ареала от-

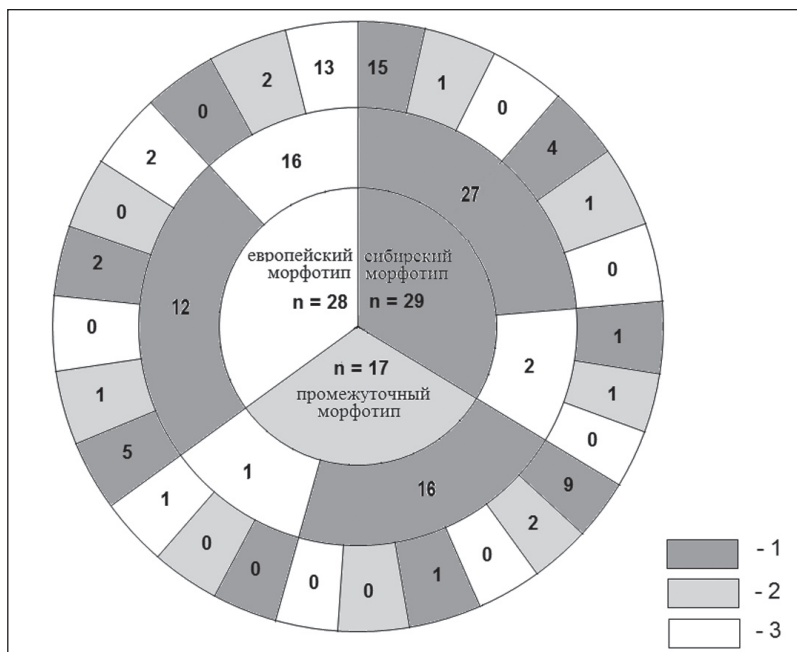


Рис. 1. Соотношение морфотипов, митотипов и вокальных диалектов в гибридной популяции теньковок из Южно-Уральского заповедника. В центре круга – морфотип, на периферии – диалект, между ними – митотип. 1- сибирские признаки; митотип «сибирский-1», 2 - смешанные признаки; митотип «сибирский -2», 3- европейские признаки. Цифрами показано количество самцов. (Из: Marova et al., 2013).

Fig. 1. Ratio of morphotypes, mitotypes and vocal dialects in Chiffchaff 's hybrid population in South Ural Reserve. At the center of the circle - morphotype, on the periphery – dialect, between them - mitotype. 1 - Siberian characters; mitotype «Siberia-1», 2 - mixed characters; mitotype «Siberian 2», 3 - European characters. Figures show the number of males. (from: Marova et al., 2013).

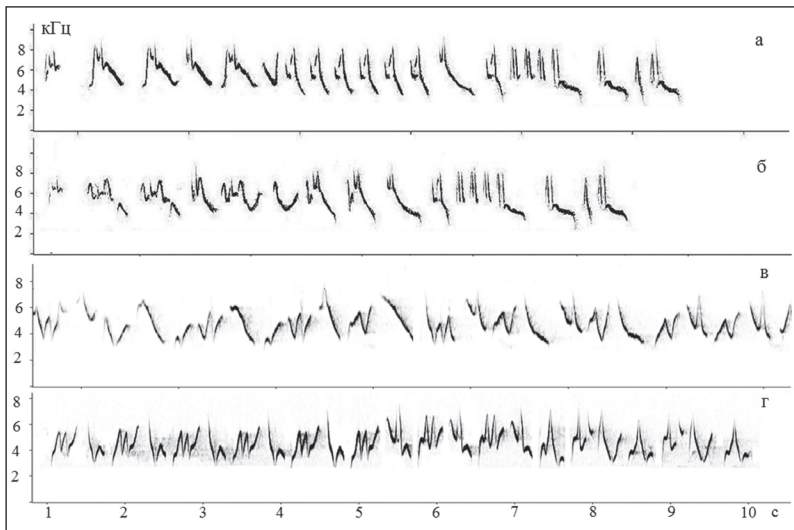


Рис. 2. Песни западной (*viridanus*) (а, б) и восточной (*plumbeitarsus*) (в, г) зелёных пеночек из аллопатрических популяций (Южный Урал, Дальний Восток –Чегдомын). (из: Ковылов и др., 2012; с изменениями).

Fig. 2. Songs of western (*viridanus*) (a, b), and eastern (*plumbeitarsus*) (c, d) Greenish warbler from allopatric populations (Southern Urals, Ilmensky Reserve and the Far East, Chegdomyn) (mainly from: Kovylov et al., 2012).

чётливо различаются как по частотно-временным характеристикам, так и по синтаксической организации (рис. 2). Пение *viridanus* характеризуется строгой очередностью следования структурных элементов, в песне *plumbeitarsus* порядок их исполнения меняется от случая к случаю. Анализ биоакустической (и морфологической) изменчивости свидетельствует об интерградации в зоне симпатрии (Ковылов и др., 2012): как частотно-временные, так и синтаксические особенности песни демонстрируют постепенный и плавный переход между двумя формами. У *viridanus* происходит нарушение жесткой синтаксической организации песни. Фразы песни, которые в аллопатрических популяциях строго следуют друг за другом, в зоне симпатрии произвольно перетасовываются. Кроме того, у большинства самцов *viridanus* происходит включение восточных нот в состав песни. Сближение пения проявляется и в том, что песни восточной формы становятся короче, а западной – длиннее. Таким образом, в зоне симпатрии хиатус по акустическим характеристикам не обнаружен (рис. 3). Эти данные подкрепляются результатами экспериментов с предъявлением песен. В аллопатрических частях ареала обе формы совершенно не реагируют на песню друг дру-

га, в то время как в Красноярском крае *viridanus* положительно реагировали на песню *plumbeitarsus* (Ковылов и др., 2012).

Аналогичная ситуация прослежена в зоне вторичного контакта и гибридизации восточного и южного соловьёв. Ареалы двух видов соприкасаются на севере и востоке Европы и в Предкавказье. При сравнении в масштабе всего ареала песни двух видов устойчиво различаются по многим параметрам (Марова и др., 2015), тем не менее, эти различия не препятствуют интенсивной гибридизации в зонах контакта (Becker, 2007; Kverek et al., 2008; Storchová et al., 2009). В смешанных популяциях как гибридизация, так и смешанное пение широко распространены, причём обнаружена четкая асимметричность межвидового копирования. Восточные соловьи заимствуют типы песен из репертуаров южных, но южные соловьи почти никогда не копируют пение восточных. Отмечают, что особи с заимствованными песней могут быть как гибридами, так и чистыми восточными соловьями (Vokurková et al., 2013).

Конвергенция песни в условиях совместного обитания описана также для каменки-плешанки (*Oe.pleschanka*) и испанской каменки (*Oe.hispanica*) (Грабовский, Панов, 1992), обыкновенной и белощапочной овсянок (Панов и др., 2003) и других видов.

Приведённые выше примеры свидетельствуют о том, что в зонах симпатрии происходит сближение признаков вокализации. Это означает, что в смешанных популяциях самцы обеих форм «узнают» песню

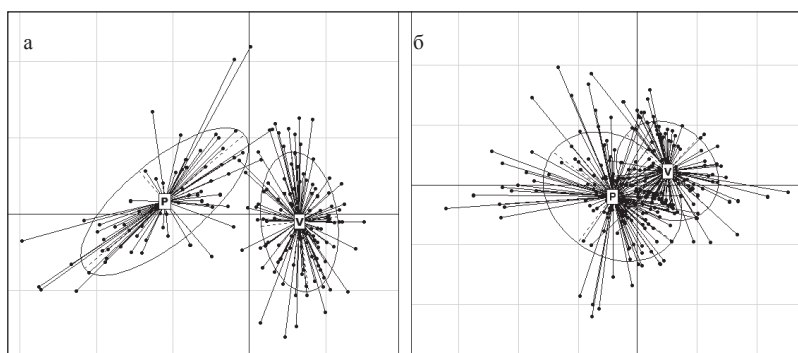


Рис. 3. Результаты анализа главных компонент для вокализации: а - аллопатрических; б - симпатрических популяций зеленых пеночек. Квадрат с буквенным обозначением – центрoид; v – *viridanus*, p – *plumbeitarsus*; овал – область попадания 75% точек (из: Ковылов и др., 2012).

Fig. 3. Results of principal component analysis for Greenish warbler vocalization : a – allopatric populations; б – sympatric populations. The square with the letter designation - centroid; v - *viridanus*, p - *plumbeitarsus*; oval - the region hit for 75% points (from: Kovylov et al., 2012).

друг друга и могут расценивать исполнителя неконспецифической песни как возможного соперника в конкуренции за самок и территорию.

Гибридизация и пути миграций гибридных особей. Большой интерес представляет вопрос о том, как соотносятся миграционные пути и зимовки гибридных особей и родительских форм. Об этом известно очень мало, поскольку для получения информации необходимы большие объёмы данных кольцевания и возвратов особей из зон гибридизации или же иные способы слежения за миграцией гибридных особей.

Восточно-европейская теньковка зимует в Передней Азии и в северо-восточной Африке (Степанян, 2003), а сибирская – в Индии и Пакистане (Inskipp et al., 1985). Большое количество теньковок с переходными морфологическими признаками, а также теньковок с морфотипами восточно-европейской формы, но с сибирскими митотипами, отмечают на осеннем пролёте и зимовках на юге Европы (Voano, Vossa, 1981; de Kniff et al., 2012 и мн. др.). Этот факт позволяет выдвинуть осторожное предположение о том, что гибридные особи, по крайней мере, из северо-западной части зоны гибридизации, летят зимовать в «промежуточную» область – в Южную Европу. По-видимому, «промежуточное» миграционное поведение проявляют и гибриды серой и чёрной ворон в Сибири (Блинов и др., 1993). В этой связи упомянем интересную работу, из которой следует, что гибриды первого поколения двух популяций славки-черноголовки (*Sylvia atricapilla*) с совершенно разными путями осенней миграции и локализацией зимовок показывают промежуточное между родительскими формами направление миграционной активности (Helbig, 1991).

Происходит ли «отбор против гибридов» и совершенствование «изолирующих механизмов» в гибридных популяциях? Этой проблеме посвящено множество публикаций. Имеющиеся данные противоречивы, но в подавляющем большинстве свидетельствуют о том, что гипотеза «смещения признаков» – усугубление различий и совершенствование «изолирующих механизмов» в зонах вторичного контакта близких форм, не находит убедительного подтверждения (Крюков, Блинов, 1989; Блинов, Крюков, 1992; Панов, 1993; Панов и др., 2003; Rohwer et al., 2001 и др.). Наши результаты, в частности о сближении вокальных характеристик в зонах вторичного контакта сибирской и восточно-европейской теньковок, восточной и западной зелёной пеночек и отчётливо выраженная реакция самцов на пение неконспецификов в зонах симпатрии (но не в зонах аллопатрии), также противоречат этой гипотезе.

Гибридизация и видообразование. Многие данные, полученные в последние десятилетия, свидетельствуют о том, что гибридизация служит важным эволюционным фактором и одним из возможных путей видообразования (Панов, 1989, 1993, 2001; Arnold et al., 1999; Irvin, Price, 1999; Rheindt and Edwards, 2011). Среди гибридов, унаследовавших от родителей наборы генов обеих родительских форм и обладающих повышенным генетическим разнообразием, могут возникнуть новые комбинации генов, дающие их носителям преимущества и возможность приспособиться к новым условиям среды на определённой территории. В дальнейшем особи, обладающие новыми признаками, могут обособиться в самостоятельный таксон (Панов, 2001; Grant, Grant, 1992). Наиболее перспективны с этой точки зрения узкие гибридные зоны с большой концентрацией гибридов между сестринскими видами (Rheindt and Edwards, 2011).

Можно ли говорить о «гибридогенных» таксонах или даже видах? В настоящее время на этот вопрос дают однозначный положительный ответ. Известно много примеров таксонов гибридогенного происхождения; их перечень приведён в известном обзоре В. Майзе (Meise, 1975). В тех случаях, когда гибридные популяции обладают стабильными фенотипическими признаками, им нередко придают название и таксономический статус. Например, в комплексе зелёных пеночек подвид *ludlowi*, населяющий Тибет, как и предполагалось ранее (Ticehurst, 1938), является результатом древней гибридизации двух контактирующих подвидов – *viridanus* и *trochiloides* (Irwin et al., 2001). В качестве примера вида, чье гибридное происхождение предполагалось давно и ныне убедительно доказано с помощью молекулярно-генетических методов, можно привести итальянского воробья *Passer italiae* (Hermansen et al., 2011).

Заключение

Итак, молекулярно-генетические методы открыли совершенно новые возможности для исследования процессов гибридизации в природных популяциях и значительно расширили поле сравнительного анализа. Вместе с морфологическими и поведенческими (в том числе биоакустическими) признаками, взятыми в совокупности, генетическая идентификация особей позволяет выносить обоснованные суждения о наличии гибридизации, ее характере, масштабах и последствиях. При этом наиболее перспективная программа дальнейшего исследования гибридных зон состоит в том, чтобы с применением современных методов «...включить в скурпулёзный и планомерный анализ как можно более широкий спектр природных ситуаций, общим

признаком которых была бы гибридизация между хорошо диагностируемыми формами. Лишь на этом пути, свободном от терминологической предвзятости, реально продвинуться вперёд в познании общих закономерностей и эволюционных последствий отдалённой гибридизации» (Панов, 1989, с. 27).

К этому можно добавить, что на современном этапе главная задача изучения гибридных зон находится, как мы полагаем, в сфере изучения их динамических аспектов. Очевидно, что гибридные зоны не есть нечто неизменное, сотворенное природой раз и навсегда. В известной мере их можно рассматривать как живой организм, и, как всякий живой организм, они подвержены динамике – изменениям в пространстве и во времени. Другую интересную особенность многих гибридных зон составляет их асимметричность. Асимметричность служит фундаментальной характеристикой поведенческих взаимоотношений любых близкородственных видов (Иваницкий, 1986). Долгосрочные исследования свидетельствуют о том, что асимметрия присутствует и во взаимоотношениях особей в гибридных зонах, где проявляется в процессах гибридизации (поведенческая асимметрия, асимметрия интрогрессии).

В этой связи мы полагаем, что наиболее перспективным направлением в изучении гибридных зон должны быть долгосрочные проекты, результаты которых могут существенно отличаться от краткосрочных исследований. Очень интересные результаты могут быть получены путём изучения одних и тех же гибридных зон с многолетними интервалами. Такой долгосрочный мониторинг гибридных зон может дать существенно иные и значительно более содержательные результаты, чем краткосрочные обследования. В отечественной орнитологической школе примерами таких долговременных проектов служат работы в гибридных зонах обыкновенной и белошапочной овсянок на Алтае (Панов и др., 2003; Рубцов, 2007), серой и чёрной ворон в Сибири (Крюков, 1990), каменки-плешанки и испанской каменки на Мангышлаке (Панов 1986), большой и восточной синиц на Дальнем Востоке (Фёдоров и др., 2009).

В заключение мы хотели бы коснуться ещё одного аспекта изучения гибридных зон. В последние годы среди отечественных орнитологов чётко обозначилась отрадная тенденция к работе прижизненными методами. Для её укрепления приведём ещё раз мнение Е.Н. Панова (2009) о методах изучения гибридизации: «...Каждая гибридная зона уникальна... Обычной в гибридных зонах следует считать ситуацию, когда доля одного из генотипов мала и даже небольшое изъятие его из природы может,

учитывая закон Харди-Вайнберга, непоправимо сдвинуть равновесие в популяции... Это один из ярких примеров того, когда brutальные методы работы совершенно недопустимы и даже преступны»...

Мы глубоко признательны большому числу коллег за помощь в организации и проведении полевых исследований, прежде всего В.Н. Алексееву, С.Ю. Рыковой, В.Д. Захарову, В.К. Рябицеву, О.В. Бурскому, Н.П. Селивановой, нашим украинским коллегам А. Рогуле, А. Бокатею, И.М. Горбаню. Мы благодарны Н. Бакстрёму (Университет Упсалы) и В.В. Фёдорову за неоценимую помощь в проведении молекулярно-генетической части работы, а также В.В. Иваницкому, А.А. Банниковой, Г.А. Базыкину, Я.А. Редькину и А.С. Рубцову, за бесчисленные консультации.

Наши исследования были поддержаны грантами Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ), проекты №07-04-01363, №08-04-10088, №10-0400483, № 14-04-01259, программой «Университеты России» и Королевским физиографическим обществом Швеции.

Литература

- Берг** Л. С. 1947. Климат и жизнь. М. Географгиз. 352 с.
- Блинов В.Н., Крюков А.П.** 1992. Эволюционная стабильность гибридных зон: ассортативность вместо элиминации гибридов серой и черной ворон// Докл. АН, 325 (5):1085-1087. **Блинов В.Н., Блинова Т.К., Крюков А.П.** 1993. Взаимодействие серой и чёрной ворон (*Corvus cornix* L., *C.corone* L.) в зоне симпатрии и гибридизации: структура зоны и возможные факторы изоляции// Сб. трудов зоол. музея МГУ. Гибридизация и проблема вида у позвоночных. М. МГУ, 30: 97–117.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н.** 2013. Гибридизация, видообразование и систематика животных//Труды Зоол. ин-та РАН. Прилож. 2: 83–139.
- Грабовский В.И., Панов Е.Н.** 1992. Конвергенция песен каменки плешанки *Oenanthe pleschanka* и испанской каменки *Oenanthe hispanica* в зонах вторичного контакта//Зоол. журн., 71(4): 75-84.
- Иваницкий В.В.**, 1986. Социальная организация смешанных популяций близких видов животных//Итоги науки и техники. Зоол. позвоночных, т.14.М. ВИНТИ: 127-189. **Иваницкий В.В., Марова И.М., Антипов В.А.**, 2013. Принципы построения и особенности дифференциации песни в московской популяции восточного соловья (*Luscinia luscinia*, *Turdidae*)//Зоол. журн., 92(2): 206-220.
- Ковылов Н. С., Марова И. М., Иваницкий В. В.** 2012. Изменчивость песни и окраски оперения западной (*Phylloscopus trochiloides viridanus*) и восточной (*Ph.t.plumbeitarsus*) форм зеленой пеночки на пространстве их ареалов и в зоне симпатрии: верна ли гипотеза кольцевого видообразования?// Зоол. журн., 91(6): 702–713.

Крюков А.П. 1990. Гибридные зоны животных: классификация и методы изучения//В кн.: А.П. Крюков, Г.Н. Челомина и М.В. Павленко (ред.). Совр. подходы к изуч. изменч-ти. Влад-к. Дальневост. отд. АН СССР: 25–31.

Крюков А.П., Блинов В.Н. 1989. Взаимодействие серой и черной ворон (*Corvus cornix* L., *C. corone* L.) в зоне симпатрии и гибридизации: есть ли отбор против гибридов?//Журн. общ. биол., 50 (1): 128–135.

Майр, Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М. Мир. 597 с.

Марова И.М. 2002. Пространственные, экологические и репродуктивные отношения между зелеными и коричневыми формами теньковок в зонах вторичного контакта на Кавказе//Тр. Тебердинского биосферного зап-ка, вып. 31: 139–142.

Марова, И. М. 2007. Распределение вокальных диалектов и возможная гибридизация сибирской *Phylloscopus (collybita) tristis* и восточно-европейской теньковок *Ph. s. abietinus* в зоне вторичного контакта//Мат-лы конф. «Современные проблемы биологической эволюции», М.: 115–117.

Марова, И. М., Алексеев В. Н. 2008. Структура населения и распределение вокальных диалектов пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita*) на Южном Урале//Тр. Южно-Уральского гос. природн. зап-ка, вып. 1. Уфа: 306–318.

Марова И. М., Леонович В. В. 1993. О гибридизации сибирской (*Phylloscopus collybita tristis*) и восточно-европейской (*Ph. s. abietinus*) теньковок в зоне их симпатрии//Сб. трудов зоол. музея МГУ. Гибридизация и проблема вида у позвоночных. М. МГУ, 30: 147–163.

Марова И.М., Фёдоров В.В., Шипилина Д.А., Алексеев В. Н. 2009. Генетическая и вокальная дифференциация в гибридных зонах певчих птиц: сибирская и европейская теньковки (*Phylloscopus [collybita] tristis* – *Ph. [c.] abietinus*) на Южном Урале// Докл. АН, 427 (6): 848–850.

Марова И.М., Ковылов Н.С., Алексеев В.Н. 2010. Новые данные о географическом и биотопическом распределении западной (*Phylloscopus trochiloides viridanus*) и восточной (*Ph. tr. plumbeitarsus*) зеленой пеночек//Орнитология в Северной Евразии. Мат-лы XIII Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. Оренбург. Оренбургский гос. пед. Ун-т: 207–208.

Марова И.М., Ивлиева А.Л., Вепринцева О.Д., Иваницкий В.В. 2015. Сравнительный анализ дифференциации песни восточного (*Luscinia luscinia*) и южного (*L. megarhynchos*) соловьев на пространстве их ареалов//Зоол. журн., 94 (в печати)

Матюшкин Е. Н. 1976. Европейско-восточноазиатский разрыв ареалов наземных позвоночных//Зоол. журн., 55 (9): 1277–1291.

Назаренко А.А., Вальчук О.П., Маргенс Й. 1999. Вторичный контакт и перекрытие популяций большой *Parus major* и восточноазиатской *P. minor* синиц на Среднем Амуре//Зоол. журн., 78 (3): 372 – 381.

Панов Е.Н. 1986. Новые данные по гибридизации плешанки (*Oenanthe pleschanka* и испанской каменки *O. hispanica*)//Зоол. журн., 65 (11):1675–1683.

Панов Е.Н. 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М. Наука. 512 с.

Панов Е.Н. 1993. Граница вида и гибридизация у птиц//Сб. трудов зоол. музея МГУ. Т. XXX под ред. О.Л.Россолимо. Гибридизация и проблема вида у позвоночных. М. МГУ: 53–96.

Панов Е.Н. 2001. Межвидовая

гибридизация у птиц: эволюция в действии//Природа, 6: 51–59. **Панов** Е.Н. 2009. «Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных». – <http://panov-ethology.ru/publications/metod.doc>

Панов Е.Н., **Крюков** А.П., 1973. Дивергенция, изолирующие механизмы и гибридизация в группе сорокопутов-жуланов (*Lanius, Aves*)//Зоол. журн., 52(11): 1683-1697. **Панов** Е.Н., **Рубцов** А.С., **Монзиков** Д.Г. 2003. Взаимоотношения двух видов овсянок (*Emberiza citrinella, E. leucocephalos*), гибридизирующих в зонах перекрытия их ареалов//Зоол. журн., 82(4): 470-484.

Реймерс Н.Ф. 1966. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. М. Наука. 420 с.

Рубцов А. С. 2007. Изменчивость песни обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*E. leucocephala*) овсянок как показатель структуры популяций и эволюционной истории видов//Зоол. журн., 86 (7): 863–876.

Рубцов А. С., **Опаев** А. С. 2012. Реконструкция филогении обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*E. leucocephala*) овсянок по песне и морфологическим признакам//Зоол. журн., 91 (5): 577–591.

Селиванова Н.П., **Шипилина** Д.А., **Естафьев** А.А., **Марова** И.М. 2014. Внутривидовая изменчивость пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita, Sylviidae, Aves*) в зоне симпатрии сибирской и восточно-европейской форм на территории республики Коми (по морфологическим, акустическим и генетическим данным)//Бюлл. Моск. общ-ва исп. природы. Отд. биол., 119 (1): 3–16.

Степанян Л. С. 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий. М. ИКЦ «Академкнига». 808 с.

Сушкин П. П. 1897. Птицы Уфимской губернии//Мат-лы к познанию фауны и флоры Российской Империи. Отд. зоол. СПб, т. 4. 331 с.

Фёдоров В.В., **Сурин** В.Л., **Вальчук** О.П., **Капитанова** Л.В., **Керимов** А.Б., **Формозов** Н.А. 2009. Сохранение морфологической специфики и генетическая интрогрессия в популяциях большой (*Parus major*) и восточной (*P. minor*) синиц в Среднем Приамурье//Генетика, 45 (7): 881-892.

Шипилина Д.А., **Марова** И.М. 2013. Местообитания, структура популяции и индивидуальная изменчивость песни кавказской пеночки (*Phylloscopus lorenzii*) на Северном Кавказе//Орнитология, 38: 54–63.

Шипилина Д.А. 2014. Взаимоотношения восточно-европейской и сибирской теньковок (*Phylloscopus collybita abietinus, Ph.(c.) tristis*) в зоне симпатрии: морфологические, биоакустические и генетические аспекты. Автореф. дисс. на соискание степени канд. биол. наук. М. 2014. На правах рукописи.

Akesson M., **Hansson** B., **Hasselquist** D., **Bensch** S. 2007. Linkage mapping of AFLP markers in a wild population of great reed warblers: importance of heterozygosity and number of genotyped individuals//Molecular Ecology, 16 (11): 2189–2202.

Aliabadian M., **Roselaar** C.S., **Nijman** V., **Sluys** R., **Vences** M. 2005. Identifying contact zone hotspots of passerine birds in the Palaearctic region//Biology Letters, 1(1): 21–23.

Arnold M. L., Bulger M. R., Burke J. M., Hempel A. L., Williams J. H. 1999. Natural hybridization: How low can you go (and still be important)?//*Ecology*, 80: 371–381.

Backström N., Karaiskou N., Leder E. H., Gustafsson L., Primmer C. R., Qvarnström A., Ellegren H. 2008. A gene-based genetic linkage map of the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*) reveals extensive synteny and gene-order conservation during 100 million years of avian evolution//*Genetics*, 179 (3): 1479–1495.

Barton N.H., Hewitt G. M. 1985. Analysis of hybrid zones//*Annual review of Ecology and Systematics*: 113–148.

Becker J., 2007. Nachtigallen *Luscinia megarhynchos*, Sprosser *L. luscinia* und ihre Hybriden im Raum Frankfurt (Oder) – weitere Ergebnisse einer langjährigen Beringungsstudie//*Vogelwarte*, 45: 15–26.

Bensch S., Helbig A. J., Salomon M., Seibold I. 2002. Amplified fragment length polymorphism analysis identifies hybrids between two subspecies of warblers//*Molecular Ecology*, 11(3): 473–481.

Boano G., Bocca M. 1981. Nuove segnalazioni di Lui siberiano (*Phylloscopus collybita tristis*) in Italia//*Riv. ital. Orn.*, 51: 162–166.

Borge T., Webster M. T., Andersson G., Satre G. P. 2005. Contrasting patterns of polymorphism and divergence on the Z-chromosome and autosomes in two *Ficedula flycatcher* species//*Genetics*, 171: 1861–1873.

Bronson C., Grubb T., Sattler G., Braun M. 2003. Mate preference: a possible causal mechanism for a moving hybrid zone//*Animal Behaviour*, 65(3): 489–500.

Carling M. D., Brumfield R. T. 2008. Haldane's rule in an avian system: using cline theory and divergence population genetics to test for differential introgression of mitochondrial, autosomal, and sex-linked loci across the *Passerina bunting* hybrid zone//*Evolution*, 62: 2600–2615. **Carling M. D., Lovette I. J., Brumfield R. T.** 2010. Historical divergence and gene flow: coalescent analyses of mitochondrial, autosomal and sex-linked loci in *Passerina buntings*//*Evolution*, 64: P. 1762–1772.

Case T. J., Taper M. L. 2000. Interspecific competition, environmental gradients, gene flow, and the coevolution of species borders//*American Naturalist*, 155: 583–605.

Catchpole C.K., Slater P.J.B. 2008. Bird song: biological themes and variations (2nd edition). Cambridge. Cambridge University Press. 335 p.

de Knijff P., van der Spek V., Fisher J. 2012. Genetic identity of grey chiffchaffs trapped in the Netherlands in autumns of 2009 – 2011//*Dutch Birding*, 34: 386–392.

Drovetski S. V., Semenov G., Drovetskaya S. S., Fadeev I. V., Red'kin Y. A., Voelker G. 2013. Geographic mode of speciation in a mountain specialist Avian family endemic to the Palearctic//*Ecology and Evolution*, 3 (6): 1518–1528.

Eklom R. 2011. Applications of next generation sequencing in molecular ecology of non-model organisms//*Heredity*, 107 (1): 1–15.

Emlen S., Rising J. D., Thompson W. L. 1975. A behavioral and morphological study of sympatry in the Indigo and Lazuli Buntings of the great plains//The Wilson bulletin, 87 (2): 145–302.

Eriksson D. 1991. The significance of song for species recognition and mate choice in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*//Acta Universitatis Upsaliensis, 311: 23.

Ford J. 1987. Hybrid zones in Australian birds//Emu, 87: 158–178.

Gilad Y., Pritchard J. K., Thornton K. 2009. Characterizing natural variation using next-generation sequencing technologies//Trends in Genetics, 25 (10): 463–471.

Gill F.B. 2004. Blue-winged Warblers (*Vermivora pinus*) versus Golden-winged Warblers (*V. chrysoptera*)//The Auk 121 (4): 1014–1018.

Goodfellow D.J., Slater P.J. B. 1990. Can chaffinches change songs from year to year?//Bioacoustics, 2 (3): 249–251.

Grant P. R., Grant B. R. 1992. Hybridisation of bird species//Science, 256:193-197.

Haffer J. 1986. Superspecies and species limits in vertebrates//Zeitschrift Zool. Syst. and Evolutionsforschung, 24: 169-190.

Hansson M. C., Bensch S., Brannstrom O. 2000. Range expansion and the possibility of an emerging contact zone between two subspecies of Chiffchaff *Phylloscopus collybita* ssp//Journal of Avian Biology, 31 (4): 548–558.

Helbig, A. J. 1991. Inheritance of migratory direction in a bird species: a cross –breeding experiment with SE- and SW migrating blackcaps *Sylvia atricapilla*//Behav. Ecology and Sociobiology, 28: 9-12. **Helbig A. J., Martens J., Seibold I., Henning F., Schottler B., Wink M.** 1996. Phylogeny and species limits in the Palearctic chiffchaff *Phylloscopus collybita* complex: mitochondrial genetic differentiation and bioacoustic evidence//Ibis, 138: 650–666. **Helbig A. J., Salomon M., Bensch S., Seibold I.** 2001. Male-biased gene flow across an avian hybrid zone: evidence from mitochondrial and microsatellite DNA//Journal of Evolutionary Biology, 14: 277–287.

Hermansen J.S., Sæther S.A., Elgvin T.O. 2011. Hybrid speciation in sparrows: phenotypic intermediacy, genetic admixture and barriers to gene flow//Molecular Ecology 20: 3812-3822.

Inskipp C., Inskipp T., Byers C. 1985. A guide to the birds of Nepal//Croom Helm. 405 p.

Irwin D. E., Bensch S., Price T. D. 2001. Speciation in a ring//Nature, 409: 333–337. **Irwin D.E., Rubtsov A.S., Panov E.N.** 2009. Mitochondrial introgression and replacement between yellowhammers (*Emberiza citrinella*) and pine buntings (*Emberiza leucocephalos*) (Aves: Passeriformes)//Biological Journal of the Linnean Society, 98 (2): 422–438.

Kverek P., Storchova R., Reif J., Nachman M.W. 2008. Vyskyt krizence slavika obecneho (*Luscinia megarhynchos*) a slavika tmaveho (*Luscinia luscinia*) na uzemi Ceske republiky potvrzen genetickou analyzou//Sylvia, 44: 17–26.

Lerner H.R.L., Meyer M., James H.F., Hofreiter M., Fleischer R.C. 2011. Multilocus resolution of phylogeny and timescale in the extant adaptive radiation of Hawaiian honeycreepers//Current Biology, 21: 1838–1844.

Mardis E. R. 2008. The impact of next-generation sequencing technology on genetics//Trends in Genetics, 24 (3): 133–141.

Marova I. M., Shipilina D. A., Fedorov V. V., Ivanitskii V. V. 2013. Siberian and Eastern European Chiffchaffs: geographical distribution, morphological features, vocalization, phenomenon of mixed singing and evidences of hybridization in sympatry zone//In: Rodríguez N., García J., Copete J. L. (Coord.). El Mosquitero ibérico. Grupo Ibérico de Anillamiento. León: 119–139.

Martens J., Meincke C. 1989. Der sibirische Zilpzalp (*Phylloscopus collybita tristis*): Gesang und Reaction einer mitteleuropischen population im Freilandversuch//J. Ornithol., 130 (4): 455–473.

Mayr E., Short L. L. 1970. Species taxa of North American birds. A contribution to comparative systematics. Cambridge, Nuttall Ornithol. Club: 1-127.

Meise W. 1975. Natürliche Bastardpopulationen und Speziationprobleme bei Vögeln//Abh. und Verh. Naturwiss. Verein Hamburg, 18/19: 187-254.

Price T. 2008. Speciation in birds. Roberts and Co. 480 p.

Qvarnström A., Haavie J., Saether S. A., Eriksson D., Part T. A. 2006. Song similarity predicts hybridization in flycatchers//Journal of Evolutionary Biology, 19: 1202–1209.

Reinig W.F. 1937. Die Holarktis, Jena. 124 p.

Rheindt F.E., Edwards S.V. 2011. Genetic Introgression: an integral but neglected component of speciation in birds//Auk, 128 (4): 620-632.

Rohwer S., Bermingham E., Wood C. 2001. Plumage and mitochondrial DNA haplotype variation across a moving hybrid zone//Evolution, 55(2): 405-422.

Salomon M., Hemin Y. 1992. Song variation in the chiffchaffs (*Phylloscopus collybita*) of the western Pyrenees – the contact zone between the collybita and the brehmii forms//Ethology, 92: 265–272.

Shendure J., Ji H. 2008. Next-generation DNA sequencing//Nat. Biotech., 26 (10): 1135–1145.

Short L. 1969. Taxonomic aspects of avian hybridization//Auk, 86: 84-105.

Schönfeld M. 1984. Der Fitislaubsänger//Neue Brehm-Büch., Witt- Luth. 184 S.

Slater P. J. B., Ince S. A. 1982. Song development in chffinches: what is learnt and when?//Ibis, 124: 21–26.

Sorenson M. D., Payne R. B. 2001. A single, ancient origin of obligate brood parasitism in African finches: implications for host-parasite coevolution//Evolution, 55: 2550–2567.

Storchová R., Reif J., Nachman M. W., 2009. Female heterohamety and speciation: reduced introgression of the Z-chromosome between two species of nightingales//Evolution, 64 (2): 456–471.

Tautz D., Ellegren H., Weigel D. 2010. Next generation molecular ecology//Molec. Ecology, 19 (1): 1–3.

Tegelström H., Gelter H. P. 1990. Haldane's rule and sex biased gene flow between two hybridizing flycatcher species (*Ficedula albicollis* and *F. hypoleuca*, Aves: Muscicapidae)//*Evolution*, 44: 2012–2021.

Thielke, G. 1986. Constant proportions of mixed singers in tree creeper populations (*Certhia familiaris*)//*Ethology*, 72: 154–164.

Ticehurst C. B. 1938. A systematic review of the Genus *Phylloscopus*. London: Oxford University Press. 192 p.

Turelli M., Orr H. A. 1995. The dominance theory of Haldane's rule//*Genetics*, 140: 389–402.

Vallender R., Robertson R. J., Friesen V. L., Lovette I. J. 2007. Complex hybridization dynamics between Golden-winged and Blue-winged warblers (*Vermivora chrysoptera* and *Vermivora pinus*) revealed by AFLP, microsatellite, intron and mtDNA markers//*Molecular Ecology*, 16: 2017–2029.

van den Berg A. 2009. Calls, identification and taxonomy of Siberian Chiffchaff: an analysis//*Dutch Birding*, 31: 79–85.

Vokurková J., Petrusková T., Reifová R., Kozman A., Morkovský L., Kipper S., Weiss M., Reif J., Dolata P.T., Petrušek A. 2013. The Causes and Evolutionary Consequences of Mixed Singing in Two Hybridizing Songbird Species (*Luscinia spp.*)//*PLoS One*, 8 (4): 60 – 172.

Weir J. T., Schluter D. 2008. Calibrating the avian molecular clock//*Molecular Ecology*, 17 (10): 2321–2328.

Summary

I.M. Marova, D.A. Shipilina. **Hybrid zones in birds: morphological, bioacoustics and genetic aspects**

Zones of secondary contact and hybridization in birds attract attention for many decades (Mayr, 1968; Panov, 1989; Rheind, Edwards, 2011). The study of hybrid zones allows to see the «evolution in action» (Panov, 2001) and provides unique opportunities for understanding the processes of populations differentiation and speciation. A variety of hybrid zones in birds is difficult to reduce to a single scheme (Panov, 1989). Different classifications are proposed based on the extent of divergence between taxa, length and width of the zone of hybridization and the fraction of phenotypic or genetic hybrids (Kryukov, 1990; Short, 1969; Price, 2008). In the present paper, we briefly discuss the main problems associated with hybridization in birds. We concentrate mainly on the field investigations conducted over the past two decades using molecular genetics methods.

We examine the following problems based on our own studies and the results obtained by other researchers. Are there barriers to gene flow and selection against hybrids? Are mixed singers males hybrids or they may have acquired their song by coping a heterospecific tutor? We also discuss the phenomenon of stability of species-specific phenotype in the face of introgression of alien mtDNA and migration routes of the hybrids and parental forms. As examples we discuss hybridisation zone of leaf warblers (*Phylloscopus collybita*, *Ph.trochiloides*), nightingales (*Luscinia megarhynchos* – *L. luscinia*), hermit and townsend's warblers (*Dendroica occidentalis* – *Dendroica townsendi*) and some others.

Вокальная коммуникация птиц: новые проблемы, загадки, поиски решений

И.Р. Бёме, М.Я. Горецкая

Россия, Москва, МГУ им. М.В. Ломоносова

e-mail: irbeme@mail.ru, Mariagoretskaia1@mail.ru

Обсуждаются проблемы вокальной коммуникации птиц. Особый интерес представляют проблемы изучения функций песни и причины ее разнообразия. Обсуждаются причины изменчивости репертуаров песен птиц и функция репертуара. Для самки песня является относительно «честным» индикатором качества предполагаемого партнера, отбор самцов самками производится по качеству песни. Песня является отражением физиологического (гормональный уровень) и психологического (уровень стресса) состояния самца. Инъекция нереплицирующегося антигена самцам русской канарейки вызывает изменение соотношения исполняемых фраз, их частотно-временных характеристик и уровня кортикостерона. Обсуждаются причины изменчивости репертуаров песен и функции репертуара на основании собственных и литературных данных. Однако песня не является только прерогативой самцов: есть виды, у которых самки тоже способны исполнять песню. Видимо, пение самок независимо проявляется в различных семействах воробьеобразных птиц, как кричащих, так и певчих.

Традиционно вокализацию воробьиных (отряд Passeriformes) подразделяют на **позывы** – короткие, простые звуки, издаваемые в самых разнообразных ситуациях в течение всего года; и **песню**, которая имеет большую длительность, сложную структуру и связана в основном с репродуктивным периодом в жизни птиц. Песня выполняет разные, иногда противоречивые функции (Ильичев, 1972). Одна из наиболее важных и очевидных – это обеспечение встречи половых партнеров, привлечение самки и, возможно, консолидация пары (Мальчевский, 1965; Гинсберген, 1993; Catchpole, Slater; 2008 и др.). У многих видов самцы продолжают петь после образования пары, в связи с этим предполагают, что песни могут быть адресованы соседям по поселению, и связаны с демонстрацией занятости территории (Thorpe, 1961) и поддержанием структуры поселения (Catchpole, Slater, 2008). Считается, что видоспецифическая структура песни необходима для обеспечения репродуктивной изоляции близких видов птиц (Майр, 1968; Вепринцев и др., 1990; Марова, Леонович, 1997; Salomon, 1989 и др.). Огромное значение придается влиянию песен на птенцов многих видов птиц. Широко известно, что для формирования видоспецифической песни птенцам многих видов птиц необходимо в чувствительный период слышать пение конспецифических самцов (Беме, 1983;

Thorpe, 1961; Payne, 1981; Marler, Peters, 1982; Baptista, Morton, 1988; Catchpole, Slater, 2008 и др.).

Исследованиями С.Н. Хаютина с соавторами (Хаютин и др., 1978; Хаютин, Дмитриева, 1982, 1991) показано, что видовой песне принадлежит важная роль в организации поведения птенцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*). Песня модулирует уровень физической, акустической и эмоциональной активности птенцов, в т.ч. уменьшая эффект последствия тревожных сигналов. Мультифункциональность песни и пения, видимо, приводит к усложнению структуры песен и повышению индивидуальной изменчивости ее компонентов (Ильичев, 1972).

Информационная роль песни состоит в том, что она сигнализирует получателям о мотивационном состоянии, статусе, индивидуальности, популяционной и видовой принадлежности поющей особи (Konishi, 1970). Индивидуальное и популяционное распознавание особей по голосу играет большую роль в различных социальных взаимодействиях, связанных с территориальным и брачным поведением птиц. Оно может влиять на выбор брачного партнера, осуществляемый самками (Baker, 1983; Searcy et al., 1997, 2002), а также на уровень агрессии, проявляемой самцами при территориальных конфликтах (Baker et al., 1981; Stoddard, 1996). Основой для индивидуального и популяционного вокального распознавания особей является индивидуальная и географическая изменчивость песни.

Песня как показатель физиологического состояния. Недавно показано, что стрессовые воздействия могут оказывать существенное влияние на становление песни (Buchanan et al., 2003) – так, у зебровых амадин и канареек они приводят не только к упрощению песен у взрослых птиц, но и к уменьшению размеров высшего вокального центра (HVC) (Buchanan et al., 2004; Spencer et al., 2005). Однако до настоящего времени не было показано изменений в частотно-временных характеристиках песни в ответ на стрессирующие воздействия. Отдельные структуры песни птиц содержат важные сведения о физическом состоянии исполнителя. Фонетическая сложность отдельных слогов песни, а также быстрый темп исполнения отдельных фраз могут нести более важную информацию о «качестве» самца, чем объем его песенного репертуара.

Предполагают, что отдельные фрагменты песни или специальные песни могут выполнять только одну из функций, например, привлечение самки или взаимодействие с самцами (Catchpole, Slater, 2008). Было показано, что все самки домашних канареек предпочитают определенные

фразы (фраза А) в песне самцов (Vallet, Kreutzer, 1995). Фраза А имеет бифональную структуру, исполняемую двумя половинками сирикса и исполняется в высоком темпе (не менее 16 слогов/с). Для изучения значимости целостности изучаемой фразы были проведены эксперименты по изменению ее внутренней структуры. Эксперименты показали, что изменение исходной бифональной структуры сигнала вызывает резкое снижение его значимости для самки и вызывает достоверное уменьшение количества поз приглашения к копуляции. Искусственные изменения темпа исполнения бифональных слогов в фразе А позволили показать, что он играет решающую роль для вызова сексуальной реакции у самок. Самки канареек достоверно предпочитали высокий темп исполнения бифональных слогов (Vallet et al., 1998). Самки певчих птиц используют для оценки качества самцов две основные характеристики: фонетическую и временную сложность исполняемой песни.

Благодаря исследованиям механики вокализации было установлено, что быстрый темп исполнения бифональных фраз является показателем трудноосуществимого типа дыхательных движений (Suthers, 2004). Предпочтение этих фраз является врожденным признаком, т.к. даже при выращивании в условиях акустической изоляции самки положительно реагируют на их проигрывание. Подобные фразы, имеющие аналогичную структуру и функцию, были найдены и у разных пород канареек, а также у воловьих птиц и других видов воробьиных (Searcy, Brenowitz, 1988; Dabelsteen, Pedersen, 1993). Если такой тип вокализации является трудным для исполнения, то он может быть использован как критерий оценки качества особи, издающей его (Vallet et al., 1998).

В песнях канарейки нами были выделены три основных категории фраз: свисты, быстрые трели и бифонические трели (рис. 1). Иммунный ответ по-разному влияет на исполнение всех категорий фраз. В экспериментальной группе достоверно уменьшается длительность

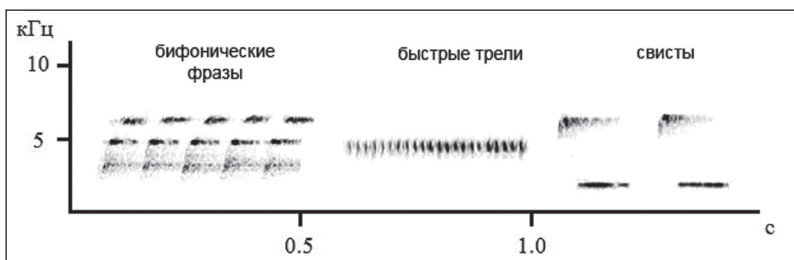


Рис. 1. Типы фраз русской канарейки.

Fig. 1. Phrase types in Russian Canary songs.

ность бифонических фраз ($p < 0,001$), их частотные характеристики не меняются. Длительность быстрых трелей достоверно не изменилась. В экспериментальной группе диапазон частот быстрых трелей сместился вниз (максимальная и минимальная частоты понизились), а в контрольной группе у них возросла максимальная частота ($p < 0,001$). Длительность свистов возросла в обеих группах, а диапазон частот достоверно сузился в экспериментальной группе ($p < 0,001$).

Введение эритроцитов барана вызвало изменение соотношения фраз в песнях канареек (рис. 2). В экспериментальной группе достоверно возросла доля свистов ($p < 0,001$). Доля бифонических фраз уменьшилась ($p < 0,001$). Доля быстрых трелей увеличилась в обеих группах. Таким образом, введение нереплицирующегося антигена вызывает изменения характеристик песни, наиболее сложные в исполнении бифонические фразы уменьшаются по длительности и по представленности в репертуаре, замещаясь на более простые.

Репертуар и его функции. Представители одних видов птиц исполняют единственный практически неизменный вариант песни, который повторяют многократно (пеночка-трещотка *Phylloscopus sibilatrix*, зебровая амадина *Taeniopygia guttata* и др.), изменчивость песни других практически беспредельна (птица-лира *Menura superba*, соловей *Luscinia luscinia* и др.). Большинство видов оказываются между этими крайними вариантами и исполняют песни различной изменчивости.

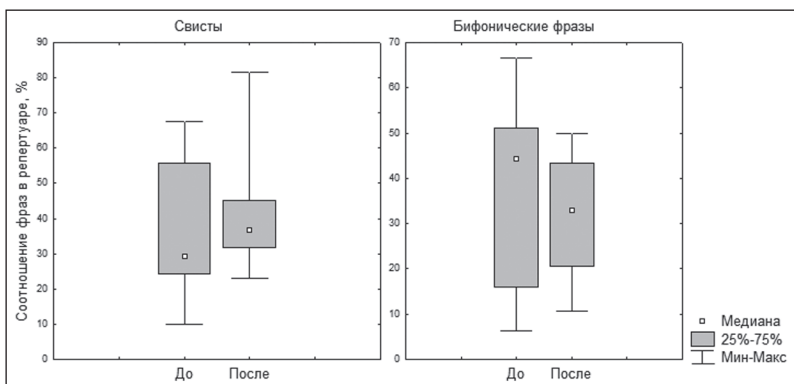


Рис. 2. Содержание свистов и бифонических трелей в репертуаре экспериментальных самцов до и после иммунизации (тест хи-квадрат, $p < 0,001$; тест Вилкоксона для сопряженных пар, $Z = 2,022$, $p = 0,043$).

Fig. 2. The ratio of fast trills and whistles in the canary repertoire in the experimental group before and after immunization (Chi-square test, $p < 0,001$, Wilcoxon matched pairs test, $Z = 2,022$, $p = 0,043$).

При описании изменчивости песен говорят о репертуаре фигур (элементов) в песне и о репертуаре типов песен. Типом песни называют последовательность всегда исполняемых в определенном порядке фраз.

У многих видов птиц выделяют типы песен, представляющие собой либо абсолютно одинаковые по структуре (Симкин, 1990), либо несколько отличающиеся друг от друга, но все же похожие (Kroodsma, 1982) варианты песен.

Количество типов песен широко варьирует как у видов одного рода, так и у представителей разных родов (Kroodsma, 1982). Репертуар одних видов включает от 1 до 3 типов песен, например, рисовый трупиял *Dolichonyx oryzivorus* (Capp, 1992), некоторые виды овсянок (Searcy, Marler, 1984); у других видов он несколько шире: так, у каролинского крапивника *Thryothorus ludovicianus* (Kroodsma, 1982) описано до 30–40 типов песен. Размер репертуара типов песен для некоторых видов представлен в таблице 1 (Catchpole, Slater, 2008). У многих дроздовых (зарянка *Erithacus rubecula*, черный дрозд *Turdus merula*, соловьи, каменки) песня состоит из наборов фраз (Панов и др., 1978; Vremond, 1966; Hultsch, Todt, 1989), строение и способ комбинирования которых сильно варьируются и не позволяют свести все многообразие имеющихся вариантов к простым типам песен. Сходная ситуация наблюдается и у камышевок (Catchpole, 1986).

Таблица 1. Изменчивость в количестве типов песен у птиц (по Catchpole, Slater, 2008)

Table 1. The variety of song repertoire sizes in songbirds (after Catchpole, Slater, 2008)

Вид	Размер репертуара типов песен	Авторы
Птицы-печники (<i>Furniidae</i>)	1	Falls (1978)
Белоголовая зонотрихия (<i>Zonotrichia leucophrys</i>)	1	Baptista (1975)
Рыжегрудая зонотрихия (<i>Z. capensis</i>)	1	King (1972)
Дрозд-белобровик (<i>Turdus iliacus</i>)	1	Bjerke, Bjerke (1981)
Саванновая нектарница (<i>Nectarinia coccinigaster</i>)	1	Grimes (1974)
Зяблик (<i>Fringilla coelebs</i>)	1-6	Slater (1981)
Большая синица (<i>Parus major</i>)	2-8	Krebs et al. (1978)
Юнко (<i>Junco hyemalis</i>)	3-7	Williams, MacRoberts (1977)
Западный луговой трупиял (<i>Sturnella neglecta</i>)	3-12	Horn, Falls (1988a)
Дрозд-отшельник (<i>Catharus guttatus</i>)	6-12	Rivers, Kroodsma (2000)

Певчий воробей (<i>Melospiza melodia</i>)	7–11	Beecher et al. (2000)
Кардиналы (<i>Cardinalis</i>)	8–12	Lemon (1974)
Акациевый кустарн. крапивник (<i>Thryothorus pleurostictus</i>)	15–24	Molles, Vehrencamp (1999)
Скворец (<i>Sturnus vulgaris</i>)	15–70	Eens (1997)
Красноглазый вирион (<i>Vireo olivaceus</i>)	12–117	Borror (1981)
Черный дрозд (<i>Turdus merula</i>)	34–63	Rasmussen, Dabelsteen (2002)
Американский болотн. крапивник (<i>Cistothorus palustris</i>)	33–162	Kroodtsma, Verner (1987)
Восточный луговой трупиял (<i>Sturnella magna</i>)	36–84	Lemon et al. (2000)
Иктерия (<i>Icteria virens</i>)	46–81	Dussourd, Ritchison (2003)
Пересмешники (<i>Mimus</i>)	53–150	Howard (1974)
Восточный соловей (<i>Luscinia luscinia</i>)	160–231	Kipper et al. (2004)
Певчий дрозд (<i>Turdus philomelos</i>)	138–219	Ince, Slater (1985)
Пятиполосая аимофила (<i>Aimophila quinquestriata</i>)	159–237	Groschupf, Mills (1982)
Коричневый пересмешник (<i>Toxostoma rufum</i>)	1500+	Kroodtsma, Parker (1977)

В пределах рода можно проследить переходы от исполнения одного типа песен к исполнению нескольких вариантов, комбинированию этих вариантов и практически полному исчезновению типов песен и переходу к комбинированию фраз. Так, пеночки-трещотки исполняют один тип песни, для зеленой пеночки *Phylloscopus trochiloides* характерно исполнение 4–6 типов песен, но они также могут комбинировать разные типы внутри одной песни. У пеночки-веснички *Ph. trochilus* уже невозможно выделить типы песен. Каждый самец исполняет комплексы из 4–7 (чаще индивидуальных) фраз, причем в репертуаре самца их может быть до 200 (Горецкая, Корбут, 1998; Goretskaia, Korbut, 2008).

В процессе пения одни типы песен используются чаще, другие – реже. Для части видов показано, что исполнение одного из типов песен с большой долей вероятности приводит к исполнению другого, сопряженного с ним типа песен (Панов, 1978; Whitney, Miller, 1987; Hultsch, Todt, 1989a, b, 1992). Между локальными поселениями зябликов *Fringilla coelebs* обнаружены различия в частоте исполнения разных типов песен. Часть типов песен встречается только в одном из поселений, другие типы оказываются общими для разных поселений (Slater, Ince, 1979). Сходная картина наблюдается и у синиц (А.Б. Ке-

римов, личное сообщение). В разных популяциях американского болотного крапивника исполняется общий набор типов песен, но последовательность их исполнения различна. Каждая популяция характеризуется своим порядком исполнения типов песен (Kroodsma, 1989).

Функции репертуара. Выделяют две основные функции размера репертуара типов песен и/или фигур.

1. Размер репертуара предположительно играет роль в привлечении самки (Kroodsma, 1982). У части видов увеличение разнообразия вариантов песен способствует успешному приобретению и/или стимуляции самки (Kroodsma, 1976; Catchpole, 1986; Searcy, Yasukawa, 1996). У видов, исполняющих большой репертуар, самки лучше реагируют на последовательность из разнообразных песен, чем на монотонное повторение песни одного типа, в то время как у видов с бедным репертуаром разница в реакциях самок отсутствует (Searcy, Marler, 1984).

Для некоторых видов показано, что размер репертуара коррелирует с успешностью размножения. Гиберт (Hiebert et al., 1989) показал, что у певчего воробья самцы с большим репертуаром занимают большие территории, удерживают их более длительное время и характеризуются более высокой ежегодной и общей (в течение жизни) успешностью размножения. Молодые самцы с большим репертуаром с большей вероятностью привлекают самок, а молодые самки, образующие пару с самцом с большим репертуаром, начинают размножаться раньше (Reid et al., 2004). Белл с соавторами показал, что полигиничные самцы камышовки-барсучка *Acrocephalus schoenobaenus* (Bell et al., 1997) обладают большим репертуаром и производят больше потомков.

Показано, что размер репертуара может быть показателем качества самца. Так, самцы камышовки-барсучка, зараженные в гнезде плазмодиями малярии, впоследствии обладали меньшим репертуаром, чем незараженные (Buchanan et al., 1999). На этом же виде впервые была обнаружена корреляция между размером репертуара и степенью генетического разнообразия (Marshall et al., 2003). Кроме того, выявлена корреляция размера репертуара с возрастом самцов (Birkhead et al., 1997; Nicholson et al., 2007). Показана корреляция успешности размножения, размера репертуара и размера высшего вокального центра (HVC; Airey et al., 2000). Сравнение 40 видов показало, что увеличение репертуара коррелирует с увеличением объема мозга (DeVoogd et al., 1993).

На дроздовидной камышевке *Acrocephalus arundinaceus* (Hasselquist et al., 1996) было показано, что самцы с большим репертуаром производят больше внебрачных потомков, причем все потомки таких самцов отличаются высокой выживаемостью.

2. Еще одной важной функцией (а возможно, и причиной) большого репертуара считают его роль в территориальных взаимодействиях самцов (Krebs, 1977). Б. Байер и Д. Крудсма (Byers, Kroodsma, 2009) проанализировали результаты 49 исследований (26 видов), посвященных роли богатства репертуара. В 25 работах не было выявлено влияния размера репертуара на успешность привлечения самок. Это позволило предположить, что в некоторых случаях должны существовать другие причины увеличения репертуара, например, территориальных взаимодействиях самцов. Ж.-К. Бремон (Bremond, 1966) показал, что при акустическом взаимодействии зарядок изменчивость их песни значительно возрастает. Сходные результаты были получены нами для пеночки-веснички (Корбут, Горецкая, 1998; Горецкая, 2013). У видов (Parulidae, Dendroica), для которых имеет место разделение типов песен на исполняемые для самцов и для самок, первые (используемые в самцовых взаимодействиях) намного более разнообразны, чем исполняемые для привлечения самок (Byers, 1996).

Взаимодействия между особями. Обитатели смешанных группировок воробьиных птиц неизбежно вступают друг с другом в различного рода взаимодействия. Причем у таких высокоорганизованных животных, как птицы, обладающих сложными формами поведения, именно оно является наиболее универсальным механизмом регуляции структуры поселений, обеспечивающим как сиюминутное существование особи, так и пространственно-территориальную структуру популяций (Шилов, 1977; Панов, 1978, 1983). Для существования в сложной среде необходимо получать, а также передавать информацию, что неизбежно приводит к коммуникативным взаимодействиям между животными.

В 90-е гг. П.К. Макгрегором и Т. Дабелстином (McGregor, Dabelsteen, 1996) была предложена концепция коммуникативных сетей (Communication networks), которая практически повторяет идею Н.П. Наумова о сигнальных полях (Наумов, 1973). В соответствии с ней передача информации связана с непрерывным потоком поведения животного; у птиц эту функцию выполняет песня. Передача звукового сигнала на большие расстояния сопряжена с возможностью получения информации сразу многими животными. Передача информации связана с непрерывным потоком поведения животного и не обязательно подразумевает непосредственное взаимодействие (когда в ответ на сигнал особи донора наблюдается ответ реципиента) с партнером. Будет или не будет воспринята оставляемая информация, зависит от состояния партнера и его «заинтересованности» в получении

информации. Кроме того, птицы могут не сразу отреагировать на полученную информацию, т.е. необходимого в терминах теории информации ответа на стимул мы можем не получить. Как пишет В. Смит (Smith, 1996), интерпретация информации связана с контекстом ситуации и предшествующими взаимодействиями реципиента и не заложена в самой информации. Таким образом, и сигнал, и ответ на него всегда условны и вероятностны.

Два самца певчих птиц, занимающих соседние территории, могут слышать пение друг друга на протяжении всего светлого времени суток, в то время как непосредственные взаимодействия (контакты) между ними занимают довольно короткий промежуток времени. Поэтому даже на таком, казалось бы, простом примере сложно различить коммуникацию и ненаправленное поведение животных (Иваницкий, 1989).

У многих видов птиц выявлено предпочтение к ответу на песню своего вида тем же типом песни («matching»; Bremond, 1966; Todt, 1981; Richard, 1981; Falls et al., 1982; Payne, 1982; Lambrechts, 1988; Weary et al., 1988). Традиционно такое копирование считается актом коммуникативного взаимодействия. С другой стороны, есть виды, у которых частота копирования песен соседей не отличается от случайной (Horn, Falls, 1988a), а также виды, которым такое копирование несвойственно вообще (Catchpole, 1986; Beecher, 1996).

Некоторым видам свойственно «противопение» (contersinging), когда самцы в ответ на песню соседа изменяют спетый ими тип песни (Hultsch, Todt, 1982; Horn, Falls, 1988b; Horn, Falls, 1988). Такие явления, как правило, рассматривают как направленное акустическое взаимодействие с партнером. Копирование (matching), начиная с работ Ж.-К. Бремона (Bremond, 1966), истолковывают как указание копирующей птицы, с кем она в данный момент намерена вступить в конфликт.

В исследованиях недавнего времени, проведенных с применением интерактивного способа проигрывания, было показано, как способ копирования песен соседа может привести к усилению конфликта с ним и драке и, наоборот, снижению напряженности в отношениях. На певчем воробье (*Melospiza melodia*) (Nielsen, Vehrencamp, 1995; Beecher et al., 2000; Burt et al., 2001; Vehrencamp, 2001) и акациевом кустарниковом крапивнике (*Thryothorus pleurostictus*) показано, что копирование только что спетого типа песен действительно является агрессивным сигналом и предполагает дальнейшее сближение с соперником. Пение другого имеющегося в репертуаре обоих самцов типа песни (копирование репертуара) также воспринимается соперником как угроза, но ее степень в данном случае ниже (рис. 3). В каждый момент акусти-

ческого взаимодействия участники могут выйти из конфликта, спев индивидуальный тип песни (Burt, Beecher, 2008).

У акациевого кустарникового крапивника такой тип взаимодействия усложняется ещё частотой и скоростью смены типов песен. В момент сближения самцов один из них может несколько раз петь один и тот же тип песни, в то время как оппонент может либо сменить тип песни и петь его некоторое время, либо усилить конфликт, исполняя многократно тот же, что и соперник, тип песни (Molles, Vehrencamp, 2001; Molles, 2006).

У видов с небольшим репертуаром типов песен коммуникативной значимостью может обладать частота смены имеющихся типов. Ранее были высказаны гипотезы, объясняющие, почему особь, пропев некоторое время один тип песни, переходит к исполнению другого. Это и обман слушателей о количестве поющих на данной территории птиц (Krebs, 1976), и уменьшение степени привыкания к сигналу (Falls, Dagingcourt, 1982), и уменьшение усталости мускулов при пении (Lambrechts, 1988). Все эти гипотезы оказались несостоятельными (Yasukawa, 1981; Dawson, Jenkins, 1983; Yasukawa, Searcy, 1985; Haftorn, 1995; Brumm et al., 2009), но было показано, что тип песни и скорость смены типов вызывают агонистическую реакцию соседа при акустических взаимодействиях птиц. Частота смены типов песен может изменяться в зависимости от степени напряженности конфликта

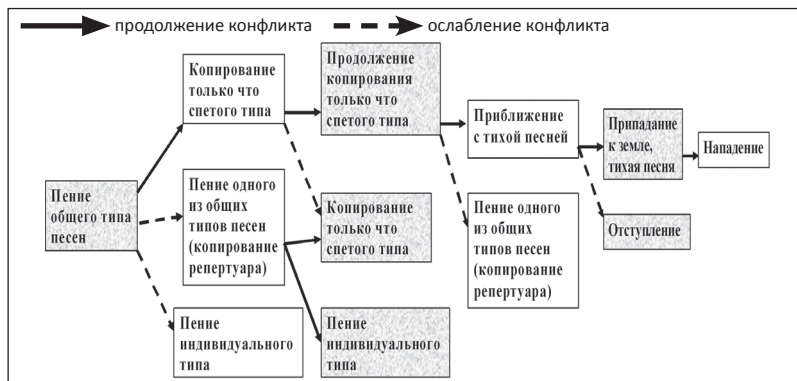


Рис. 3. Правила возникновения конфликта у самцов-соседей певчего воробья, исполняющих общие типы песен. Поведение птицы, начинающей взаимодействие, помечено серым фоном (серый квадрат), поведение отвечающей птицы – в прозрачном квадрате (по Searcy, Beecher, 2009).

Fig. 3. Escalation rules for neighboring song-sharing song sparrows. Behaviors by initiating male in grey boxes, behaviors by target neighbor in transparent boxes; red and blue arrows show escalating and de-escalating acts (after Searcy, Beecher, 2009).

(Kramer et al., 1985; Horn, Falls, 1991; Molles, Vehrencamp, 1999). Было показано, что характер смены типов песен может отличаться у разных видов птиц. Виды, для которых в обычной ситуации характерно многократное повторение одного и того же типа песни, увеличивают частоту их смены в качестве агрессивного сигнала. Виды, для которых характерно после каждого спетого типа песни менять его на другой, наоборот, в ходе агрессивного взаимодействия несколько раз исполняют один и тот же тип песни (Vehrencamp, 2000; Collins, 2004).

Помимо изменения структуры песен птицы могут реагировать на пение соседа, изменяя активность и ритмы пения. В некоторых работах было показано, что исполнение песни вслед за песней противника или исполнение песни одновременно с противником связано с агрессивной реакцией на него (Smith, 1979; Todt, Hultsch, 1996). Так, самцы дрозда-белобровика *Turdus iliacus* чаще вступают в драки с той особью, с которой происходила песенная дуэль. У соловьев выявлены особи, поющие наиболее часто в промежутках между песнями партнеров, особи, поющие одновременно с партнерами, и особи, песенная активность которых не связана с действиями партнеров (Hultsch, Todt, 1982). Некоторые самцы при пении с одним партнером придерживаются одной стратегии пения, а при пении с другим партнером – другой. У части видов обнаружено намеренное избегание одновременного пения с особями своего и другого вида (Cody, Brown, 1969; Ficken et al., 1974; Wasserman, 1977; Popp et al., 1985; Horn, Falls, 1988a,b).

Для некоторых видов показано, что плотность поселения и разнообразие видового состава может оказывать влияние на длительность песен. Так, в плотном многовидовом поселении длительность песен соловья значительно меньше, чем в разреженном (Sorjornen, 1986).

Как следует из наших данных, в ходе вокализации активность и ритмика пения птиц в поселении постоянно изменяется, и лишь иногда между самцами могут возникать акустические контакты, случаи синхронного или асинхронного пения 2–4 птиц как одного, так и разных видов. Частота таких контактов не зависит ни от времени суток, ни от фазы репродуктивного цикла (Горецкая, 1998).

При сравнении пения реальных особей с симуляцией пения, осуществленной с помощью компьютера, было показано, что между двумя самцами одного или разных видов в 25% случаев имеет место направленное взаимодействие (песенная дуэль), когда обе птицы поют одновременно или непосредственно друг за другом, а в 31% случаев – направленное избегание одновременного пения. Причем песенная дуэль чаще происходит между особями одного вида (38%), поющими активно, в то время

как избегание одновременного пения чаще встречается между активно поющими особями разных видов (80%) (Горецкая, Зайцева, 2007).

Г.Н. Симкин (1972) отмечал случаи возникновения согласованного пения между самцами разных видов птиц, но чаще между видами, обладающими сходной по структуре песней. Инициаторами такого пения являются виды-имитаторы. Наши данные показывают, что инициатором синхронного пения может быть особь любого вида, обладающая высоким уровнем активности пения. Особь, в один момент времени молчащая, в другое время может стать инициатором песенной дуэли. Таким образом, в акустические контакты могут вступать особи разных видов птиц.

Акустические контакты можно рассматривать исходя из представлений М.Е. Гольцмана (1977, 1983, 1984) о стимуляции подобного подобным. В этом случае активность одной особи может вызвать сходный тип активности у другой. Причем указанное поведение будет одним из аспектов общего коммуникативного процесса, включающего как стимуляцию, так и подавление активности другой особи. Другими словами, повышение активности пения одной птицы может стимулировать или подавлять активность пения другой.

Акустические контакты, сопровождающиеся направленными изменениями тонкой структуры песни, возникая между ограниченным числом особей (2–4), могут приводить к персонализации отношений птиц в многовидовой группировке. Последнее объясняет выявленную многими авторами способность птиц узнавать по песне соседей по поселению. Отличать песню соседа от песни чужака могут синицы, овсянки (Falls, 1982), завирушки (Wiley et al., 1988), прекрасный расписной малюр *Malurus cyaneus* (Coney, Cockburn, 1995), пеночка-весничка (наши данные), западный луговой трупиял *Sturnella neglecta* (McGregor, Falls, 1984) и многие другие (Stoddard, 1996). Самцы некоторых видов могут отличать по песне не только соседей и особей из удаленного поселения, но и одного соседа от другого (Stoddard, 1996). В свою очередь, самцы капюшонной вилсонии *Wilsonia citrina* способны узнавать по песне не только соседей текущего года, но и соседей по предыдущему году (Godar, 1991).

Пение самок. Происхождение песни исторически связывают с половым поведением самцов, а именно – привлечением самки (Дарвин, 1951). Предполагали, что эволюция песни шла по направлению от самцового позыва к сложной территориальной песне, через стадии вовлечения в структуру песни различных позывов и постепенной замены их в репертуаре на другие сигналы (Симкин, 1982).

Однако исторически работы по изучению функций песни проводились в Европе, где у большинства видов поют только самцы и поэтому все гипотезы о роли песни высказаны применительно к ним. Хотя даже в умеренном поясе, по последним данным, пение самок не является такой уж редкостью (Garamszegi et al., 2007). Есть виды, у которых самки поют регулярно и виды, у которых в тех или иных случаях отмечено их пение. В последнее время в литературе начали появляться статьи, посвященные пению самок. Была выдвинута гипотеза, что в тропических широтах пение самок распространено гораздо шире (Kroodtsma et al. 1996; Morton, 1996; Langmore, 1998; Slater, Mann, 2004) и может быть, скорее нормой, чем исключением из правил (Morton, 1996). В 2014 г вышла статья Одома с соавторами (Odom et al., 2014), в которой авторы на основе анализа песен 1141 вида утверждают, что пение самок – анцестральный признак для отряда воробьеобразных.

Формирование яркой красной, желтой или рыжей окраски, основанной на каротиновой пигментации, определяется содержанием каротиноидов в пище, т.е. диетой (Hill, Montgomerie, 1994., Fitze et al., 2003). Как следствие, в процессах эпигамного отбора вариация подобной окраски может свидетельствовать о средовых влияниях и сигнализировать о физиологическом качестве особи (Hamilton, Zuk, 1982., Horak et al., 2006). Для европейских видов была показана связь между наличием дихроматизма в окраске, обеспеченной липохромами, и пением самок (Garamszegi et al., 2007).

В целом, по нашей оценке, доля видов в отряде воробьеобразных, у которых отмечено пение самок, не превышает 30%. Этот показатель варьирует между разными семействами, даже в тропических широтах есть семейства, в которых пение самок встречается или очень часто (до 100%), или достаточно редко (5–25%). Однако несомненно, что этого вполне достаточно, чтобы разрушить устоявшиеся представления о пении как о прерогативе самцов. Мировое распространение случаев пения самок позволяет выдвинуть гипотезу о путях становления этого явления у воробьеобразных птиц. Согласно данным Эриксона с соавторами (Ericson et al., 2002), становление и распространение кричащих и певчих воробьиных шло после распада Гандваны в разное время и разными путями. Разные ветви кричащих воробьиных в начале заселили Африку и Азию и лишь затем Южную и Северную Америку. Нами в Евразии отмечено 11% пения самок, в то время как в более молодых семействах в Америке пение самок встречается в 14% случаев. Разные ветви певчих воробьиных в начале заселили Австралию, по-

том Евразию, затем Африку и наконец Северную и Южную Америку (Беме, Горецкая, в печати). Наш анализ показал, что в Австралии доля пения самок составляет 28%, менее всего пение самок распространено в Евразии (10%), а максимума оно достигает в Африке (33%) и Америке (37%). Таким образом, пение самок чаще встречается в более молодых группах как кричащих, так и певчих воробьиных.

Низкий процент пения самок в Австралии, на наш взгляд, связан с недостаточной изученностью вокализации воробьеобразных этого материка. Мы не можем утверждать, что в тех случаях, когда нет информации о пении самок, они действительно не поют. Полученные нами результаты практически полностью расходятся с данными Одома с соавторами (Odom et al., 2014), в которых для 6 семейств, исследованных как нами, так и ими, процент поющих самок различается больше чем в 50 раз. Это тем более странно, что авторы ссылаются на тот же источник информации. Так, для австралийских зарянок мы не обнаружили ни одного случая пения самок, в то время как Одом с соавторами отмечает около 50% таких случаев; сходная картина наблюдается и в случае с другими семействами. Такое явное несоответствие в данных позволяет усомниться и в выводах авторов статьи.

По данным литературы сложно оценить степень выраженность пения самок, а именно – являются ли описанные случаи единичными или же самки поют регулярно. Так, по данным Гарамзеги с соавторами (Garamszegi et al., 2007), из 223 евроазиатских видов у 101 (45%) отмечено пение самок, хотя очевидно, что для одних видов такое пение является нормой, а у других – это единичные случаи, подтверждающие принципиальную возможность самок петь. По нашим данным, в Евразии самки поют у 11% видов. Высокий процент пения самок по данным Гарамзеги с соавторами (Garamszegi et al., 2007), видимо, связан с небольшим объемом проанализированного им материала.

В свою очередь, причины пения самок, видимо, действительно связаны, как предполагалось ранее, с приуроченностью к теплomu климату и оседлому образу жизни, что подтверждают и наш анализ. Видимо, как дуэтное пение, так и соло возникают независимо. Дуэтное пение нами было выявлено только в 51% от общего числа случаев пения самок в отряде воробьеобразных.

По данным Гарамзеги с соавторами (Garamszegi et al., 2007), анализирувавших евроазиатские виды, пение самок связано с наличием полового диморфизма в окраске, причем только в тех случаях, когда окраска обусловлена липохромовыми пигментами. Нами не выявлена связь между пением самок и наличием липохромов в окраске, одна-

ко обнаружена корреляция между половым диморфизмом и пением самок; возможно, полученные Гарамзеги с соавторами данные также связаны не с окраской как таковой, а с выраженностью полового диморфизма.

Пение самок, появляется, как правило, у оседлых популяций и предпочтительно в тропическом климате. Причины его возникновения у конкретных видов не всегда очевидны. Так, среди австралийских славков у двух видов самки поют не хуже самцов и песня несет территориальную функцию (Cooney, Cockburn, 1995), в то время как у 25 других представителей этого семейства, обладающих сходным образом жизни, пение самок не отмечено. Сходная картина обнаружена у австралийских свистунов и трупялов, у которых пение самок распространено довольно широко, а близкие виды отличаются по этому признаку.

Наши данные не поддерживают гипотезу о том, что пение самок является анцестральным для всех воробьеобразных птиц. Видимо, оно независимо возникало в разных семействах, причем для каких-то семейств (например трупяловые, согласно Прайсу (Price, 2009, Price et al., 2009)) оно действительно является анцестральным.

Вокальные сигналы изначально характерны для обоих полов в классе птицы, во многих отрядах распространены вокальные дуэты (Брагина, Беме, 2010). В отряде воробьеобразных пение получило наибольшее распространение и очевидно, что отбор на пение и восприятие песни шел не только среди самцов, но и среди самок. Известно, что у самок в процессе онтогенеза также развиваются вокальные ядра головного мозга, а при стимуляции тестостероном в норме не поющие самки начинают петь (Catchpole, Slater, 2008). Понятно, что способности самок к пению должны развиваться параллельно со способностями самцов, а проявление этого признака зависит от конкретной ситуации. Самки кричащих воробьиных после проникновения в Старый Свет практически утрачивают способность к пению (надо заметить, что песни и самцов этих видов крайне примитивны и просты), в то время как в Америке доля поющих самок увеличивается. Для певчих воробьиных наблюдается сходная картина. Исходя из вышесказанного, гипотеза об анцестральности признака пения самок применительно к отряду воробьеобразных выглядит несколько странно. Видимо, пение самок независимо проявляется в различных семействах воробьеобразных птиц, как кричащих, так и певчих.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 11-04-00062а и № 14-04-00108/14.

Литература

Беме И.Р. 1983. Онтогенез акустических сигналов некоторых групп воробьиных птиц. Автореф. канд. дис. М. 22 с. **Беме И.Р., Горецкая М.Я.** Пение самок воробьинообразных птиц: анцестральность или эпифеномен пения самцов?//Журн. общ. биол. (в печати).

Брагина Е.В., Бёме И.Р. 2010. Дуэты у животных – почему птицы поют хором?//Природа, 6: 13–18.

Вепринцев Б.Н., Леонович В.В., Нечаев В.А. 1990. О видовой самостоятельности сахалинской пеночки (*Phylloscopus borealoides* Portenko)// Орнитология, 24: 34–43.

Гольцман М.Е. 1977. Поведение больших песчанок в экспериментальных условиях. Автореф. канд. дис. М., 18 с. **Гольцман М.Е.** 1983. Принцип стимуляции “подобного подобным” и его роль в регуляции поведения// Поведение животных в сообществах. М.: 61–64. **Гольцман М.Е.** 1984. Социальное доминирование и социальная стимуляция: частные проблемы и общие принципы//Системные принципы и этол. подходы в изучении популяций. Пушино: 108–135.

Горецкая М.Я. 1998. Тонкая структура песни, ее сигнальное и коммуникативное значение у некоторых видов воробьиных птиц. Автореф. канд. дис. М., 23 с. **Горецкая М.Я.** 2013. Изменчивость тонкой структуры песни у воробьиных птиц: случайные вариации или направленные изменения, несущие информацию//Зоол. журн., 92 (7): 718–730. **Горецкая М.Я., Зайцева Н.А.** 2007. Способы изучения акустических взаимодействий у воробьиных птиц (ритмика, активность, структура песни)//Развитие современной орнитологии в Северной Евразии. Ставрополь: 635–647. **Горецкая М.Я., Корбут В.В.** 1998. Структурно-функциональные особенности песни пеночки-веснички// Орнитология, 28: 46–51.

Дарвин Ч. 1951. Происхождение человека и половой отбор. Сочинения в 8 томах. Т. 5. М., Л.: 199–658.

Иваницкий В.В. 1989. Коммуникация у животных: теории и факты// Поведение животных и человека: сходство и различия. Пушино: 124–140.

Ильичев В.Д. 1972. Биоакустика птиц. М., 468 с.

Корбут В.В., Горецкая М.Я. 1998. Акустическая активность и ритмическая организация пения у некоторых видов воробьиных птиц (Passeriformes, Fringillidae, Sylviidae)//Докл. Акад. Наук, 359 (4): 569–571.

Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М., 597 с.

Мальчевский А.С. 1965. К вопросу о голосовой имитации у птиц// Сложные формы поведения. М., Л.: 139–143.

Марова И.М., Леонович В.В. 1997. Загадочная теньковка из Копетдага: экология, вокализация и родственные связи *Phylloscopus collybita menzbieri* (Passeriformes, Sylviidae)//Зоол. жур. 76 (6): 735–742.

Наумов Н.П. 1973. Сигнальные биологические поля и их значение для животных//Журн. общ. биол., 34 (6): 808–817.

Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М., 303 с. **Панов Е.Н.** 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М., 423 с. **Панов Е.Н., Костина Г.Н., Голиченко М.В.** 1978. Организация песни у южного соловья (*Luscinia megarhynchos*)//Зоол. журн., 57 (3): 569–584.

Симкин Г.Н. 1972. Акустические отношения у птиц//Орнитология, 10: 111–129. **Симкин Г.Н.** 1982. Актуальные проблемы изучения звукового общения птиц//Орнитология, 17: 111–129. **Симкин Г.Н.** 1990. Певчие птицы. М., 399 с.

Тинберген Н. 1993. Социальное поведение животных. М., 149 с.

Хаютин С.Н., Гринченко Ю.В., Дмитриева Л.П. 1978. Роль видовой песни в организации гнездового поведения мухоловки-пеструшки (*Muscicapa hypoleuca*)// Зоол. журн., 57 (3): 413–420. **Хаютин С.Н., Дмитриева Л.П.** 1982. Организация естественного поведения птенцов. М., 136 с. **Хаютин С.Н., Дмитриева Л.П.** 1991. Организация раннего видоспецифического поведения. М., 231 с.

Шилов И.А. 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М., 262 с.

Airey D.C., Buchanan K.L., Catchpole C.K., Szekely T., DeVoogd T.J. 2000. Song, sexual selection and a song control nucleus (HVC) in the brains of European sedge warblers//J. Neurobiol., 44: 1–6.

Baker M.C. 1983. The behavioral response of female Nuttall's White-crowned Sparrows to male song of natal and alien dialects//Beh. Ecol. Sociobiol., 12 (4): 309–315. **Baker M.C., Thompson D.B., Sherman G.L., Cunningham M.A.** 1981. The role of male vs. male interactions in maintaining population dialect structure//Behav. Ecol. Sociobiol., 8: 65–69.

Baptista L.F., Morton M.L. 1988. Song learning in montane white-crowned sparrows: from whom and when//Anim. Behav., 36: 1753–1764.

Bell B.D., Borowiec M., McConkey K.R., Ranzoszek E. 1997. Settlement, breeding success and song repertoires of monogamous and polygynous sedge warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*)//Vogelwarte, 39: 87–94.

Beecher M.D. 1996. Birdsong learning in the laboratory and field//Ecology and evolution of acoustic communication. Ithaca, London: 61–78. **Beecher M.D., Campbell S.E., Burt J.M., Hill C.E., Nordby J.C.** 2000. Song-type matching between neighbouring song sparrows//Anim. Behav., 59: 21–27.

Birkhead T.R., Buchanan K.L., DeVoogd T.J. 1997. Song, sperm quality and testes asymmetry in the sedge warbler//Anim. Behav., 53: 965–71.

Bremond J.-C. 1966. Recherches sur la semantique et les elements physiques declencheurs de comportements dans les signaux acoustiques du rouge-gorge (*Eritacus rubecula* L.). Thes. doct. sci. natur. Paris, 107 p.

Brumm H., Lachlan R.F., Riebel K., Slater P.J.B. 2009. On the function of song type repertoires: testing the 'antiexhaustion hypothesis' in chaffinches// Anim. Behav., 77: 37–42.

Buchanan, K. L., Catchpole, C. K., Lewis, J. W., Lodge, A. 1999. Song as an indicator of parasitism in the sedge warbler//Anim. Behav., 57: 307–14. **Buchanan K.L., Spencer K.A., Goldsmith A.R., Catchpole C.K.** 2003. Song as an honest signal of past developmental stress in the European starling (*Sturnus*

vulgaris//Proc. R. Soc. Lond. B, 270: 1149–1156. **Buchanan K.L., Leitner S., Spencer K.A., Goldsmith A.R., Catchpole C.K.** 2004. Developmental stress selectively affects the song control nucleus HVC in the zebra finch//Proc. R. Soc. Lond. B, 271: 2381–2386.

Burt J.M., Campbell S.E., Beecher M.D. 2001. Song type matching as threat: a test using interactive playback//Anim. Behav., 62: 1163–1170. **Burt J.M., Beecher M.D.** 2008. The social interaction role of song in song sparrows: implications for signal design//Compar. Cogn. Behav. Rev., 3: 86–98.

Byers B.E. 1996. Messages encoded in the songs of chestnut-sided warblers//Anim. Behav., 52 (4): 691–705. **Byers B.E., Kroodsma D.E.** 2009. Female mate choice and songbird song repertoires//Anim. Behav., 77: 13–22.

Capp M.S. 1992. Tests of the function of the song repertoire in bobolinks//Condor, 94: 468–479.

Catchpole C.K. 1986. Song repertoires and reproductive success in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*//Behav. Ecol. Sociobiol., 19 (6): 439–445.

Catchpole C.K., Slater P.J.B. 2008. Bird song: biological themes and variations. Cambridge, 335 p.

Cody M.L., Brown J.H. 1969. Song asynchrony in neighbouring bird species//Nature, 222 (24): 779–780.

Collins S.A. 2004. Vocal fighting and flirting: the functions of birdsong//Nature's Music: the Science of Birdsong. Amsterdam: 39–79.

Cooney R., Cockburn A. 1995. Territorial defence is the major function of female song in the superb fairy-wren (*Malurus cyaneus*)//Anim. Behav., 49 (6): 1635–1647.

Dabelsteen T., Pedersen S.B. 1993. Song-based species discrimination and behaviour assessment by female blackbirds, *Turdus merula*//Anim. Behav., 45: 759–771.

Dawson S.M., Jenkins P.F. 1983. Chaffinch song repertoires and the Beau-Geste hypothesis//Behaviour, 87: 256–269.

DeVoogd T. J., Krebs J. R., Healy S. D., Purvis A. 1993. Relations between song repertoire size and the volume of brain nuclei related to song: comparative evolutionary analyses amongst oscine birds//Proc. R. Soc. Lond. B, 254: 75–82.

Ericson P.G.P., Christidis L., Cooper A., Irestedt M., Jackson J., Johansson U.S., Norman J.A. 2002. A Gondwanan origin of passerine birds supported by DNA sequences of the endemic New Zealand wrens//Proc. R. Soc. Lond. B, 269: 235–241.

Falls J. B. 1982. Individual recognition by sound in birds//Acoustic communication in birds, 2. New-York: 237–278. **Falls J.B., Dagaincourt L.G.** 1982. Why do meadowlarks switch song types?//Can. J. Zool., 60: 3400–3408.

Ficken R.W., Ficken M.S., Hailman J.P. 1974. Temporal pattern shifts to avoid acoustic interference in singing birds//Science, 183 (4126): 762–763.

Falls J.B., Krebs J.R., McGregor P.K. 1982. Song matching in the great tit (*Parus major*): the effect of similarity and familiarity//Anim. Behav., 30 (4): 997–1009.

Fitze P.S., Kolliker M., Richner H. 2003. Effects of common origin and common environment on nestling plumage coloration in the great tit (*Parus major*)// Evolution, 57: 144–150.

Garamszegi L.Z., Pavlova D.Z., Eens M., Møller A.P. 2007. The evolution of song in female birds in Europe//Behav. Ecol., 18: 86–96.

Godar R. 1991. Long-term memory of individual neighbours in migratory songbird//Nature, 350 (6315): 228–229.

Goretskaia M.I. Korbut V V. 2008. Song structure variability in three Phylloscopus species: Willow Warbler (*Phylloscopus trochilus acredula*) Wood Warbler (*Ph. sibilatrix*), and Greenish Warbler (*Ph. trochiloides viridanus*)// Ornitologia, 35: 55–63.

Hamilton W.D., Zuk M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites?//Science, 218: 384–387.

Haftorn S. 1995. Coal Tit *Parus ater* song repertoires and the Beau-Geste hypothesis//J. Ornithol., 136: 279–283.

Hill G.E., Montgomerie R. 1994. Plumage colour signals nutritional condition in the house finch//Proc. R. Soc. Lond. B, 258: 47–52.

Hörak P., Zilmer M., Saks L., Ots I., Karu U., Zilmer K. 2006. Antioxidant protection, carotenoids and the costs of immune challenge in greenfinches//J. Exp. Biol., 209: 4329–4338.

Horn A., Falls J.B. 1988a. Structure of western meadowlark (*Sturnella neglecta*) song repertoires//Can. J. Zool., 66 (2): 284–288. **Horn A., Falls J. B.** 1988b. Repertoire and countersinging in western meadowlarks (*Sturnella neglecta*)// Ethology, 77 (4): 337–343. **Horn A.G., Falls J.B.** 1991. Song switching in mate attraction and territory defense by western meadowlarks (*Sturnella neglecta*)// Ethology, 87: 262–268.

Hasselquist D., Bensch S., von Schantz T. 1996. Correlation between male song repertoire, extrapair paternity and offspring survival in the great reed warbler// Nature, 381: 229–32.

Hiebert S.M., Stoddard P.K., Arcese P. 1989. Repertoire size, territory acquisition and reproductive success in the song sparrow//Anim. Behav., 37: 266–73.

Hultsch H., Todt D. 1982. Temporal performance roles during vocal interactions in nightingales (*Luscinia megarhynchos*)//Behav. Ecol. Sociobiol., 11 (4): 253–260.

Hultsch H., Todt D. 1989a. Context memorization in the song-learning of birds// Naturwissenschaften, 76 (12): 584–586. **Hultsch H., Todt D.** 1989b. Memorization and reproduction of songs in nightingales (*Luscinia megarhynchos*): evidence for package formation//J. Comp. Physiol., 165 (2): 197–204. **Hultsch H., Todt D.** 1992. The serial order effect in the song acquisition of birds: relevance of exposure frequency to song models//Anim. Behav., 44 (3): 590–592.

Konishi M. 1970. Comparative neurophysiological studies of hearing and vocalization in songbirds//Z. vergl. Physiol., 66: 257–72.

Kramer H.G., Lemon R.E., Morris M.J. 1985. Song switching and agonistic stimulation in the song sparrow (*Melospiza melodia*)—5 Tests//Anim. Behav., 33: 135–149.

Krebs J.R. 1976. Habituation and song repertoires in the great tit//Behav. Ecol. Sociobiol., 1: 215–227. **Krebs** J.R. 1977. The significance of song repertoires: the beau geste hypothesis//Anim. Behav., 25 (2): 475–478.

Kroodsma D.E. 1976. Reproductive development in a female songbird: differential stimulation by quality of male song// Science, 192 (4239): 574–575.

Kroodsma D.E. 1982. Song repertoires: Problems in their definitions and use// Acoustic communication in birds, 2. New-York: 125–145. **Kroodsma** D.E. 1989. Two North American song populations of marsh wren reach distributional limits in central Graet plains//Condor, 91: 332–340. **Kroodsma** D.E., **Viellard** J.M.E., **Stiles** F.G. 1996. Study of bird song in the Neotropics: urgency and opportunity//Ecology and evolution of acoustic communication in birds. Ithaca, New-York: 269–281.

Lambrechts M. L. 1988. Great tit song output is determining both by motivation and by constraints in singing ability: a reply to Weary et. al//Anim. Behav., 36 (3): 1244–1246.

Langmore N.E. 1998. Functions of duet and solo songs of female birds// Trends Ecol. Evol., 13: 136–140.

Marler P.R., **Peters** S. 1982. Subsong and plastic song: their role in the vocal learning process//Acoustic communication in birds, 2. New-York: 25–50.

Marshall R.C., **Buchanan** K. L., **Catchpole** C K. 2003. Sexual selection and individual genetic diversity in a songbird//Proc. R. Soc. Lond. B, 270: S248–S250.

McGregor P. K., **Dabelsteen** T. 1996. Communication networks//Ecology and evolution of acoustic communication. Ithaca, London: 409–425. **McGregor** P.K., **Falls** J.B. 1984. The response of western meadowlarks (*Sturnella neglecta*) to the playback of undegraded and degraded song//Can. J. Zool., 62: 2125–2128.

Molles L.E. 2006. Singing complexity of the banded wren (*Thryothorus pleurostictus*): Do switching rate and song-type diversity send different messages?//Auk, 123: 991–1003. **Molles** L.E., **Vehrencamp** S.L. 1999. Repertoire size, repertoire overlap, and singing modes in the Banded Wren (*Thryothorus pleurostictus*)//Auk, 116: 677–689. **Molles** L.E., **Vehrencamp** S.L. 2001. Songbird cheaters pay a retaliation cost: evidence for auditory conventional signals//Proc. Royal Soc. Lond. B., 268: 2013–2019.

Morton E.S. 1996. A comparison of vocal behavior among tropical and temperate passerine birds//Ecology and evolution of acoustic communication in birds. Ithaca, New-York: 258–268.

Nicholson J.S., **Buchanan** K.L., **Marshall** R.C., **Catchpole** C.K. 2007. Song sharing and repertoire size in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: changes within and between years//Anim. Behav., 74: 1585–1592.

Nielsen B.M.B., **Vehrencamp** S.L. 1995. Responses of songs sparrows to song-type matching via interactive playback//Behavi. Ecol. Sociobiol., 37: 109–117.

Odom K.J., **Hall** M.L., **Riebel** K., **Omland** K.E., **Langmore** N.E. 2014. Female song is widespread and ancestral in songbirds//Nature Commun., 5, 3379. doi:10.1038/ncomms4379.

Payne R.B. 1981. Song learning and social interaction in Indigo Bunting// Anim. Behav., 29: 688–697. **Payne** R.B. 1982. Ecological consequences of song

matching: breeding success and intraspecific song mimicry in Indigo Bunting// *Ecology*, 63 (2): 401–411.

Popp J.W., Ficken R.W., Reinartz J.A. 1985. Short-term temporal avoidance of interspecific acoustic interference among forest birds// *Auk*, 102 (4): 744–748.

Price J.J. 2009. Evolution and life-history correlates of female song in the New World blackbirds// *Behav. Ecol.*, 20: 967–977. **Price J.J., Lanyon S.M., Omland K.E.** 2009. Losses of female song with changes from tropical to temperate breeding in the New World blackbirds// *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 276: 1971–1980.

Richard D.G. 1981. Estimation of distance of singing conspecifics by the carolina wren// *Auk*, 98 (1): 127–133.

Reid J.M., Arcese P., Cassidy A.L.E.V. 2004. Song repertoire size predicts initial mating success in male song sparrows, *Melospiza melodia*// *Anim. Behav.*, 68: 1055–1063.

Salomon M. 1989. Song as a possible reproductive isolating mechanism between two parapatric forms. The case of the chiffchaffs *Phylloscopus c. collybita* and *P. c. brehmii* in the Western Pyrenees// *Behaviour*, 111: 270–290.

Searcy W.A., Beecher M.D. 2009. Song as an aggressive signal in songbirds// *Anim. Behav.*, 78: 1281–1292. **Searcy W.A., Brenowitz E.A.** 1988. Sexual differences in species recognition of avian song// *Nature*, 332: 152–154. **Searcy W.A., Marler P.** 1984. Interspecific differences in the response of female birds to song repertoires// *Z. Tierpsychol.*, 66: 128–142. **Searcy W.A., Nowicki S., Hughes M.** 1997. The response of male and female song sparrows to geographic variation in song// *Condor*, 99: 651–657. **Searcy W.A., Nowicki S., Hughes M., Peters S.** 2002. Geographic song discrimination in relation to dispersal distances in song sparrows// *Am. Nat.*, 159: 221–230. **Searcy W.A., Yasukawa K.** 1996. Song and female choice// *Ecology and evolution of acoustic communication*. Ithaca, London.: 454–473.

Slater P.J.B., Ince S.A. 1979. Cultural evolution in chaffinch song// *Behaviour*, 71: 146–166. **Slater P.J.B., Mann N.I.** 2004. Why do the females of many bird species sing in the tropics?// *J. Avian Biol.*, 35: 289–294.

Smith D.G. 1979. “Leader follower” singing in red-winged blackbirds// *Condor*, 81 (1): 83–84. **Smith W.J.** 1996. Using interactive playback to study how song and singing contribute to communication about behavior// *Ecology and evolution of acoustic communication*. Ithaca, London: 377–397

Sorjonen J. 1986. Song structure and singing strategies in the genus *Luscinia* in different habitat and geographical areas// *Behaviour*, 98: 275–285.

Spencer K.A., Wimprenny J.H., Buchanan K.L. 2005. Developmental stress affects the attractiveness of male song and female choice in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*)// *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 58: 423–428.

Stoddard P.K. 1996. Vocal recognition of neighbours by territorial passerines// *Ecology and evolution of acoustic communication*. Ithaca, London: 356–374.

Suthers R.A. 2004. How birds sing and why it matters// *Nature’s Music: The Science of Birdsong*. San Diego, CA: 276–299.

Thorpe W.H. 1961. *Bird-song: The Biology of Vocal Communication and Expression in Birds*. London, New York, 256 p.

Todt D. 1981. On functions of vocal matching: effect of counter-replies on song post choice and singing//*Z. Tierpsychol.*, 57 (1): 73–93. **Todt D., Hultsch H.** 1996. Acquisition and Performance of song repertoires: ways of coping with diversity and versatility//*Ecology and evolution of acoustic communication*. Ithaca, London: 79–96.

Vallet E., Kreutzer M. 1995. Female canaries are sexually responsive to special song phrases//*Anim. Behav.*, 49: 1603–1610. **Vallet E., Beme I., Kreutzer M.** 1998. Two notes syllables in the canary songs elicit high levels of sexual display//*Anim. Behav.*, 55: 291–297.

Wasserman F.E. 1977. Intraspecific acoustical interference in the white-throated sparrow//*Anim. Behav.*, 25 (4): 949–952.

Weary D.M., Krebs J. R., Eddyshaw R., McGregor P.K., Hord A. 1988. Decline in song output by great tits: exhaustion or motivation?//*Anim. Behav.*, 36 (3): 1242–1244.

Vehrencamp S.L. 2000. Handicap, index, and conventional signal elements of bird song//*Animal Signals: Signalling and Signal Design in Animal Communication*. Trondheim: 277–300. **Vehrencamp S.L.** 2001. Is song-type matching a conventional signal of aggressive intentions?//*Proc. R. Soc. Lond. B*, 268: 1637–1642.

Whitney C.L., Miller J. 1987. Distribution and variability of song types in the wood thrush//*Behaviour*, 103: 49–67.

Wiley R.H., Hartchwell B.G., Davies N.B. 1988. Recognition of individual males songs by female dunnocks: A mechanism increasing the number of copulatory partners and reproductive success//*Ecology*, 2: 145–153.

Yasukawa K. 1981. Song repertoires in the red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*) – a test of the Beau-Geste hypothesis//*Anim. Behav.*, 29: 114–125.

Yasukawa K., Searcy W.A. 1985. Song repertoires and density assessment in red-winged blackbirds – further tests of the Beau-Geste hypothesis//*Behav. Ecol. Sociobiol.*, 16: 171–175.

Summary

I.R. Boeme, M.Y. Goretskaya. **Vocal communication of birds: new problems, puzzles, solutions search**

The problems of passerine bird vocal communication are discussed. The special attention has been paid to song signal function. Bird song may be an “honest” signal of mate quality. It reflects physiological (hormonal level) and psychological (stress level) condition of males. Injection of antigen changed the ratio of phrases in songs as well as caused changes in song frequency characteristics and in corticosterone level in the Russian Canaries. The causes of song type repertoire increase and the repertoire functions are described on the base of our own and literature date. The role of song in acoustic communications and in the maintenance of communicative network is shown for European and tropical species. A recently razed topic in birds vocalization – the problem of singing females is discussed as well.

Песня птиц как микрокосм современной науки: между биоакустикой и лингвистикой

В.В. Иваницкий

Россия, Москва, МГУ им. М.В.Ломоносова

e-mail: vladivanit@yandex.ru

*«Звуки, издаваемые птицами,
во многих отношениях представляют
ближайшую аналогию языка»
Чарльз Дарвин*

Невиданный всплеск интереса представителей разных областей науки к песне птиц, свидетелями которого мы являемся в последние годы, вызван многими причинами, но, в первую очередь, уникальной двойственной природой песни и своеобразием механизмов ее развития в онтогенезе. Благодаря способности к вокальному обучению структурные особенности видоспецифической песни у певчих птиц (Oscines) независимо передаются от поколения к поколению и по генетической линии, и по каналам культурной преемственности. Эта двойственная природа песни упоминалась еще Чарльзом Дарвином в его книге «Происхождение человека и половой отбор» (1871) и была детально изучена биоакустиком во второй половине прошлого столетия (Thorpe, 1954, 1958; Konishi, 1965; Konishi, Nottebohm, 1969).

В последние годы феномен песни вновь оказался в фокусе внимания орнитологов, биоакустиков и нейрофизиологов и одновременно стал поистине воодушевляющим открытием для многих представителей гуманитарного крыла науки, увидевших в песне близкую аналогию с человеческой речью и в этой связи даже питающих надежду отыскать биологические корни языка (Doupe, Kuhl, 1999; Okanoaya., 2004; Bolhuis et al., 2010; Beckers et al., 2012; Collier et al., 2014; Miyagawa et al., 2014).

Ярким свидетельством интереса гуманитариев к изучению песни птиц можно считать предисловие к недавнему сборнику работ на эту тему, написанное Робертом Беруиком и Ноэмом Хомским – двумя видными американскими лингвистами (Berwick, Chomsky, 2013). Название сборника: «Песня птиц, речь и язык: исследования эволюции сознания и мозга» звучит амбициозно, но вполне в духе времени. Любопытно, что Хомский – в недавнем прошлом непримиримый критик «языковых» проектов с «говорящими» обезьянами, весьма благожелательно и с явной заинтересованностью комментирует исследования орнитологов, биоакустиков, этологов и физиологов, выявляющие все более глубокое сходство между поведенческими, онтогенетическими

и физиологическими механизмами вокализации певчих птиц и языкового поведением человека. Причина лояльности мэтра коренится, как можно думать, в близком соответствии современных представлений о природе песни птиц его идеям о врожденной языковой компетенции у человека. По мысли Хомского, врожденная языковая компетенция («врожденное знание универсальных основ грамматики»), обеспечивает быстрое и притом самостоятельное вхождение ребенка в сообщество носителей любого языка (включая, например, жестовый язык глухонемых) и представляет собой неповторимую биологическую особенность вида *Homo sapiens*, которая кардинальным образом отличает его от всех прочих живых существ.

Синтаксическая организация и проявления памяти в песне птиц

Наличие синтаксиса неизменно упоминается в ряду тех интригующих черт птичьих песен, которые сближают их с речью или текстом. Изучение синтаксических закономерностей в построении последовательностей дискретных и стереотипных сигналов выглядит в особенности актуальным в свете данных о чрезвычайной сложности «акустических текстов» у некоторых видов певчих птиц. Для примера можно указать бурого пересмешника (*Toxostoma rufum*) (Kroodsma, Parker, 1977), обыкновенного крапивника (*Troglodytes troglodytes*) (Kroodsma, 1980), обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris*) (Eens et al., 1989), болотную камышевку (*Acrocephalus palustris*) (Darolova et al., 2012) и корольковую пеночку (*Phylloscopus proregulus*) (Ivanitskii, Marova, 2012). Самцы этих видов оперируют сотнями элементарных фонетических единиц (нот), создавая из них множество (сотни и тысячи) вокальных паттернов разного уровня (слогов, фраз, строф и т.д.). Известно, например, что в репертуаре самцов южного соловья (*Luscinia megarhynchos*) может содержаться до 280 разнотипных песен, каждая из которых в свою очередь состоит из множества нот и фраз, т.е. представляет собой довольно сложную вокальную конструкцию (Hultsch, Todt, 1981; Sprau, Mundry, 2010).

Не удивительно, что изучение синтаксиса птичьих песен стало ныне одним из самых бурно развивающихся направлений в биоакустике, тем более что благодаря цифровой технике появились возможности записывать и анализировать фонограммы практически неограниченной длительности и использовать для анализа сложных последовательностей сигналов мощные статистические методы. Для примера назовем подходы, основанные на теории социальных сетей (Sasahara et al., 2012), методах лингвистики (построение «деревьев суффиксов») (Markowitz et al., 2013) и теории информации (анализ *n*-грамм) (Briefer et al., 2010).

В этом сообщении мы приведем результаты исследований синтаксической организации песни разных видов камышевок (*Acrocephalus*), пеночек (*Phylloscopus*) и соловьев (*Luscinia*), выполненных нами за минувшее десятилетие, а также попытаемся обрисовать некоторые перспективы дальнейшего продвижения этого направления.

Известно, что песня птиц представляет собой сигнально-информационную систему, включающую несколько уровней организации, на каждом из которых используется особый синтаксис – свод правил, регламентирующий последовательность исполнения вокальных компонентов (паттернов), принадлежащих данному уровню организации песни. Например, это могут быть ноты или слоги (устойчивые сочетания 2–3 нот) в составе фразы. Затем это могут быть фразы в составе отдельной (единичной) песни и, наконец, отдельные песни по ходу вокальной сессии (у видов с раздельной или дискретной манерой пения). Во всех случаях речь идет лишь о стереотипных паттернах, которые многократно повторяются по ходу пения данного исполнителя и зачастую присутствуют в индивидуальных репертуарах многих особей из данной популяции. Подобные повторяющиеся вокальные конструкции можно рассматривать как единицы рекомбинации – на данном уровне организации далее не делимые, т.е. как единицы запоминания и воспроизведения песни.

Таким образом, свидетельством запоминания, доступным для непосредственного изучения, можно считать многократные повторения вокальных паттернов по ходу исполнения песни и их присутствие в репертуарах разных особей. Разнообразие, протяженности и совокупные объемы таких паттернов изменяются на видовом, популяционном и индивидуальном уровнях. Одни паттерны, подобно сложным песням зяблика (*Fringilla coelebs*), повторяются раз за разом почти с абсолютной точностью (Catchpole, Slater, 2008), другие, как например, песни пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*), имеющие довольно сложную структуру, исполняются со значительными вариациями, причем склонность к варьированию песни у разных исполнителей выражена в разной степени (Gil, Slater, 2000). Наконец, рекламное пение камышевки-барсучка (*Acrocephalus schoenobaenus*) иллюстрирует тип акустических систем с ярко выраженным доминированием случайного комбинирования и дефицитом устойчивых сочетаний элементарных вокальных компонентов, эмиссия которых, как предполагают, не отражает запоминания порядка их следования, а представляет собой стохастический процесс, протекающий на принципах самоорганизации (Панов и др., 2004).

Во всем многообразии типов синтаксиса выделяются два базовых варианта: линейный и комбинаторный. В первом случае очередность исполнения вокальных компонентов строго фиксирована (рис. 1, А). Число перестановок (реверсий очередности) минимально или их не бывает вовсе. Преобладают жестко организованные, строго стереотипные вокальные конструкции и последовательности, которые мы будем называть программами (Иваницкий и др., 2013).

Напротив, комбинаторный синтаксис подразумевает относительно свободные изменения порядка исполнения вокальных компонентов (рис. 1, Б). После каждого исполненного компонента в разных случаях может следовать разное продолжение. В пении широко используется рекомбинации – произвольное варьирование очередности исполнения

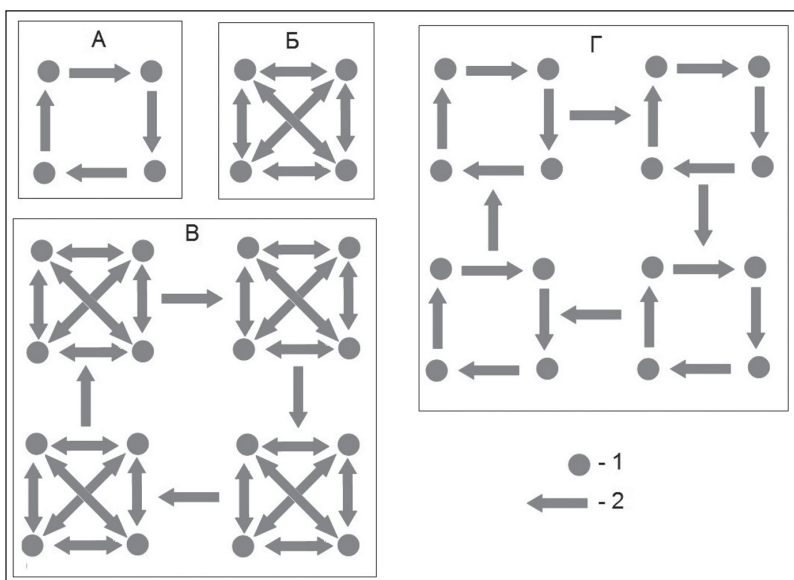


Рис. 1. Основные варианты синтаксической организации песни птиц.

Обозначения: 1 – стереотипные вокальные паттерны (например, типы песен); 2 – переключения между разными паттернами. А – линейный синтаксис (голосистая пеночка); Б – комбинаторный синтаксис (бурая пеночка); В – группирование при сочетании линейного и комбинаторного синтаксиса (корольковая пеночка); Г – группирование при линейном синтаксисе (восточный соловей).

Fig. 1. Basic variants of the syntactical organization of the bird song.

Designations: 1 – stereotypic vocal patterns (for example, song types); 2 – switches between various patterns. А – linear syntax (*Phylloscopus schwarzi*); Б – combinatorial syntax (*Ph. fuscatus*); В – grouping based on combination of the linear and combinatorial syntaxes (*Ph. proregulus*); Г – grouping based on the linear syntax (*Luscinia luscinia*).

в рамках того набора вокальных компонентов, который доступен на данном уровне организации песни. Способность птиц к рекомбинации, базирующейся на комбинаторном синтаксисе, заслуживает, на наш взгляд, особого внимания, будучи близким аналогом умения генерировать и понимать бесконечное множество высказываний из ограниченного числа слов, которое признается одним из фундаментальных проявлений языковой компетенции у человека (Пинкер, 2009).

Судя по имеющимся данным, синтаксическая организация песни подвержена индивидуальным вариациям и в целом эволюционирует довольно быстро. Например, строго линейный синтаксис в песне дикой белоспинной мунии (*Lonchura punctulata*) сменился преимущественно комбинаторный синтаксис песни домашней японской амидины всего за 240 лет ее domestikации (Оканоу, 2004). Частота рекомбинаций нот в отдельных песнях у разных самцов пеночки-веснички заметно различается, вследствие чего у некоторых исполнителей стереотипные типы песен выделяются с достаточной четкостью, тогда как у других самцов разделить все множество исполняемых песен на отдельные типы из-за обилия рекомбинаций практически невозможно (Gil, Slater, 2000).

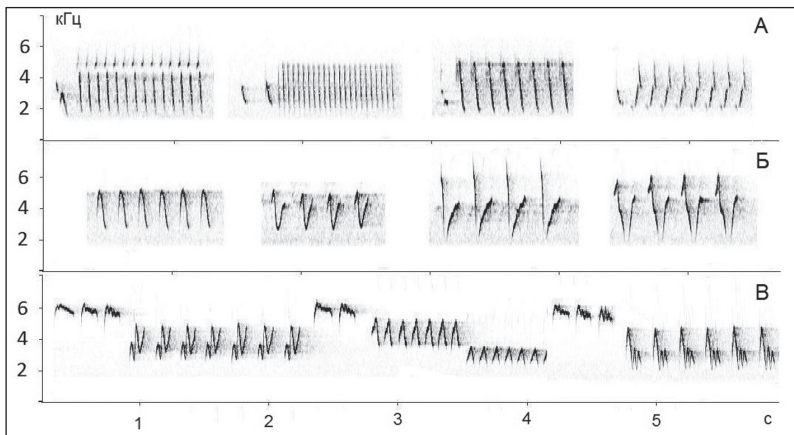


Рис. 2. Образцы рекламной вокализации пеночек.

А – голосистая пеночка (единичные песни); Б – бурая пеночка (единичные песни); В – корольковая пеночка (фрагмент слитной песни). По вертикальной оси – частота в кГц; по горизонтальной оси – отсчет времени в секундах.

Fig. 2. Samples of the advertising vocalization of *Phylloscopus* warblers.

А – *Ph. schwarzi* (singular songs); Б – *Ph. fuscatus* (singular songs); В – *Ph. proregulus* (fragment of continuous song). Y-axis – frequency in kHz; x-axis – time in seconds.

Значительные различия синтаксиса песни можно видеть при сравнении близкородственных видов, например, бурой (*Phylloscopus fuscatus*) и голосистой (*Ph. schwarzi*) пеночек (рис. 2). Пение голосистой пеночки представляет собой типичный пример линейного синтаксиса. Это высоко детерминированный процесс, обладающий периодической (циклической) организацией. Все типы песен (преимущественно короткие трели), составляющие индивидуальный репертуар самца этого вида (до 22), исполняются по определенной программе. Закончив исполнение программы, самец тут же начинает исполнять ее с самого начала. Напротив, у бурой пеночки последовательность исполнения типов песен, фонетически и по звучанию очень похожих на песни голосистой пеночки, является преимущественно случайной. Обширные индивидуальные репертуары самцов этого вида включают до 60–70 типов песни, частота исполнения которых резко различается (Ivanitskii et al., 2012).

На разных уровнях организации песни может использоваться разный синтаксис (рис. 1, В). Так, у чернобровой камышевки (*Acrocephalus bistrigiceps*) при построении отдельных песен широко используется комбинаторика (перестановки фраз внутри песни), тогда как последовательность разнотипных песен преимущественно линейна (Иваницкий и др., 2008).

В песне корольковой пеночки, структура которой отличается чрезвычайной сложностью (рис. 2), на разных уровнях организации также используется разный синтаксис. Пение этой птицы представляет собой непрерывную череду звонких и очень разнообразных трелей, быстро сменяющих друг друга. Репертуары самцов исключительно богаты и включают от 184 до 269 (в среднем 216.4 ± 22.3) типов трелей. Основным структурным подразделением песни являются вокальные композиции, состоящие из большого числа разнообразных трелей. Внутренняя организация композиций базируется на относительно свободном комбинировании последних. Каждая композиция содержит уникальный набор взаимно ассоциированных трелей (до 20). Все трели типичны именно для данной композиции и, как правило, не встречаются в составе других композиций. Таким образом, композиции имеют четкую комбинаторную структуру. Порядок следования компонентов, составляющих данную композицию, меняется по ходу ее исполнения. Продолжительность композиций варьирует от 9.9 до 68.6 с (в среднем 30.5 ± 12.6 с). Индивидуальный репертуар включает до 20 разных композиций, которые обычно исполняются по нескольким (4–6) программам, предусматривающим строгую очеред-

ность их исполнения. Продолжительность таких программ – от 25 до 275 с (в среднем 101.3 ± 60.2 с). Одна программа содержит от 2 до 11 (в среднем 3.7 ± 2.1 , медиана – 3) композиций. Порядком их следования друг за другом подчиняется линейному синтаксису, то есть остается неизменным при повторных исполнениях данной программы (Иваницкий, Марова, 2010; Ivanitskii, Marova, 2012).

Таким образом, корольковая пеночка представляет собой пример исполнителей, которые не только запоминают огромное множество элементарных компонентов песни (трелей, типов песен), но одновременно способны также группировать их друг с другом, т.е. «делить в уме» на четко разграниченные подмножества.

Впервые способность к группированию типов песен в вокальные композиции с фиксированным составом («гнезда») была описана на примере туркестанского подвида южного соловья (*Luscinia megarhynchos hafizi*) (Панов и др., 1978). Впоследствии синтаксическая организация и онтогенез песни европейского подвида этого вида (*L. m. megarhynchos*) стали объектом детальных экспериментальных исследований немецких орнитологов (Hultsch, Todt, 1989; Todt, Hultsch, 1998; Todt et al., 2001). В опытах по обучению песне молодых южных соловьев, взятых из гнезд птенцами, ими было установлено, что ученик запоминает обучающую фонограмму («пение учителя») двояким образом. Во-первых, он запоминает весь набор типов песен, прослушанных в течение нескольких сеансов обучения. Они образуют в памяти так называемую «контекстную группу» – несколько десятков (от 20 до 60) типов песен, исполняемых обычно одна за другой, хотя очередность их следования варьирует. Песни из разных контекстных групп, в отличие от песен одной группы, по ходу исполнения обычно не перемешиваются. Во-вторых, все множество песен из данной «контекстной группы» фиксируется в памяти в виде коротких кластеров («упаковок»), состоящих из нескольких взаимно ассоциированных типов песен (в среднем 4, максимально до 7). Песни из одной «упаковки», исполняются вместе чаще, чем вместе с другими песнями из данной «контекстной» группы. Таким образом, молодой южный соловей запоминает обучающую фонограмму (= пение учителя) и как целое – в виде «контекстной группы», и по частям – в виде набора «упаковок».

Отмечается, что при исполнении песни южный соловей относительно свободно комбинирует и отдельные песни в составе «упаковок» («гнезд»), и отдельные «упаковки» в составе «контекстных групп» (Панов и др., 1978; Hultsch, Todt, 1989; Todt, Hultsch, 1998).

В противоположность этому восточный соловей (*Luscinia luscinia*) привержен главным образом линейному синтаксису. Интригующая способность восточных соловьев к исполнению разных типов песен по строгой очередности хорошо известна (Naguib, Kolb, 1992; Griebmann, Naguib, 2002). Однако специальных исследований синтаксиса песни этого вида до сих пор произведено не было. Кроме того, все ранее выполненные исследования песни восточного соловья затронули лишь популяции, локализованные на крайнем западе ареала вида в зоне вторичного контакта с южным соловьем и в значительной мере испытывающие влияние вокализации этого вида. Межвидовое акустическое копирование широко распространено во всех изученных к настоящему времени смешанных популяциях восточного и южного соловья. В условиях симпатрии пение многих, а иногда и большинства восточных соловьев содержит заимствования из репертуаров южных соловьев (Vokurkova et al., 2013).

Мы проанализировали организацию песни восточного соловья на материале фонограмм большого числа самцов, записанных в самом центре ареала этого вида (Московская, Курская, Костромская области РФ). Получены данные по составу индивидуальных репертуаров, степени их сходства у разных самцов и зависимости сходства репертуаров от расстояния между исполнителями. Но основное внимание мы уделим синтаксису песни. Мы попытались выяснить, насколько строго соблюдается очередность следования типов песен на протяжении вокальных сессий, существуют ли в изученной популяции универсальные синтаксические модели и насколько широким является их распространение. Также нас интересовал вопрос, существуют ли в пении восточного соловья группы взаимно ассоциированных типов песен, аналогичные вышеописанным «упаковкам» южного соловья?

Оказалось, что в составе индивидуальных репертуаров многие типы песен восточные соловьи исполняют один за другим в строгой очередности. При этом некоторые последовательности, включающие до 6 типов песен, в точности повторяются у разных самцов, обитающих на значительном пространстве. В составе репертуаров имеются фиксированные программы, объединяющие до 6 взаимно ассоциированных типов песен, исполняемых в строгой очередности. В большинстве случаев исполнение программы начинается с первой песни, но может оборваться на любой песне из числа включенных в данную программу. Последовательность исполнения разных программ в составе репертуара зачастую также фиксирована. Все разнообразие типов песен и вся совокупность синтаксических связей между ними

образуют обобщенную модель популяционного уровня, на основе которой отдельные самцы формируют свои репертуары. Существование таких моделей обеспечено значительным сходством индивидуальных репертуаров (наборов типов песен) у птиц изученной популяции (Иваницкий и др., 2013).

В московской популяции восточного соловья мы обнаружили универсальные упаковки, свойственные многим самцам, обитающим, в сущности, по всему городу и даже далеко за его границами. Подобные упаковки, наряду с собственно типами песен, составляют неотъемлемую часть вокальной культуры любой популяции восточного соловья (Иваницкий и др., 2014).

Стабильность синтаксиса нередко соблюдается вопреки варьированию компонентов данного уровня. Например, любопытным проявлением устойчивости ассоциативных связей между разными типами песен у восточного соловья можно считать «грамматически правильное» употребление их усеченных вариантов. Это чаще всего свистовые композиции («запевки») в начале популярных типов песен. Иногда исполняются только «запевки», в других случаях к ним добавляются и другие компоненты, например, несколько широкополосных посылок или полные трели из центральной части песни. Отметим также, что по ходу вокальных сессий именно усеченные варианты чаще всего повторяются подряд. Удивительно при этом, что ни усечение песен, ни даже их серийное исполнение в усеченном (равно как и в полном) виде обычно не меняют их положения по отношению к другим песням. Еще одно проявление подобной «грамматической правильности» касается вокальных секвенций, образованных сериями вокальных компонентов, например, сериями нот или сериями типов песни. Характерно, что очередность следования разнотипных серий сохраняется неизменной вопреки широкой изменчивости числа компонентов. В предельном случае это может быть единственный компонент, но он обязательно будет исполнен в том месте, где положено находиться серии данного типа.

Проблема незавершенного исполнения («усечения») вокальных конструкций может рассматриваться на разных уровнях организации песни. Хорошо известно, что и полные, и усеченные варианты песен всегда исполняются с самого начала. Например, зяблик, часто исполняющий усеченные песни, едва ли способен запеть с середины песни. Интересно, что этот же принцип – «всегда начинать с начала» распространяется и на вокальные конструкции более высокого уровня организации, например, зафиксированные в памяти последовательно-

сти типов песен (программы). Еще один любопытный параллелизм касается числа вокальных компонентов, исполняемых подряд в составе одной серии. Число нот или фигур, образующих отдельные строфы внутри песни восточного соловья, в разных исполнениях одного и того же типа песен подвержено значительным вариациям. В то же время последовательность исполнения строф при этом, как правило, остается неизменной, то есть характерной для данного типа песен. Ту же закономерность мы видим и на более высоком уровне. Число серийных повторений типов песен в составе вокальных сессий садовой камышевки или восточного соловья никак не отражается на очередности их исполнения. Таким образом, синтаксические правила, регламентирующие построение птичьей песни, во многих случаях оказываются сквозными и реализуются на всех уровнях ее организации.

У некоторых видов камышевок при построении вокальных конструкций разной длительности используется разный синтаксис. Хотя камышевки в целом явственно тяготеют к слитному пению, длительность отдельных вокальных конструкций подвержена значительной изменчивости. Например, в пении садовой (*Acrocephalus dumetorum*), болотной, индийской (*Acrocephalus agricola*) и тонкоклювой (*A. melanopogon*) камышевок имеется два режима пения: короткие и длинные песни. В первом случае на сонограмме вокализация выглядит как типично разделенная, во втором – как слитная. Обычно по ходу вокальной сессии исполняется подряд несколько коротких песен, затем одна длительная, потом снова короткие песни и т.д. При этом все короткие песни обычно являются типичными импровизациями, т.е. каждая из них представляет собой уникальную акустическую конструкцию (но одинаковые компоненты – ноты или слоги, могут использоваться в разных песнях). Напротив, для длинных песен типичны стереотипные вокальные композиции («мотивы»), которые в неизменном виде повторяются полностью или частично в ходе пения особи. У тонкоклювой камышевки общая длительность отдельных композиций, включающих до 45 нот 18 разных типов, достигает 7.4 с. Одна длинная песня может содержать до 6 полных серийных повторений одной композиции (чаще 2–3), после чего, не прекращая пения, самец может переключиться на другую композицию (Иваницкий, Бочкарева, 2008). В сплошном интенсивном пении садовых камышевок мы отмечали последовательности с идентичной очередностью исполнения до 15 разных вокальных конструкций (по характеру организации, длительности и степени сложности их можно считать аналогом «типов песен») (Иваницкий и др., 2006, 2009).

Существует ли некий критический объем информации, который способны вместить нейронные структуры головного мозга певчих птиц, ответственные за воспроизведение песни? Известно, что пение, а следовательно и функционирование сирикса у певчих птиц, обеспечивается чрезвычайно сложным и притом весьма объемным комплексом взаимосвязанных нервных центров. Этот комплекс является уникальной анатомической чертой певчих птиц и отсутствует у всех прочих пернатых, включая и ближайших родичей, то есть, кричащих воробьиных. Выполнен целый ряд исследований, свидетельствующих о том, что относительные размеры и общий объем вокальных центров у поющих самцов больше, чем у не поющих самок, а у видов со сложной песней – больше, чем у видов с простой песней. Общий вывод состоит в том, что обладание сложной песней требует немалых ресурсов объема головного мозга, в чем можно усматривать своеобразную «плату за совершенство» (Catchpole, Slater, 2008).

Подобную точку зрения можно принять в качестве рабочей гипотезы, однако в ее адрес нередко звучат и критические высказывания. Во-первых, корреляции между сложностью песни и объемом вокальных центров обнаруживались не во всех исследованиях, проведенных с целью их поиска. Кроме того, взгляд на память как на некий сосуд, емкость которого зависит исключительно от его физического объема, едва ли можно признать даже в качестве очень приблизительной аналогии. Память по природе своей ассоциативна. Каждому человеку ничего не стоит выучить связный текст из сотни, к примеру, слов, но запомнить точную последовательность из ста безликих цифр (а тем более пяти-шестизначных чисел) смогут лишь немногие. Мы быстро и прочно запоминаем все новое, что пробуждает наши воспоминания или касается нашего прошлого опыта. Прочая новизна хранится в памяти недолго. Таким образом, сосуд человеческой памяти устроен парадоксально, ибо его емкость увеличивается по мере заполнения. «Приходилось признать, что объем его памяти не имеет ясных границ» – так резюмировал свои многолетние наблюдения за известным в 1920-х и 1930-х годах мнемонистом («господином Ш»), выдающийся советский психолог А.Р. Лурия (1979).

Не так ли обстоит дело и у пернатых? Быть может, обладание сложной песней не только не требует анатомической дани с «головного мозга», но и создает предпосылки для дальнейшего усложнения песни? В основе феноменальной памяти «господина Ш» лежала его уникальная способность ассоциировать объекты запоминания с внутренними зрительными образами. Несколько упрощая, можно сказать,

например, что он запоминал номер телефона, как короткий фильм, отдельные визуальные элементы которого ассоциировались с цифрами. Один из механизмов вокальной памяти у птиц может состоять в том, что разные конструкции взаимно ассоциируются, то есть запоминаются не независимо друг от друга, а как единое целое.

Объем вокальной памяти у птиц принято оценивать числом вокальных компонентов того или иного уровня. Как правило, подсчитывают объем репертуара – или число нот (слогов), или число типов песен. Но когда число «единиц запоминания» переваливает несколько сотен и приближается к тысяче, поневоле можно задаться вопросом, а только ли в памяти здесь дело? Нет ли у птиц некоего дополнительного механизма, генерирующего столь внушительное разнообразие вокальных паттернов? Думается, в роли такого механизма вполне может выступать, например, склонность данного вида к перманентной импровизации и способности к заимствованию внешних вокальных конструкций (имитации). Пример вокальной системы такого «импровизационно-имитационного» типа описан Г.Н. Костиной и Е.Н. Пановым (1979) у черной каменки (*Oenanthe picata*). Вокальная активность самцов этого вида выглядит как непрерывное творчество. В репертуаре каждого исполнителя имеется несколько десятков относительно простых вокальных элементов – нот, фигур, слогов, из которых создается практически бесконечно разнообразие вокальных конструкций (единичных песен). При таком положении вещей сходные и даже вовсе одинаковые «типы песен» в программе данного исполнителя даже при самом свободном комбинировании исходных элементов могут быть исполнены числом случайно, ведь общий объем вокальной продукции певчих птиц вообще и каменок в частности очень велик. В разгар акустической активности холостой самец исполняет, по видимому, не менее 2000–2500 песен за день.

Таким образом, нельзя исключать, что некоторые вокальные системы птиц могут относиться к тому классу систем, которые иногда называют «открытыми». В этом случае индивидуальные репертуары, в самом деле, «открыты» для процессов перманентных изменений, в ряду которых можно назвать следующие: 1) постоянное изобретение все новых и новых вокальных компонентов; 2) заимствование вокальных компонентов из репертуаров других особей – как своего, так и других видов; 3) выпадение («забывание») вокальных компонентов из репертуара.

Различия между «открытыми» (динамичными, лабильными) и «закрытыми» (статичными, консервативными) вокальными система-

ми можно показать на примере бурой и голосистой пеночек. Мнемонические способности последней, несомненно, выглядят убедительно. Как уже упоминалось, самцы этого вида могут запомнить последовательность исполнения свыше двадцати дискретных вокальных конструкций (типов песни). Заметим, что это не выглядит простой задачей даже для человека, которому требуется, например, запомнить последовательность из двадцати различных слов, не имеющих очевидных смысловых связей друг с другом. Чтобы оценивать способности голосистой пеночки в полной мере, полезно отметить, что паузы между песнями у этого вида обычно довольно длинные. Но даже самые длинные паузы (до 20–30 секунд), как правило, не изменяют принятый порядок выполнения программы. После паузы самец неизменно исполняет тот тип песни, который должен звучать в данном месте. Длинные паузы между песнями обуславливают довольно большую продолжительность вокальных программ. Например, исполнение полной программы, включающей 22 типа песен, занимало 160–190 секунд. Таким образом, здесь перед нами типичная «закрытая» система – жестко организованная и консервативная.

Индивидуальный репертуар самца бурой пеночки намного больше и включает свыше 60–70 типов песен. Точное число по ряду причин определить затруднительно. Новые типы песен «возникают» по ходу вокальной сессии практически постоянно, как будто исполнитель их время от времени их «придумывает» и тут же пускает их в дело. Примечательно, что ритм исполнения новых типов песен по ходу вокальной сессии поддерживается относительно постоянный, тогда как число типов песен, исполненных многократно, неуклонно падает. Возникает впечатление, что при пении параллельно работают два механизма. Один извлекает стереотипные песни из памяти, другой творит новые вокальные конструкции. Примечательна и общая структура репертуара бурой пеночки. У каждого самца имеются от 3 до 7 «любимых» типов песен, которые исполняются то и дело. Хотя у разных самцов такие «любимчики» составляют всего от 4.6 до 10.7% от объема репертуара, на их долю приходится от 17.3 до 40.9% совокупного числа исполненных песен. Все остальное – это редкие типы песен, многие из которых даже на длительных фонограммах (до 250 песен) удастся отметить только однажды. При таком положении вещей едва ли существует возможность запоминать порядок исполнения разных типов песен, и бурые пеночки, похоже, даже не пытаются этого делать.

Зато бурые пеночки легко заимствуют типы песен, исполняемые соседними самцами. В их поселении, изученном В. Форстмайером (Forstmeier, 2001) на побережье Охотского моря, индивидуальные репертуары самцов претерпевали значительные изменения по ходу репродуктивного цикла. Соседние самцы постепенно перенимали друг у друга разные типы песен, отчего их репертуары в середине сезона стали более сходными, нежели сразу по прилету. Не исключено, что подобная восприимчивость облегчается свободным синтаксисом, когда последовательность исполнения типов песни в большой степени произвольна. Самец бурой пеночки волен выучить любой новый напев, не испытывая никаких сомнений относительно того, где именно его следует исполнять. В ином положении находится самец голосистой пеночки: на фоне жесткой, да еще вдобавок циклической, организации репертуара ассимилировать вокальные инновации очень трудно, ведь ради этого придется нарушить привычный порядок исполнения.

Заключение

«Хомскинианская революция», преобразившая ландшафт мировой лингвистики, оказала мощное и многообразное влияние на многие научные направления. Не избежала его и этология, причем, как и следовало ожидать, наиболее восприимчивы к новым идеям оказались те ее разделы, которые нацелены на изучении коммуникации животных. Ныне орнитологи и биоакустики вносят весомый вклад в общий пул ссылок на работы Ноэма Хомского (которому, как неоднократно сообщалось в СМИ, и без того принадлежит абсолютный рекорд по числу прижизненных цитирований). Как следствие, в настоящее время изучение синтаксической организации песни птиц стало одним из модных направлений, привлекающим к себе не только зоологов, но и специалистов из гуманитарной сферы. Рост интереса к песне птиц и накопление сведений об этом предмете в последнее десятилетие приобрели поистине лавинообразный характер (поисковик Google по запросу на «bird song study» возвращает до 10 миллионов ссылок).

Исследования последних лет подтвердили правоту Чарльза Дарвина и убедительно продемонстрировали, что песня птиц, действительно, может рассматриваться как близкий структурный аналог языка. Сформировавшиеся в процессе эволюции способности птиц к вокальному обучению и высокое совершенство их голосового аппарата обусловили появление у них уникальной системы акустической коммуникации. Многие важные черты птичьей песни (принципы построения, структурная сложность, особенности онтогенеза, нейрофизиологическое обеспечение) находят очевидные параллели в речевом

поведении человека. Среди всех изученных к настоящему времени систем общения животных песня птиц выглядит наиболее точной имитацией некоторых поведенческих и физиологических паттернов речи и, похоже, справедливо рассматривается как привлекательная модель для исследований принципов построения и путей эволюции сигнально-информационных систем, включающих механизмы генетической детерминации, вокального обучения, обширные акустические репертуары и их сложную синтаксическую организацию.

Проблема синтаксиса рекламной вокализации певчих птиц в настоящее время интенсивно исследуется методами нейрофизиологии, моделирования и в поведенческих экспериментах. Но спектр используемых объектов, как это всегда бывает в экспериментальной науке, пока остается очень узким. Поэтому не менее важный вклад в разработку этой проблемы могут внести, как мы полагаем, полевые исследования, нацеленные на выявление и анализ всего разнообразия синтаксических схем, существующих в рекламной вокализации певчих птиц. Особый интерес, на наш взгляд, может представлять изучение синтаксической организации песни у видов с богатыми акустическими репертуарами и слитной манерой пения (жаворонки, камышевки). Заслуживает внимания и способность птиц к вокализации импровизационного типа, базирующейся на комбинаторном синтаксисе, их умение генерировать и адекватно воспринимать огромное разнообразие вокальных конструкций, состоящих из ограниченного набора исходных элементов. В противоположность быстрому росту наших знаний о природе стереотипных акустических паттернов, поведенческие и нейрофизиологические механизмы вокальной импровизации на всех уровнях организации песни в настоящее время остаются изученными поверхностно.

Литература

- Иваницкий В.В., Антипов В.А., Марова И.М.** 2014. Алгебра и гармония в песне восточного соловья//Природа, 2: 18–27. **Иваницкий В.В., Бочкарева Е.Н.** 2008. Рекламная песня восточной тонкоклювой камышевки *Acrocephalus melanopogon mimica* (Sylviidae): структурно-функциональные и филогенетические аспекты//Зоол. журн., 87 (11): 1348–1360. **Иваницкий В.В., Бочкарева Е.Н., Марова И.М.** 2008. На рубеже между разделной и слитной песней: рекламная вокализация чернобровой камышевки, *Acrocephalus bistrigiceps* (Sylviidae, Aves)//Зоол. журн., 87 (3): 319–330. **Иваницкий В.В., Квартальнов П.В., Марова И.М.** 2006. Акустическая сигнализация и поведение индийской камышевки *Acrocephalus agricola* (Passeriformes, Aves)//Зоол. журн., 85 (8): 971–983. **Иваницкий В.В., Марова И.М.** 2012. Корольковая пеночка – маленький гений большого вокала//Природа,

6: 37–44. **Иванецкий В.В., Марова И.М., Антипов В.А.** 2013. Принципы построения и особенности дифференциации песни в московской популяции восточного соловья (*Luscinia luscinia*, Turdidae)//Зоол. журн., 92 (2): 206–220. **Иванецкий В., Марова И.** 2010. К проблеме вокальной памяти у певчих птиц: сверхсложные акустические конструкции в песне корольковой пеночки (*Phylloscopus proregulus*)//Докл. РАН, 432 (3): 426–429. **Иванецкий В.В., Марова И.М., Бочкарева Е.Н.** 2009. Структура рекламной вокализации садовой камышевки (*Acrocephalus dumetorum*, Sylviidae): существует ли очередность в исполнении разных песен у вида с богатым репертуаром?// Зоол. журн., 88 (3): 326–338.

Костина Г.Н., Панов Е.Н. 1981. Индивидуальная и географическая изменчивость песни у черной каменки (*Oenanthe picata*)//Зоол. журн., 60 (9): 1374–1385.

Лурия А.Р. 1979. Маленькая книжка о большой памяти. Хрестоматия по общей психологии. М.: 193–207.

Панов Е.Н., Костина Г.Н., Галиченко М.В. 1978. Организация песни у южного соловья *Luscinia megarhynchos*//Зоол. журн., 57 (5): 569–581.

Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Рубцов А.С. 2004. Организация песни у камышевки-барсучка, *Acrocephalus schoenobaenus* (Passeriformes, Sylviidae)// Зоол. журн., 83 (4): 464–479.

Пинкер С., 2009. Язык как инстинкт. М., 455 с.

Beckers G.J.L., Bolhuis J., Okanoya K., Berwick R.C. 2012. Birdsong neurolinguistics: songbird context-free grammar claim is premature//NeuroReport, 23: 139–145

Berwick R.C., Chomsky N. 2013. Foreword: A bird's view on human language and evolution//Birdsong, speech, and language. Exploring the evolution of mind and brain. Cambridge, Massachusetts: ix–xii.

Bolhuis J.J., Okanoya K., Scharff C. 2010. Twitter evolution: converging mechanisms in birdsong and human speech//Nature Rev. Neurosci., 11: 747–759.

Briefer E., Osiejuk T.S., Rybak F., Aubin Th. 2010. Are bird song complexity and song sharing shaped by habitat structure? An information theory and statistical approach//J. Theor. Biol., 262: 151–164.

Catchpole C.K., Slater P.J.B. 2008. Bird song: biological themes and variations. Cambridge, 335 p.

Collier K., Bickel B., van Schaik C.P., Manser M.B., Townsend S.W., 2014. Language evolution: syntax before phonology//Proc. R. Soc. B 281: 20140263. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.026>

Darolova A., Kristofik J., Hoi H., Wink M., 2012. Song complexity in male marsh warblers: does it reflect male quality?//J. Ornithol., 153: 431–439.

Doupe A.J., Kuhl P.K. 1999. Birdsong and human speech: common themes and mechanisms//Ann. Rev. Neurosci., 22: 567–631.

Eens M., Pinxten R., Verheyen F. 1989. Temporal and sequential organization of song bouts in the starling//Ardea, 77: 75–86.

Forstmeier W. 2001. Individual reproductive strategies in the Dusky Warbler (*Phylloscopus fuscatus*): female and male perspectives. Unpubl. PhD thesis. Wurzburg, Deutschland. 106 p.

Gil D., Slater P. 2000. Song organization and singing patterns of the willow warbler, *Phylloscopus trochilus*//Behaviour, 137: 759–782.

Grieffmann B., Naguib M. 2002. Song sharing in neighboring and non-neighboring Thrush Nightingales (*Luscinia luscinia*) and its implications for communication//Ethology, 108: 377–387.

Hultsch H., Todt D. 1981. Repertoire sharing and song-post distance in nightingales (*Luscinia megarhynchos* B.)//Behav. Ecol. Sociobiol., 8: 183–188.

Hultsch H., Todt D. 1989. Memorization and reproduction of songs in nightingales (*Luscinia megarhynchos*): evidence for package formation//J. Comp. Physiol. A, 165: 197–203.

Ivanitskii V.V., Marova I.M. 2012. Huge memory in a tiny brain: unique organization in the advertising song of the Pallas's warbler *Phylloscopus proregulus*//Bioacoustics, 21: 87–105. **Ivanitskii V.V., Marova I.M., Malykh I.M.** 2012. Between order and chaos: contrasting syntax in the advertising song of the Dusky (*Phylloscopus fuscatus*) and Radde's (*Ph. schwarzi*) Warblers//J. Ornithol., 153: 337–346.

Konishi M. 1965. The role of auditory feedback in the control of vocalization in the white-throated sparrow//Z. Tierpsychol., 22: 770–778. **Konishi M., Nottebohm F.** 1969. Experimental studies in the ontogeny of avian vocalizations//Avian vocalizations. Cambridge: 22–48.

Kroodsmma D.E. 1980. Winter wren singing behavior: a pinnacle of song complexity//Condor, 82: 357–365.

Kroodsmma D.E., Parker L.D. 1977. Vocal virtuosity in the Brown Thrasher//Auk, 94: 783–785.

Markowitz J.E., Ivie E., Kligler L., Gardner T.J. 2013. Long-range order in canary song//PLoS Comput. Biol. 9 (5): e1003052. doi:10.1371/journal.pcbi.1003052.

Miyagawa S., Ojima S., Berwick R.C., Okanoya K. 2014. The integration hypothesis of human language evolution and the nature of contemporary languages//Front. Psychol. Lang. Sci., 5: 564.

Naguib M., Kolb H. 1992. Vergleich des Strophenaufbaus und der Strophenaufolge an Gesängen von Sprosser (*Luscinia luscinia*) und Blaukehlchen (*Luscinia svecica*)//J. Ornithol., 133: 133–145.

Okanoya K. 2004. The bengalese finch: a window on the behavioral neurobiology of birdsong syntax//Ann. N.-Y. Acad. Sci., 1016: 724–735.

Sprau P., Mundry R. 2010. Song type sharing in common nightingales, *Luscinia megarhynchos*, and its implications for cultural evolution//Anim. Behav., 80: 427–434.

Sasahara K., Cody M.L., Cohen D., Taylor C.E. 2012. Structural design principles of complex bird songs: a network-based approach//PLoS ONE 7(9): e44436. doi:10.1371/journal.pone.0044436.

Thorpe W.H. 1954. The process of song learning in the chaffinch as studied by means of the sound spectrograph//*Nature*, 173: 465. **Thorpe** W.H. 1958. The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the chaffinch *Fringilla coelebs*//*Ibis*, 100: 535–570.

Todt D., **Cirillo** J., **Geberzahn** N., **Schleuss** F. 2001. The role of hierarchy levels in vocal imitations of songbirds//*Cybernetics and Systems*, 32: 257–283.

Todt D., **Hultsch** H. 1998. How songbirds deal with large amounts of serial information retrieval rules suggest a hierarchical song memory//*Biol. Cybern.*, 79: 487–500

Vokurkova J, **Petruskova** T, **Reifova** R, **Kozman** A, **Morkovsky** L et al. 2013. The causes and evolutionary consequences of mixed singing in two hybridizing songbird species (*Luscinia spp.*)//*PLoS ONE* 8 (4): e60172. doi:10.1371/journal.pone.0060172.

Summary

Vladimir V. Ivanitskii. Bird songs as a microcosm of modern science: between bioacoustics and linguistics.

We discuss in this review the current state of research on the syntactic organization of avian song. The occurrence of syntax has been mentioned in a number of intriguing features of bird songs that brings them closer to the human speech or written text. The study of syntactic patterns in the sequences of discrete and stereotyped signals looks particularly relevant in light of the extraordinary complexity of the “acoustic texts” in some species of songbirds. Two basic types of syntax can be recognized in a variety of songs: linear and combinatorial. Also we discuss the modes of grouping of vocal patterns and the manifestations of memory in the song of birds.

e-mail: vladivanit@yandex.ru

**Сопряженный анализ динамики авифауны и климата
континентальных озер Северной Азии в XX – начале XXI ст.
(на примере озера Байкал)**

Ю.И. Мельников

*Россия, Иркутская обл., Байкальский музей Иркутского научного центра,
e-mail: yutel48@mail.ru*

На основе собственных многолетних данных (1968–2014 гг.) и литературных материалов анализируется динамика фауны птиц оз. Байкал на протяжении XX и начала XXI ст. Показано, что климатическая ситуация в конце XX в. является уникальной и обусловлена окончанием цикла климата векового уровня, сопряженного с концом климатического цикла многовекового уровня. Отмечены основные особенности формирования фауны птиц данного района Восточной Сибири. В этот период наблюдались значительные перестройки в фауне птиц оз. Байкал, обусловленные влиянием потепления климата на ее структуру, видовой состав и численность видов, дополнительно осложненные выселениями птиц из Центральной Азии. Несмотря на существенные изменения климата и прибрежных экосистем озера, основное ядро местной фауны птиц остается достаточно постоянным. Новые для региона птицы, в большинстве случаев, являются залетными или малочисленными видами. Значительно повышая видовое богатство птиц оз. Байкал, они слабо изменяли трофическую структуру его экосистем. Обсуждаются причины выявленных изменений.

В настоящее время для Северной Азии характерно существенное потепление климата, которое не могло не отразиться на составе и динамике орнитофауны. В то же время, обобщающих работ, связанных с анализом данного вопроса в Восточной Сибири и на оз. Байкал явно недостаточно (Доржиев, Елаев, 1999; Мельников, 2007; 2009; Попов, 2011; Мельников, Гагина-Скалон, 2013; 2014). Отчасти, это связано с тем, что для подобного анализа необходимо иметь обширные и достоверные материалы за предыдущие периоды времени. Озеро Байкал – один из наиболее изученных регионов России и сведения о его авифауне в конце XIX и первой половине XX столетий отличаются достаточно высокой полнотой и достоверностью (Гагина, 1961). Вместе с тем, имеющиеся материалы за вторую половину XX и начало XXI ст. позволяют провести анализ современного состояния фауны птиц этого региона и выявить её изменения, связанные с динамикой климата этого обширного региона.

Район работ, материал и методика

Озеро Байкал находится почти в центре Азии и отличается большими размерами (длина 635 км, ширина от 25 км до 79.5 км, площадь водного зеркала – 31500 км²) и своеобразным, хорошо изученным

климатом. Значительное влияние на климат его побережий оказывает термическое воздействие вод озера. Наблюдается хорошо выраженное запаздывание почти на месяц сроков наступления сезонов года в прибрежных районах, по сравнению с соседними, отличающимися хорошо выраженными континентальными условиями. Озеро Байкал, в связи с огромной прогреваемой летом массой воды, замерзает поздно и постепенно – с севера на юг. Наиболее глубоководные районы покрываются льдом только к середине зимы – 1-14 января. Сроки ледостава по отдельным годам сильно варьируют – различия достигают 40 дней (например, на юге Байкала у пос. Листвянка от 18 декабря до 1 февраля). Температура воздуха над озером определяется прогревом его водной поверхности и повторяет ход ее изотерм. Все климатические особенности позволяют выделять озеро Байкал в особую климатическую провинцию с относительно мягкой зимой и прохладным летом (Байкал..., 1993).

Горное обрамление озера, с одной стороны, уменьшает влияние внешних условий на климат его котловины, а с другой ограничивает климатическое влияние озера на окружающие территории (Байкал..., 1993). Это позволяет получать достаточно полные и точные сведения о влиянии климата на фауну птиц данного района Восточной Сибири. Котловина озера, с учетом горных склонов обращенных к озеру (максимальные высоты от 1178 до 2840 м), включает 397 видов птиц. Состав фауны меняется с юга на север, что в значительной степени связано с жесткостью климата: в том же направлении заметно увеличивается коэффициент его континентальности (по Ценкеру, он возрастает с 62 до 64), что обуславливает выделение Южно-, Средне- и Северо-Байкальских климатических округов (Байкал..., 1993).

Собственные материалы по фауне птиц озера Байкал собирались в различных его районах с 1968 г. по 2014 г. Кроме того, обработана имеющаяся литература по фауне птиц региона. Использовались стандартные методики учета птиц, а также специальные подходы к анализу фаунистических списков, разделенных на отдельные группы (Равкин, 1976; Песенко, 1982; Равкин, Челинцев, 1990). Поскольку сравнивались фаунистические списки птиц, полученные за большие промежутки времени, наиболее важным является полнота выявления видов за разные периоды времени на различных участках оз. Байкал. В таких случаях они не являются выборочными данными и должны рассматриваться как генеральные совокупности. В связи с этим, сравнение долей разных групп птиц по количеству входящих в них видов не требует применения статистических подходов (Песенко, 1982).

Однако для проверки достоверности выявленных тенденций нами использовались специальные методы непараметрической статистики (Закс, 1976; Песенко, 1982).

Особое внимание было обращено на выявление состава зимней фауны птиц. К зимующим видам отнесены птицы, встречающиеся на Байкале после прекращения осенних миграций до начала их весенних перемещений (вторая половина марта). Выяснено, что птицы, задержавшиеся с осенним отлетом на Северном Байкале, могут перемещаться вдоль побережья озера по мере его замерзания, идущего с севера, достигая южных районов Байкала, где осенняя миграция заканчивается значительно позже. Поэтому началом “холодной” зимовки на оз. Байкал мы считаем полное прекращение осенних миграций на Южном Байкале (ранее середина ноября, в настоящее время – начало декабря) (Мельников, 2014а). Характер формирования зимнего населения птиц указывает на то, что для основной части видов (кроме оседлых и зимующих) “холодные” зимовки являются вынужденными. На основе многолетних работ нами выявлены дополнительные критерии, позволяющие выделить несколько категорий зимующих птиц: оседлые, зимующие, вынужденно зимующие обычные, вынужденно зимующие случайные или очень малочисленные виды, отдельно – птицы, улетевшие из клеток и вольеров (Мельников, Гагина-Скалон, 2013; Мельников, 2014б), поскольку многие из таких птиц способны длительно выдерживать суровые зимние условия и долго живут на воле, необходимо специально выделять эту группу зимующих птиц.

Сравнивались видовые списки и обилие птиц, полученные на озере Байкал в первой половине XX ст. (Гагина, 1961) и аналогичные материалы, собранные во второй половине прошедшего и начале текущего столетий. Поскольку полноценный обзор авифауны оз. Байкал (из-за высокой динамичности населения и сложности его формирования) за последний период отсутствует, мы использовали выполненные в это время обобщающие работы, преимущественно, по отдельным систематическим группам птиц, а также все сведения о находках новых видов (Мельников, Гагина-Скалон, 2014). Анализировалась фауна птиц акватории и прибрежных зон оз. Байкал, а также горных склонов, обращенных к нему, находящихся под непосредственным влиянием его климата, прослеживающимся до гребней наиболее высоких хребтов (Галазий, 2012). По долинам рек, открытым в сторону Байкала, воздействие его климата отслеживалось на метеорологических станциях на расстоянии более 40 км (Шимараев, Старыгина, 2010). Это позволяет получить полную картину влияния климата, наряду

с хорошо учитываемым антропогенным воздействием, на динамику фауны птиц оз. Байкал.

Результаты

В фауне птиц оз. Байкал за 150-летний период выявлено 397 видов. За первую половину XX ст. обнаружено 317 видов птиц. Во второй половине XX и начале XXI ст. не отмечались 9 ранее отмеченных видов: белый гусь (*Chen caerulescens*), синьга (*Melanitta nigra*), савка (*Oxyura leucocephala*), серая куропатка (*Perdix perdix*), перепончатопалый песочник (*Calidris mauri*), длиннохвостый поморник (*Stercorarius longicaudus*), полярная крачка (*Sterna paradisaea*), луговой конек (*Anthus pratensis*) и каменный воробей (*Petronia petronia*). Однако за это же время список фауны увеличился на 80 видов птиц, и общее их число составило уже 388. Однако очень большая протяженность оз. Байкал и существование нескольких путей миграций, а также сложность территории с большим разнообразием местообитаний на разных участках приводят к тому, что один и тот же вид имеет различный статус в разных его климатических округах. В связи с этим, анализ особенностей распределения птиц по климатическим округам оз. Байкал достаточно сложен.

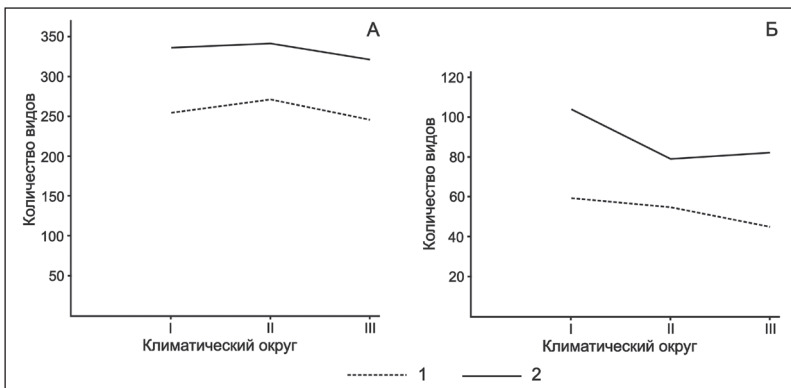


Рис. 1. Динамика числа видов в зимней фауне птиц озера Байкал
 А – общий состав фауны птиц, Б – зимняя фауна птиц. Климатические округа:
 I – Южно-Байкальский, II – Средне-Байкальский, III – Северо-Байкальский. Ряды:
 1 – первая половина XX ст., 2 – вторая половина XX и начало XXI ст.

Fig. 1. Dynamics of quantity of species in winter bird fauna of Lake Baikal
 A – general compound of bird fauna, B – winter fauna of birds. Climatic districts: I – South
 Baikal, II – Middle Baikal, III – North Baikal. Rows: 1 – first half of the 20th century,
 2 – second half of the 20th and the beginning of the 21st centuries.

Предварительный анализ показал, что на фоне динамики всей авифауны существенно выделяется зимний период (Мельников, Гагина-Скалон, 2013; 2014). В первой половине XX ст. количество видов было заметно выше в Средне-Байкальском климатическом округе (271 вид). Первопричиной этого является высокая емкость и разнообразие двух крупных местообитаний водно-болотных угодий, расположенных в этом округе – дельта р. Селенги и Чивыркуйский залив с Арангатуйскими озерами. Общее количество зарегистрированных видов в Северо-Байкальском климатическом округе несколько ниже по сравнению с Южно-Байкальским округом (246 и 256 видов, соответственно). Эта же закономерность, в менее выраженной форме, проявляется и во второй половине исследований: Средне-Байкальский округ – 343 вида, а Южно-Байкальский и Северо-Байкальский 337 и 322 вида, соответственно (рис. 1А). Средне-Байкальский округ по количеству зарегистрированных видов ближе к Южно-Байкальскому, однако эти различия относительно невелики (рис. 1А).

Изменения в зимней фауне птиц более существенны и имеют другую картину. В первой половине XX ст. на оз. Байкал выявлено 73 зимующих вида, а во второй половине XX и начале XXI ст. – 123, т.е. зимняя авифауна увеличилась на 50 видов. В первой половине исследований количество зарегистрированных видов постепенно снижалось с юга на север, имея вид выраженного тренда – 59, 56 и 45 видов (рис. 1Б). Во второй тенденция несколько иная. Хорошо выделяется по количеству видов зимней фауны птиц Южно-Байкальский климатический округ – 105 видов. Наименьшее их количество зарегистрировано в Средне-Байкальском округе – 79, а в Северо-Байкальском округе оно повышается до 84 видов (рис. 1Б). Очевидно, сказывается влияние водно-болотных угодий и открытой степи в Приольхонье и на о. Ольхон. В зимнее время они пустынные и только в зарослях ивняков появляются наиболее обычные виды птиц. По числу видов в зимнее время Средне-Байкальский климатический округ ближе к Северо-Байкальскому. Такие различия между разными округами в зимний период, несомненно, обусловлены существованием на Южном Байкале крупных “холодных” зимовок водоплавающих птиц. Кроме того, здесь остаются на вынужденную зимовку несколько обычных зимующих видов воробьиных птиц (Мельников, 2013а).

Несмотря на достаточно существенные изменения в фауне птиц оз. Байкал на протяжении двух последних столетий доля оседлых видов остается примерно на одном и том же уровне – 12.0 – 14.3% (рис. 2). Незначительно различается и доля гнездящихся и пролетных видов,

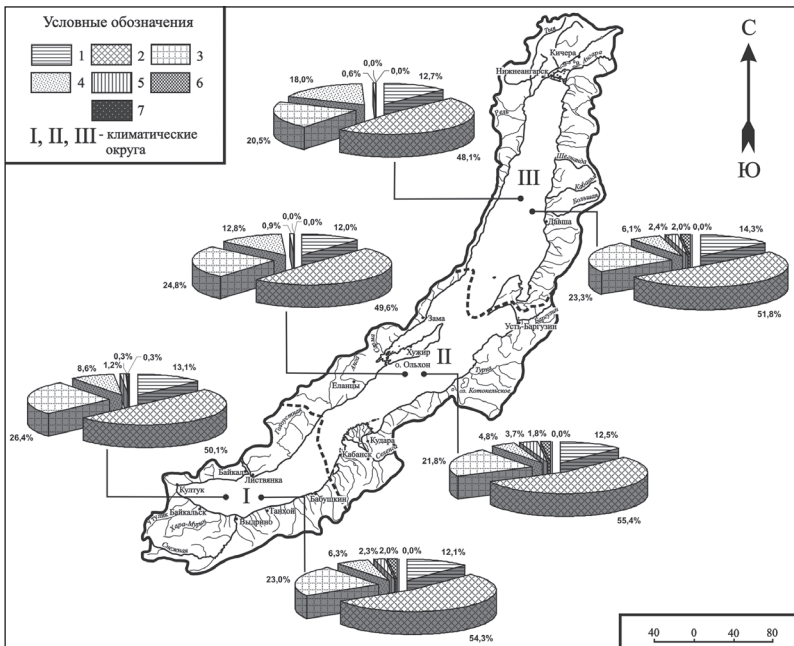


Рис. 2. Динамика структуры фауны птиц оз. Байкал в XX и начале XXI ст. Справа (восточный берег) динамика структуры фауны птиц оз. Байкал в первую половину XX ст. Слева (западный берег) динамика структуры фауны птиц оз. Байкал во второй половине XX – начале XXI ст. Климатические округа: I – Южно-Байкальский, II – Средне-Байкальский, III – Северо-Байкальский. Структура фауны птиц: 1 – оседлые виды, 2 – гнездящиеся и пролетные, 3 – пролетные, 4 – залетные, 5 – зимующие, 6 – летующие, 7 – виды, улетевшие из клеток или вольеров.

Fig. 2. Dynamics of structure of the bird fauna at Lake Baikal in the 20th and early 21st centuries. On the right (eastern coast): dynamics of structure of bird fauna at Lake Baikal in the first half of the 20th century. On the left (western coast): dynamics of structure of bird fauna at Lake Baikal in the second half of the 20th – early 21st centuries. Climatic districts: I – South Baikal, II – Middle Baikal, III – North Baikal. Structure of bird fauna: 1 – resident species, 2 – breeding and migratory species, 3 – migratory species, 4 – vagrant species, 5 – wintering species, 6 – aestivating species, 7 – birds escaped from captivity.

хотя во вторую половину исследований она несколько снизилась. Доли только пролетных видов в первой половине XX ст. в разных климатических округах также очень близки – 21.8 – 23.3%. Однако во второй половине исследований в этой категории птиц наметились некоторые изменения. Их доля увеличилась в Южно-Байкальском округе и постепенно снижалась к северу с 26.4% до 20.5%. В этот же период прослеживается заметное повышение доли залетных видов (8.6%, 12.8%

и 18.0% с юга на север), по сравнению с первым периодом – 6.3%, 4.8% и 6.1%, соответственно (рис. 2).

Общие тенденции изменения числа только зимующих видов связаны с заметным сокращением их доли во второй половине наблюдений (с 2.3-3.7 до 0.6-1.2%). Такая же тенденция отмечена и для летующих видов, но выражена она значительно сильнее – во второй половине XX и в начале XXI ст. эта группа практически отсутствует. Отчасти это можно объяснить более полным и детальным изучением авифауны данного региона и основная часть птиц этой группы перешла в группы пролетных или гнездящихся видов. Птицы, случайно выпущенные из клеток или вольеров (рис. 2), представлены только лебедем-шипунном (*Cygnus olor*), который, очевидно, улетел от кого-то из любителей птиц. По сравнению с первой половиной XX ст. второй период исследований отличается явным ростом количества пролетных и залетных видов птиц.

Существуют отличия и в зимней фауне птиц различных климатических округов оз. Байкал (рис. 3). В данном случае необходимо отметить, что в эту группу птиц включены оседлые, зимующие, вынужденно зимующие обычные и вынужденно зимующие очень малочисленные и случайные виды. Две последние группы не выделяются в общей структуре фауны птиц, потому что на “холодной” зимовке регистрируется только незначительная часть их популяций, относящихся, преимущественно, к пролетно-гнездящимся или только пролетным видам. Общие тенденции изменения в зимней фауне птиц выражены заметно сильнее (рис. 3), на что уже указывалось выше.

В первой половине XX ст. доля зимующих видов повышалась с юга на север (от 52.5 до 77.8%), преимущественно, за счет сокращения долей других групп, также остающихся здесь на зиму. Прслеживается влияние более жесткого климата северных территорий. Наиболее сильно проявляется уменьшение доли вынужденно зимующих обычных (с 16.9 до 0.0%) и, в меньшей степени, зимующих видов птиц (с 23.7 до 15.6%) (рис. 3). Во второй половине XX и начале XXI ст. сохраняется та же тенденция, но выражена она в меньшей степени. Хорошо видна общая тенденция сокращения с юга на север доли вынужденно зимующих обычных видов (с 22.1 до 3.6%) и заметный рост в этом же направлении количества вынужденно зимующих малочисленных и случайных видов (с 19.2 до 35.7%). Такие изменения в структуре зимней фауны птиц явно связаны с потеплением климата, поскольку эти группы очень малочисленны в регионах с более

суровыми климатическими условиями, что хорошо видно и в первой половине XX ст. (рис. 3).

Закономерно возникает вопрос о достоверности выявленных нами тенденций. Сравнение распределения частот категорий птиц по Брандту-Снедекору (Закс, 1976) показали, что общая фауна птиц в Южно-Байкальском климатическом округе за данные временные периоды не имеет достоверных различий, хотя и приближается к ним

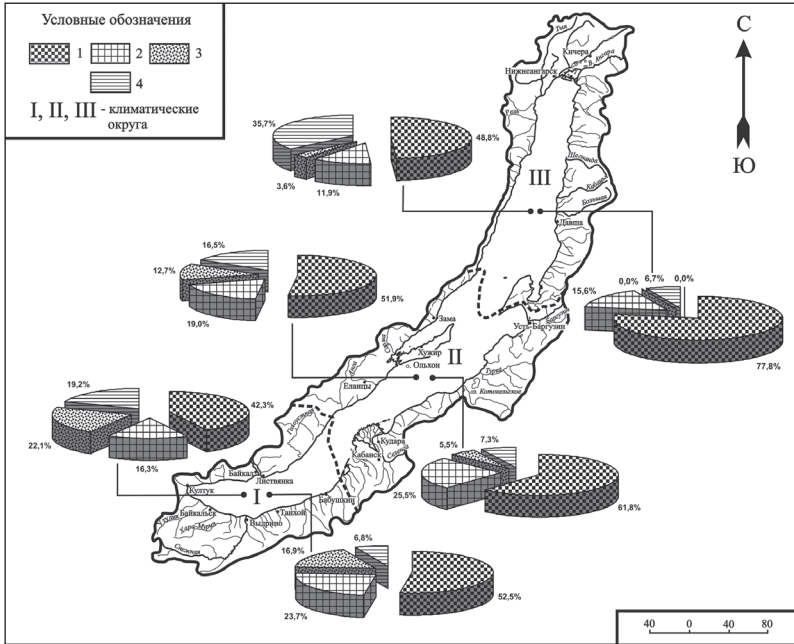


Рис. 3. Динамика структуры зимней фауны птиц оз. Байкал в XX и начале XXI ст. Справа (восточный берег) динамика зимней фауны птиц оз. Байкал в первую половину XX ст. Слева (западный берег) динамика зимней фауны птиц оз. Байкал во второй половине XX – начале XXI ст. Климатические округа: I – Южно-Байкальский, II – Средне-Байкальский, III – Северо-Байкальский. Структура фауны птиц: 1 – оседлые виды, 2 – зимующие, 3 – вынужденно зимующие виды, 4 – вынужденно зимующие случайные виды.

Fig. 3. Dynamics of structure of winter bird fauna at Lake Baikal in the 20th and early 21st centuries

On the right (eastern coast): dynamics of winter bird fauna on Lake Baikal in the first half of the 20th century. On the left (western coast): dynamics of winter bird fauna on Lake Baikal in the second half of the 20th – early 21st centuries. Climatic districts: I – South Baikal, II – Middle-Baikal, III – North Baikal. Structure of bird fauna: 1 – resident species, 2 – wintering species, 3 – forcedly wintering usual species, 4 – forcedly wintering casual and very scarce species.

– $14.95 < 16.92 \chi^2_{9; 0.05}$. Эти различия достоверны только на уровне $P < 0.1$. В то же время, различия в структуре общей фауны птиц за первую половину XX и вторую половину XX и начало XXI ст. по Средне-Байкальскому – $24.88 > 22.46 \chi^2_{6; 0.001}$ и Северо-Байкальскому $32.47 > 22.46 \chi^2_{6; 0.001}$ климатическим округам достоверны. В зимний период различия между данными периодами исследований достоверны только для Северо-Байкальского климатического округа – $15.7 > 11.3 \chi^2_{3; 0.01}$.

Дополнительная проверка частот распределений различных категорий всей фауны птиц на независимость и однородность с использованием таблиц сопряженности признаков типа $r \times c$ (Закс, 1976; Песенко, 1982) подтвердила, что в одном периоде наблюдений изменения в фауне птиц между климатическими округами не достоверны. Следовательно, отмеченные нами изменения по различным районам оз. Байкал имеют общую тенденцию. В то же время, в зимней фауне различия в соотношениях категорий птиц между разными климатическими округами оз. Байкал существенно проявляются в оба периода (первая половина $13.58 > 12.59 \chi^2_{6; 0.05}$ и вторая половина $21.97 > 16.81 \chi^2_{6; 0.01}$). Очевидно, потепление климата в большей степени сказывается на фауне птиц территорий ранее имевших меньшую теплообеспеченность (более суровые условия “холодной” зимовки).

Для полного представления об изменениях в фауне птиц оз. Байкал важно рассмотреть состав новых видов, появившихся во второй половине XX и начале XXI ст. В их составе залетные птицы включают 63.8% видов и только 36.2% приходится на остальные группы, преимущественно, только пролетные, а также пролетно-гнездящиеся виды. Среди экологических групп птиц явно преобладают околотовые и водоплавающие птицы – 52.5%, лесные виды составляют 22.5%, а лугово-кустарниковые 21.3% новых видов. Остальные группы представлены в очень ограниченном количестве – по 1-2 вида. Виды птиц, отмеченные в нескольких климатических округах, составляют 42.5%. На разных участках озера они обычно имеют неодинаковый статус, с преобладанием гнездящихся и пролетных видов.

На Байкале нами выделены Витимо-Патомский, Торейско-Киренгско-Тунгусский, Торейско-Байкало-Ангарский и Селенгинский миграционные пути (Мельников, 2005). Судя по датам и местам первых регистраций, основная их часть попадает сюда с запада и юго-запада (37.5%), а также с юга и юго-востока 26.3%. Виды птиц, проникшие по долине р. Селенги, составляют 20.0%. Широкий фронт расселения, охватывающий весь Байкал, зарегистрирован у 16.3% видов. Практически все они являются достаточно обычными.

ми и многочисленными видами околородных и водоплавающих птиц Центральной Азии.

Основная часть залетных видов регистрировалась единично или небольшими группами по 2-3 особи. Более высокую численность, достигающую нескольких сотен, а иногда и десятков тысяч гнездящихся пар, в основном, имели немногие виды околородных птиц. Северные границы их ареалов находятся в непосредственной близости от границ России или даже частично заходят на ее территорию, например, болотные крачки (*Chlidonias*). Для начальных процессов появления новых видов характерна массовая волна вселенцев с быстро меняющимся обилием. Новые виды имели очень высокую численность и обычно встречались в обширных заболоченных районах, которые на оз. Байкал ограничены дельтой Селенги, Арангагуйскими озерами, дельтами Верхней Ангары и Кичеры. Именно на данных участках в первую очередь регистрировались новые находки видов, ранее не встречавшихся во всей Восточной Сибири.

Все эти виды занимали специфические местообитания – заболоченные луга и мелководья озерных систем. Характерными представителями, численность которых на оз. Байкал была незначительной или они встречались здесь только залетом, являлись белокрылая крачка (*Chlidonias leucopterus*), черношейная поганка (*Podiceps nigricollis*), чибис (*Vanellus vanellus*), поручейник (*Tringa stagnatilis*), азиатский бекасовидный веретеник (*Limnodromus semipalmatus*), желтоголовая трясогузка (*Motacilla citreola*), обыкновенный скворец в послегнездовой период (*Sturnus vulgaris*), певчий (*Locustella certhiola*) и пятнистый (*Locustella lanceolata*) сверчки, обыкновенная (*Emberiza citrinella*) и тростниковая (*Emberiza schoeniclus*) овсянки и некоторые другие виды. С начала первых вселений – конец 50-х гг., их обилие резко выросло, а затем, в 80-х гг. XX в., резко снизилось (Мельников, 2004; 2007а; 2009; 2010; 2014в). Сейчас они являются на оз. Байкал обычными, но немногочисленными видами.

В дальнейшем изменения численности выявлены у многих гнездящихся и пролетных птиц оз. Байкал, а именно, заметно ее увеличение. Такая динамика их обилия не может быть объяснена интенсивностью размножения и явно связана с массовыми их вселениями. Это подтверждается заметным увеличением их численности на путях миграций и сокращением обилия на основных участках ареалов, в т.ч. в Монголии и Китае. Среди них отмечены серая цапля (*Ardea cinerea*), черная кряква (*Anas zonorhyncha* [*poecilorhyncha*]), серая утка (*Anas strepera*), чирок-трескунок (*Anas*

querquedula), широконоска (*Anas clypeata*), серый журавль (*Grus grus*), камышница (*Gallinula chloropus*), лысуха (*Fulica atra*) и др. Как правило, значительным изменениям их численности предшествовали небольшие всплески обилия на фоне расселения за обычную границу ареала. Они осваивали новые районы, пригодные для обитания, численность их нарастала, и они становились обычными видами, нередко, с более высоким обилием, по сравнению с местными видами (Мельников, 2007, 2009).

Для современного этапа характерно смещение границ ареалов многих видов, обитающих на оз. Байкал и в Южном Предбайкалье, далеко на север. Южные границы ареалов таких видов не изменились, но численность резко сократилась. Как правило, это связано со значительным обсыханием территории и резким сокращением площади влажных лугов (Мельников, 2014в). Типичными представителями являются фифи (*Tringa glareola*), большой улит (*Tringa nebularia*), турхан (*Philomachus pugnax*), бекас (*Gallinago gallinago*), лесной дупель (*Gallinago megala*) и другие достаточно массовые виды лугово-болотных местообитаний. В процессе расширения северной границы ареала они достигли Центрально-Якутской равнины, где сформировали устойчивые очаги обитания. В большинстве случаев в северных районах резко увеличилась их численность, и они стали наиболее обычными и даже массовыми гнездящимися птицами (Мельников, 2004, 2009, 2014в).

На завершающем этапе выселений, в середине первого десятилетия текущего столетия, выделяется большой баклан (*Phalacrocorax carbo*), ранее бывший одним из наиболее массовых птиц оз. Байкал, но затем практически полностью исчезнувший. В настоящее время он активно восстанавливает свою численность и сформировал новые гнездящиеся группировки в местах, где ранее (в годы высокого обилия) встречался только во время залетов. Причины такой динамики требуют выяснения, но, несомненно, его появление здесь связано с установившимся в Центральной Азии длительным маловодным периодом (Бережных и др., 2012).

Следует обратить внимание на несколько видов, активно расширяющих ареалы с запада на восток. В некоторых случаях масштабы таких выселений сопоставимы с массовыми инвазиями. Прежде всего, это относится к коростелю (*Crex crex*), клинтуху (*Columba oenas*), обыкновенной иволге (*Oriolus oriolus*), галке (*Corvus monedula*), серой вороне (*Corvus cornix*), серой славке (*Sylvia communis*), обыкновенной горихвостке (*Phoenicurus phoenicurus*),

зяблику (*Fringilla coelebs*), обыкновенной зеленушке (*Chloris chloris*), щеглу (*Carduelis carduelis*), коноплянке (*Acanthis cannabina*), садовой овсянке (*Emberiza hortulana*) и другим видам (Мельников, Гагина-Скалон, 2014в). Основная часть таких птиц имеет на Байкале новые восточные окраины своих ареалов. Вместе с тем, для многих из них характерны залеты еще далее на восток, которые чаще всего предшествуют освоению новых территорий (Мельников, Дурнев, 1999). Кроме того, появились залетные виды, предполагать гнездование которых в ближайшем будущем пока нельзя: розовый фламинго (*Phoenicopterus roseus*), черноголовый хохотун (*Larus ichthyaetus*), морской голубок (*Larus genei*), вяхирь (*Columba palumbus*) и др. Ареал рыжепоясничной ласточки (*Hirundo daurica*) сильно сократился и сдвинулся далеко на восток, а деревенская ласточка (*Hirundo rustica*) существенно сократила свою численность, как на гнездовье, так и на пролете. Причины такой динамики их ареалов требуют специального анализа.

Весьма характерно увеличение количества залетов и новые залеты у видов, осваивающих Арктику и тундровую зону, нередко на северо-восточных окраинах России (Чукотский полуостров). К таким птицам относятся бэрдов (*Calidris bairdii*) и бонопартов (*Calidris fuscicollis*) песочники, дутьш (*Calidris melanotos*), исландский песочник (*Calidris canutus*), малый веретенник (*Limosa lapponica*), американский бекасовидный веретенник (*Limnodromus scolopaceus*), средний (*Stercorarius pomarinus*) и короткохвостый (*Stercorarius parasiticus*) поморники, бургомистр (*Larus hyperboreus*), морская чайка (*Larus marinus*), моевка (*Rissa tridactyla*), белая чайка (*Pagophila eburnea*) и др. (Мельников, Мельникова, 1995; Мельников, 1998; Мельников, Гагина-Скалон, 2014). Основная причина таких залетов, как нам представляется (Мельников, 2007; 2009), связана с резкими изменениями атмосферной циркуляции и увеличением частоты повторения экстремальных погодных ситуаций, связанных с арктическими и северо-атлантическими переносами воздушных масс, характерными для последних десятилетий прошедшего столетия (Шимараев, Старыгина, 2010).

Для зимнего периода также характерно появление многих новых птиц, основная часть которых является вынужденно зимующими малочисленными или случайными видами. Причины этого в существенном потеплении климата – почти на 8° С (Шимараев, Старыгина, 2010). Наиболее четко этот процесс прослеживается в Южно-Байкальском климатическом округе. Исток р. Ангары и прилегающие

побережья оз. Байкал являются термальным рефугиумом, с более высокой теплообеспеченностью в начале зимнего периода. Это способствует длительным задержкам здесь на отдых и кормежку многих видов птиц. Однако к тому времени, когда птицы могут начать дальнейшую миграцию, на окружающих территориях устанавливаются зимние условия с низкими температурами воздуха, образуется постоянный снежный покров и сокращаются, вплоть до полного исчезновения, кормовые ресурсы. Данный процесс вынуждает птиц оставаться на “холодные” зимовки, поскольку на отдельных участках этой территории все же сохраняются приемлемые для зимовки птиц условия (Мельников, 2014а,б,г).

По сравнению с первой половиной XX ст. общее число зимующих на оз. Байкал птиц увеличилось с 73 до 123 видов. Наибольшее их количество зарегистрировано у истока Ангары – 105 видов. Большая их часть имеет крайне низкую численность, кроме водоплавающих, которые увеличили ее в 2-4 раза (с 5-7 тыс. в первой половине XX ст. до 22-27 тыс., и даже 32 тыс. особей в настоящее время). Довольно много здесь видов, численность которых составляет несколько десятков и, в редких случаях, сотен птиц. Это вынужденно зимующие обычные птицы, представленные несколькими видами дроздов: бледный дрозд (*Turdus pallidus*), оливковый дрозд (*Turdus obscurus*), краснозобый дрозд (*Turdus ruficollis*), чернозобый дрозд (*Turdus atrogularis*), дрозд Науманна (*Turdus naumanni*), бурый дрозд (*Turdus eunomus*), рябинник (*Turdus pilaris*). Наибольшая численность характерна для оседлых видов – буроголовая гаичка (*Parus montanus*), обыкновенный поползень (*Sitta europaea*), большая синица (*Parus major*), московка (*Parus ater*) и наиболее обычных зимующих видов – обыкновенная чечетка (*Acanthis flammea*), обыкновенный (*Pyrrhula pyrrhula*) и серый (*Pyrrhula cineracea*) снегирь, шур (*Pinicola enucleator*).

Для основной части побережий оз. Байкал в настоящее время, по сравнению с предшествующим периодом, характерна низкая численность птиц синантропных видов. Последнее связано с резким упадком сельского хозяйства. Даже самые обычные виды, такие как восточная черная ворона (*Corvus corone*), сорока (*Pica pica*), домовый (*Passer domesticus*) и полевой (*Passer montanus*) воробьи, обыкновенный снегирь, сизый (*Columba livia*) и скалистый (*Columba rupestris*) голуби заметно сократили свою численность. Их обилие повышается только в районах с хорошо развитым сельскохозяйственным производством или в местах переработки сельскохозяйственной продукции (Мельников, 2011, 2012а,б). Заметно снизилась численность каменок, а также

видов, осваивающих низкотравные участки горной степи. Резкое сокращение интенсивности выпаса крупного рогатого скота и лошадей привело к сильному зарастанию пастбищ высоким разнотравьем и уменьшению численности птиц этих групп. В настоящее время они встречаются только на отдельных участках горной степи, расположенных на южных крутых склонах, а также вдоль береговой линии оз. Байкал и вблизи россыпей и скальных останцев.

Обсуждение

Причины изменения границ ареалов, численности птиц и появления новых видов на оз. Байкал, в целом, освещены в публикациях (Мельников, 2007, 2009). Однако детали освоения ими этого континентального озера Северной Азии нуждаются в специальном анализе. Последнее сильное похолодание в позднем голоцене наблюдалось в XVIII ст. Именно с этого периода можно рассматривать особенности формирования фауны птиц озера Байкал, поскольку наиболее ценные данные поступали с конца XIX и начала XX ст.

Потепление климата фиксируется со второй половины XIX в. (Афанасьев, 1967). Первую половину XX ст. относят к современному позднеледниковью (Мухина и др., 1965). На оз. Байкал в течение XX ст. отмечалось незначительное, но постоянное повышение средней температуры воздуха (на 1.2°C за 100 лет), которое соответствовало ходу глобальных изменений температуры. Оно происходило вдвое быстрее, чем в среднем по земному шару и было интенсивнее зимой и весной (соответственно на 2.0°C и 1.4°C), чем летом и осенью (на 0.8°C и 0.5°C) (Шимараев и др., 2008). Температура поверхности воды в теплый период года увеличивалась аналогично температуре воздуха с близкой величиной векового тренда (Троицкая и др., 2003). Одновременно с повышением температуры возрастала и продолжительность периодов с ее более высокими значениями. В начале 2000-х гг. в центральных районах Байкала отмечены случаи повышения температуры водной поверхности в августе до $18-20^{\circ}\text{C}$. Данное потепление привело к росту температуры и в верхнем деятельном (200-300 м) слое воды (Шимараев и др., 2008).

Заметно изменился ледовый режим оз. Байкал. Начало этой тенденции относится к середине XIX ст. (Верболов и др., 1965), что прослеживается и на других озерах и реках северного полушария (Magnusson et al., 2000). Уже в XX ст. продолжительность подледного периода озера сократилось на 18 суток. На Южном Байкале в Лиственничном заливе в 1949-2000 гг. толщина льда уменьшалась на 2.4 см за 10 лет. В результате специфических барико-циркуляционных

условий в 1970-1995 гг. заметно уменьшились продолжительность подледного периода озера и толщина льда, раньше начал вскрываться ледовый покров, а температура воды в 90-х гг. была самой высокой за все XX ст. (Шимараев и др., 2008). Дальнейшие наблюдения показали, что период 1968-2007 гг. отличался самыми масштабными за последнее столетие изменениями климата на оз. Байкал. Динамика изменений атмосферных осадков, температуры, влажности воздуха и скорости ветра над озером были тесно связаны с повышением активности зонального переноса (арктическая и северо-атлантическая осцилляции), т.е. с особенностями атмосферной циркуляции в Северной Азии. В этот период отмечено аномально высокое повышение температуры воздуха (годовой на 1.9°C, зимней почти на 8.0°C) и температуры поверхности воды летом на 2.0-2.5°C, а также усиление скорости ветра над озером (Шимараев, Старыгина, 2010).

В зимний период указанные климатические изменения привели к повышению комфортности зимовок и заметному росту видового богатства авифауны, преимущественно, за счет увеличения количества вынужденно зимующих малочисленных и случайных видов, популяции которых переместились на южные зимовки. Незначительно увеличилось количество зимующих видов, перешедших к оседлому образу жизни. Достаточно четко обозначились вертикальные миграции, когда виды, в норме гнездящиеся в верхнем поясе гор, стали спускаться на “холодные” зимовки к подножию гор, осваивая участки повышенной теплообеспеченности (крутые склоны у россыпей и скал). Увеличилось количество обычных видов, остающихся на вынужденные “холодные” зимовки. Этот процесс особенно заметен на Южном Байкале (исток р. Ангары), где расположен один из термальных рефугиумов Верхнего Приангарья. Здесь резко увеличилась (до 4 раз) численность зимующих водоплавающих птиц, а также недавно начавших осваивать данную территорию в зимнее время (несколько видов дроздов).

Однако основные изменения в фауне птиц летом обусловлены не местной динамикой климата, а процессами, происходящими далеко за пределами Байкала. Появление новых и рост численности ряда местных видов птиц зарегистрированы в конце 50-х – начале 60-х гг. XX ст. (Скрябин, 1967; Измайлов, Боровицкая, 1973; Мельников, 2003; 2010). В данный период наблюдалось резкое увеличение силы, обширности и частоты повторяемости экстремальных засух на территории Китая и Монголии (Леви и др., 2003). Засухи постоянно перемещались по Центральной Азии, постепенно охватывая с востока на запад разные ее районы, а в некоторые годы и практически всю территорию либо

Китая, либо Монголии (Леви и др., 2003; Мельников, 2010). Это и обусловило расселение многих видов птиц озерно-болотных экосистем к северным границам их ареалов (Мельников, 2009; 2010). Именно на это время приходится массовое появление на оз. Байкал и в Восточной Сибири обычных и многочисленных видов птиц лугово-болотного комплекса (Мельников, 2003, 2004, 2007б, 2009, 2010). Однако с прекращением засух к 80-м гг. XX ст. основная часть птиц данной группы вернулась в исходные ареалы и их численность на оз. Байкал и в Прибайкалье резко сократилась. Как известно, необходим достаточно длительный период для восстановления и развития новой системы лугово-болотных местообитаний, формирующихся при другом уровне воды, обусловленном общим снижением обводнённости территории. Именно в это время птицы в массе перемещались к северу, достигая озера Байкал и Центрально-Якутской низменности.

В это же время на оз. Байкал наметилась хорошо выраженная тенденция увеличения численности основной части гнездящихся и пролетных (обычных и многочисленных) видов водно-болотных местообитаний, составляющих основное ядро фауны птиц. Дополнительный анализ литературы позволил выяснить, что для бассейна р. Селенги, обводняющей полупустынные районы Монголии, сток которой составляет около половины притока в оз. Байкал (Афанасьев, 1976), во второй половине XX и начале XXI ст. характерен продолжительный маловодный период – 1976-2011 гг. (Бережных и др., 2012). Он охватывал не только бассейн р. Селенги, но и распространялся далее на восток, включая весь Даурский регион (Обязов, 2012). В менее выраженной форме этот засушливый период прослеживался и в Амурском регионе, включая северо-восток Китая (Новороцкий, 2006). Характер изменения численности околотовных и водоплавающих птиц на оз. Байкал, с учетом состояния их местообитаний, указывает на массовые переселения птиц из Монголии и Северного Китая. Одновременно, это свидетельствует о дальнейшей более глубокой перестройке крупных озерных систем Центральной Азии и существенном снижении экологической ёмкости их местообитаний.

В этот же период, как на Байкале, так и в прилегающих районах Прибайкалья наблюдается заметное осушение территории, и площадь влажных лугов, не подтапливаемых в периоды весенних половодий и летних паводков, существенно сокращается (Мельников, 2014в). В результате были зафиксированы резкие сдвиги оптимумов ареалов птиц, осваивающих лугово-болотные экосистемы, далеко на север. Вероятно, это повторение процесса, ранее отмеченного в Центральной Азии.

На оз. Байкал обводнение прибрежных местообитаний, основных районов гнездования водно-болотных птиц, полностью определяется интенсивностью стока рек. В наибольшей степени такая связь прослеживается в дельте р. Селенги, и численность птиц здесь заметно меняется – в годы с сильным обводнением она повышается в 2-3 раза, а в засушливые периоды еще более резко снижается.

Для лесных видов птиц такие связи сильно завуалированы, поскольку они менее определенно реагируют на уровень увлажнения территории. Кроме того, разнообразие их местообитаний значительно выше, а требования к степени увлажнения ниже. Обычно они используют для гнездования несколько местообитаний, что позволяет им, в зависимости от условий конкретного года, более свободно перераспределяться по территории (Ананин, 2010). Связь таких видов с уровнем увлажнения территории менее четкая и для ее выявления требуются значительно более продолжительные и детальные исследования. Это подчеркивается и тем, что основная часть новых видов-вселенцев относится к группе околородных и водоплавающих птиц. Появление на оз. Байкал новых видов лесных и степных птиц определяется слишком экстремальными условиями их обитания в период длительного маловодного периода в Центральной Азии. Влияние потепления климата на оседлые виды проявляется в повышении обилия наиболее многочисленных и фоновых видов (Мельников, 2013б).

Уровень потепления климата на оз. Байкал, часто рассматриваемый как глобальный для всей Северной Азии, на наш взгляд, нельзя считать экстремальным (глобальным) по отношению к птицам, хотя потепление выражено очень сильно. Имеющиеся в настоящее время материалы по динамике климата за продолжительные временные периоды, полученные на основе сверхдлинных сибирских древесно-кольцевых хронологий, в частности Ямальской хронологии общей продолжительностью 7200 лет, указывают на его циклический характер. Настоящий период соответствует сильному потеплению климата, сопоставимому лишь с периодом в районе 250 г. н.э. и относится некоторыми авторами к новейшему этапу голоцена (Воронин и др., 2014). В то же время, ранее было доказано существование пяти многовековых циклов климата (в период до н.э.), продолжительностью 1500-2000 лет (Шнитников, 1957; Кривенко, 1991). В соответствии с этим, пик потепления климата нашего времени (конец XX и начало XXI ст.) соответствует окончанию шестого цикла многовекового уровня, продолжительностью около 1800 лет, заканчивающегося тепло-сухим периодом.

Современный характер циркуляции атмосферы Северной Азии внутри континента вызвал серьезные перестройки прибрежных экосистем оз. Байкал. Он связан с общим ее ослаблением в области контакта воздушных масс умеренных широт на периферии юго-западных направлений и восточноазиатского муссона, вызвавшим формирование продолжительного маловодного периода в Монголии и Северном Китае (Бережных и др., 2012; Обязов, 2012). Адвекция теплого сухого воздуха на западной периферии антициклонов способствовала сильному прогреву атмосферы и формированию засушливых погодных условий в районе оз. Байкал (Латышева и др., 2013). Одновременно с этим, усиление арктического и, особенно, северо-атлантического переносов воздушных масс к оз. Байкал, наряду с резким ослаблением Сибирского максимума высокого давления, привели к заметному потеплению его климата, наиболее сильно выраженному в зимний период (Шимараев, Старыгина, 2010). Как следствие этого, наблюдались значительные перестройки в фауне птиц оз. Байкал, обусловленные изменениями структуры, видового состава и численности, дополнительно осложненные массовыми выселениями из Центральной Азии к северным границам их ареалов, включая Байкальский регион.

Заключение

Увеличение численности птиц в летний период на оз. Байкал, как результат потепления климата Северной Азии, характерно, преимущественно, для массовых и широко распространенных видов околоводных и водоплавающих птиц. Оно связано с их переселением из более южных частей ареалов в Центральной Азии, в связи с развитием длительного маловодного периода в климатическом цикле, вероятнее всего, многовекового уровня. В зимнее время резкое увеличение количества новых видов, а у некоторых птиц и численности, обусловлено именно потеплением климата и повышением комфортности зимних условий. Однако как в летний, так и зимний сезоны численность увеличивалась у небольшого числа новых видов, а основная их часть имела незначительное обилие. В то же время, смещения северных и южных границ ареалов видов, а также расположения их оптимумов ареалов, хорошо прослеживаются у многих видов птиц. Качественный состав многочисленных и обычных видов птиц фактически остался прежним. Современные изменения численности птиц не выходят, или выходят незначительно за пределы колебаний, регистрируемых в периоды максимального и минимального обводнения водно-болотных экосистем.

Большинство новых видов птиц в фауне оз. Байкал, относятся к залетным – 63.8%, а пролетные и гнездящиеся птицы в их составе, отличаются незначительным обилием. Следовательно, новые виды, не оказывают существенного влияния на структуру авифауны. Вместе с тем, несколько наиболее многочисленных и широко распространенных видов, вероятно, могут иметь существенную роль в современных экосистемах озера. Большое количество залетных видов указывает на неустановившуюся структуру современной авифауны оз. Байкал. Ее формирование, с учетом новых климатических условий, происходит именно в данный период.

Учитывая, что окончание многовековых циклов климата характеризуется уникальным сочетанием условий обитания птиц, в ближайшее время (4-5 лет) необходимо провести полную инвентаризацию их фауны, динамичность которой, обусловленная экстремальными климатическими изменениями, потребует привлечения большого количества специалистов. Сложившаяся в настоящее время в Северной Азии климатическая ситуация является уникальной (произошло наложение векового цикла на окончание многовекового цикла климата), с очень низкой вероятностью повторения – один раз в 1500-2000 лет. Точная информация за этот период крайне важна, поскольку правильно собранные данные позволят проводить полноценные сравнения динамики фауны птиц в последующие периоды, в т.ч. и на границах циклов векового и многовекового уровней. Следует заметить, что информация в небольших заметках и сообщениях быстро теряется, поэтому уже сейчас имеются затруднения при поисках источников за конец XIX и начало XX ст. Сохраниться она может только в полноценных обзорах, монографиях или в статьях, опубликованных в ведущих журналах.

Литература

Ананин А.А. 2010. Птицы Северного Прибайкалья: динамика и особенности формирования населения. Улан-Удэ. 296 с.

Афанасьев А.Н. 1967. Колебания гидрометеорологического режима на территории СССР. М. 231 с. **Афанасьев А.Н.** 1976. Водные ресурсы и водный баланс бассейна оз. Байкал. Новосибирск. 238 с.

Байкал. Атлас. 1993. М. 160 с.

Бережных Т.В., Марченко О.Ю., Абасов Н.В., Мордвинов В.И. 2012. Изменение летней циркуляции атмосферы над Восточной Азией и формирование длительных маловодных периодов в бассейне реки Селенги// География и природные ресурсы. 3: 61-68.

Верболов В.И., Сокольников В.М., Шимараев М.Н. 1965. Гидрометеорологический режим и тепловой баланс озера Байкал. М.-Л. 373 с.

Воронин В.И., Хантемиров Р.М., Наурзбаев М.М. 2014. Сверхдлинные сибирские древесно-кольцевые хронологии – надежные архивы для палеоклиматических реконструкций//Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле: мат-лы III Всерос. науч.-практ. конф. Иркутск: 409-415.

Гагина Т.Н. 1961. Птицы Восточной Сибири (список и распространение) //Тр. госзаповедника “Баргузинский”. М.: 99-123.

Галазий Г.И. 2012. Байкал в вопросах и ответах. Иркутск. 320 с.

Доржиев Ц.З., Елаев Э.Н. 1999. Фауна птиц бассейна озера Байкал: систематический и экологический анализ//Биоразнообразии Байкальской Сибири. Новосибирск: 274-287.

Закс Л. 1976. Статистическое оценивание. М. 599 с.

Измайлов И.В., Боровицкая Г.К. 1973. Птицы Юго-Западного Забайкалья. Владимир. 315 с.

Кривенко В.Г. 1991. Водоплавающие птицы и их охрана. М. 271 с.

Латышева И.В., Лощенко К.А., Шахаева Е.В., Сметанин Г.С. Циркуляционные особенности аномальных погодных явлений на территории России летом 2013 г./Изв. ИркутскГУ, сер. “Науки о Земле”, 2013, 6(2): 125-137.

Леви К.Г., Задонина Н.В., Бердникова Н.Е., Воронин В.И., Глызин А.В., Язев С.А., Баасанджав Б., Нинжбадгар С., Балжинням Б., Буддо В.Ю. 2003. Современная геодинамика и гелиогеодинамика. 500-летняя хронология аномальных явлений в природе и социуме Сибири и Монголии. Иркутск. 383 с.

Мельников Ю.И. 1998. Американский бекасovidный веретенник (*Limnodromus scolopaceus*): западная граница ареала и внутриазиатский пролетный путь//Тр. госзаповедника “Байкало-Ленский”. 1: 75-77.

Мельников Ю.И. 2003. Экспансии болотных крачек в Восточной Сибири на протяжении XX столетия//Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии: Мат-лы II Межд. орнит. конф. (16-19 мая 2003 г., Улан-Удэ, Россия). Улан-Удэ. 2: 80-85.

Мельников Ю.И. 2004. Экстремальные засухи и их влияние на динамику гнездовых ареалов куликов Прибайкалья// Кулики Восточной Европы и Северной Азии: изучение и охрана (IV совещ. по куликам, 4-7 февр. 2004 г., Екатеринбург, Россия). Екатеринбург: 138-144.

Мельников Ю.И. 2005. Ключевые орнитологические территории и охрана прибрежных птиц Байкальской Сибири//Инвентаризация, мониторинг и охрана ключевых орнитологических территорий России. М. 5: 97-118.

Мельников Ю.И. 2007а. Динамика ареалов поганок в Прибайкалье на протяжении XX столетия//Орнитология. 34 (1): 36-64.

Мельников Ю.И. 2007б. Современные изменения климата и пульсация границ ареалов прибрежных птиц в Восточной Сибири//Природоохранное сотрудничество Читинской области (Российская Федерация) и автономного района Внутренняя Монголия (КНР) в трансграничных экологических регионах: Мат-лы Межд. конф. (29-31 окт. 2007 г., Чита, Россия). Чита: 231-236.

Мельников Ю.И. 2009. Циклические изменения климата и динамика ареалов птиц на юге Восточной Сибири//Орнитогеография Палеарктики: современные проблемы и перспективы. Махачкала: 47-69.

Мельников Ю.И. 2010. Структура ареала

- и экология азиатского бекасовидного веретенника *Limnodromus semipalmatus* (Blyth, 1848). Иркутск. 284 с. **Мельников Ю.И.** 2011. Повторное заселение сорокой *Pica pica* антропогенной зоны прибрежных участков Южного Байкала //Байкал. зоол. журн. 3(8): 70-72. **Мельников Ю.И.** 2012а. Очерк зимнего населения птиц правобережья истока р. Ангара (Южный Байкал)//Байкал. зоол. журн. 2(10): 43-65. **Мельников Ю.И.** 2012б. Изменения численности массовых видов врановых птиц Прибайкалья в конце XX - начале XXI столетий//Врановые птицы в антропогенных и естественных ландшафтах Северной Евразии: Мат-лы X Межд. конф. Москва-Казань: 158-163. **Мельников Ю.И.** 2013а. Зимняя фауна птиц озера Байкал: видовой состав, обилие и особенности распределения//Природные комплексы Северного Прибайкалья: Тр. биосферного госзаповедника “Баргузинский”, вып. 10. Улан-Удэ: 93-114. **Мельников Ю.И.** 2013б. Изменения в зимнем населении птиц Восточной Сибири во второй половине XX – начале XXI столетиях//Изв. ИГУ, сер. “Биология. Экология”, 6 (2): 79-83. **Мельников Ю.И.** 2014а. Позднеосенний пролет околоводных и водоплавающих птиц и его роль в формировании “холодных” зимовок Верхнего Приангарья//Байкал. зоол. журн. 1(14): 69-84. **Мельников Ю.И.** 2014б. О классификации населения птиц в зимний период//Байкал. зоол. журн. 2 (15): 7-14. **Мельников Ю.И.** 2014в. Современные изменения ареалов и плотности населения массовых видов куликов Восточной Сибири//Кулики в изменяющейся среде Северной Евразии: мат-лы IX Междун. научн. конф. (4-6 февр. 2012 г., Кисловодск, Россия). М.: 100-103. **Мельников Ю.И.** 2014г. “Холодные” зимовки обыкновенного гоголя *Vicephala clangula* (Linnaeus, 1758) (Aves, Anatidae) Верхнего Приангарья: формирование и динамика в современных климатических условиях//Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле: Мат-лы III Всерос. науч.-практ. конф. (23-30 сент. 2014, пос. Листвянка, Иркутск. обл., Россия). Иркутск: 164-169. **Мельников Ю.И., Мельникова Н.И.** 1995. Встречи моевки и розовой чайки внутри азиатского континента//Орнитология, 26: 190-191. **Мельников Ю.И., Дурнев Ю.А.** 1999. Расширение к востоку ареалов некоторых видов птиц Средней и Восточной Сибири//Бюл. МОИП. Отд. биол., 104 (5): 88-95. **Мельников Ю.И., Гагина-Скалон Т.Н.** 2013. Особенности формирования зимнего населения птиц озера Байкал в условиях современных изменений климата//Изв. ИГУ, сер. “Биология. Экология”, 6 (3, 1): 46-54. **Мельников Ю.И., Гагина-Скалон Т.Н.** 2014. Изменения в фауне птиц озера Байкал на протяжении XX и начала XXI столетий//Амур. зоол. журн., 6 (4): 418-446.
- Мухина Л.И., Преображенский В.С., Томилов Г.М., Фадеева Н.В.** 1965. Природное районирование//Предбайкалье и Забайкалье. Природные условия и естественные ресурсы СССР. М.: 323-377.
- Новороцкий П.В.** 2006. Изменение климата в бассейне Амура//Влияние изменения климата на экосистемы бассейна реки Амур. М.: 22-41.
- Обязов В.А.** 2012. Изменение климата и гидрологического режима рек и озер в Даурском экорегионе//Проблемы адаптации к изменению климата

в бассейнах рек Даурии: экологические и водохозяйственные аспекты: Тр. биосферного заповедника “Даурский”, вып. 5. Чита: 24-45.

Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного учета в фаунистических исследованиях. М. 287 с.

Попов В.В. 2011. Влияние изменения климата на биоразнообразие наземных позвоночных на примере Байкальского региона//Успехи современной биологии, 131 (5): 466-468.

Равкин Ю.С. 1976. К методике учета птиц лесных ландшафтов//Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск: 66-75.

Равкин Е.С., Челинцев Н.Г. 1990. Методические рекомендации по комплексному маршрутному учету птиц. Репринт. М. 33 с.

Скрябин Н.Г. 1967. К орнитофауне Прибайкалья//Орнитология, 8: 386-387.

Троицкая Е.С., Шимараев М.Н., Цехановский В.В. 2003. Многолетние изменения температуры поверхности воды в Байкале//География и природные ресурсы, 2: 47-50.

Шимараев М.Н., Куимова Л.Н., Синюкович В.Н. 2008. Тенденции изменения абиотических условий в Байкале в современный период//Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле: докл. науч.-практич. конф. (18-20 марта 2008 г., пос. Листвянка, Россия). Новосибирск: 311-318.

Шимараев М.Н., Старыгина Л.Н. 2010. Зональная циркуляция атмосферы, климат и гидрологические процессы на Байкале (1968-2007 гг.)//География и природные ресурсы, 3: 62-68.

Шнитников А.В. 1957. Изменчивость общей увлажненности материков Северного полушария//Записки Географ. об-ва, новая сер. Т.16. М.-Л.: АН СССР. 336 с.

Magnusson J.J., Robertson D.M., Benson B.J., Wynne R.H., Livingston D.M., Arai T., Assel R.A., Barry R.G., Card V., Kuusisto E., Granin N.G., Prowse T.D., Stewart K.M., Vuglinski V.S. 2000. Historical trends in lake and river ice cover in the Northern Hemisphere//Science, 289: 1743-1746.

Summary

Yuriy I. Mel'nikov. Involving analysis of dynamics of Bird fauna and climate on continental Lakes of North Asia in the 20th – early 21st Centuries (as an example of Lake Baikal).

On the basis of own long-term data (1968-2014) and published materials a dynamics of bird fauna of Lake Baikal is analyzed throughout the 20th and early 21st centuries. It is shown that the climatic situation in the late 20th century is unique and is caused by the terminal of a secular climatic cycle conjugated with the end of a climatic cycle of centuries-old level. The basic peculiarities of formation of bird fauna of this area of Eastern Siberia are shown. In this season considerable rearrangements in bird fauna on Lake Baikal were observed, caused by influence of climate warming on its structure, a species composition and number of species, additionally complicated by mass evictions of bird from Central Asia. Despite essential climate fluctuations and wetlands changes, the basic core of aboriginal

bird fauna remains constant enough. Bird species new to the region in most cases are vagrant or scarce ones. Having considerably risen birds' species richness of Lake Baikal, they poorly changed trophic structure of its ecosystems. The causes of the revealed changes are discussed.

664520, Russia, Irkutsk Region, Listvjanka, Academicheskaya Str., 1, Baikal museum of Irkutsk Scientific Centre, e-mail: yumel48@mail.ru

Актуальные проблемы изучения генезиса региональных авифаун

А.В. Давыгора

*Россия, Оренбург, Оренбургский педагогический университет
e-mail: davygora@esoo.ru*

Изучение генезиса, или пространственно-временной динамики региональных авифаун – сложная и многогранная проблема. К числу наиболее актуальных её аспектов, на наш взгляд, относятся: содержание регионального фауногенеза, его направленность и причины. Первое сводится, в основном, к периодической ревизии состава региональной авифауны (накоплению ряда временных «авифаунистических срезов»), которые позволяют обнаруживать происходящие в её составе изменения, в первую очередь – таксономического характера, а также – границ ареалов, численности, сроков фенологических явлений и пр. Именно эти изменения являются основой последующего анализа для выявления направленности долговременной динамики региональной авифауны, а также лежащих в её основе причин. Выявление и анализ долговременных изменений позволяют понять как саму их суть, так и вызывающие их причины. Исходя из понимания причин, можно более обоснованно строить стратегию отбора и охраны редких и уязвимых таксонов, а также авифаунистических комплексов в целом, что порой делается интуитивно и поэтому не исключает субъективных ошибок.

Направленность и причины регионального фауногенеза. До недавнего времени анализ изменений региональных авифаун строился, в основном, на разрозненных сведениях из разного рода архивных документов: хроник, описаний землевладений, схем генеральных межжеваний и т.д., в которых упоминаются, как правило, лишь немногие ценные охотничье-промысловые звери и птицы. Классическим примером подобных исследований являются работы С.В. Кирикова (1959, 1979, 1983), посвященные изменениям животного мира в природных

зонах Восточной Европы за несколько последних столетий. В них анализируются, в основном, последствия отрицательного влияния на фауну деятельности человека.

В настоящее время ситуация кардинально изменилась, что, на наш взгляд, в полной мере ещё не осознано специалистами. Для некоторых регионов, авифауна которых неоднократно исследовалась на протяжении последних 100-150 лет, появилась уникальная возможность выявления изменений, накапливающихся в региональных авифаунах на отрезках векового масштаба, а на этой основе – анализа направленности фауногенеза.

Подобное исследование было выполнено нами на примере Урало-Эмбинского междуречья – одного из наиболее изученных в авифаунистическом отношении регионов Северной Евразии (Давыгора, 2012). Урало-Эмбинское междуречье принимается нами в следующих границах: на севере – долина реки Урал, северо-западе – до северных пределов степной зоны (включая реку Самару и Бузулукский бор), западе – побережье Каспия, на юге – река Эмба, на востоке и северо-востоке – до рек Иргиз и Тобол.

В основу настоящего сообщения положены материалы авифаунистических исследований автора в Урало-Эмбинском междуречье, где ранее проводили свои исследования выдающиеся отечественные зоологи: П.С. Паллас, Э.А. Эверсманн, Н.А. Северцов, П.П. Сушкин, С.Н. Варшавский и др. В последующем исследования были продолжены современными натуралистами. Авифаунистические исследования автора в регионе охватывают период с 1978 г. по настоящее время. Общая продолжительность работ за это время превысила 900 суток. Полевые материалы собирались на 15 постоянных стационарах, 19 районов обследованы во время 2-5-кратных посещений, 29 – однократно. Из 31 вида птиц, впервые отмеченных в авифауне региона за последнее столетие, автором лично и в совместных с коллегами экспедициях, найдено 9 новых видов. Нами использованы и результаты рабочих контактов с коллегами-орнитологами, полученные в ходе совместных экспедиционных работ, а также литературные данные. Основные результаты автора изложены в ранее вышедших публикациях (Давыгора, 1990, 2004, 2005, 2006, 2012).

Не вдаваясь в детали анализа, который содержится в цитируемой выше работе (Давыгора, 2012), отметим главные его результаты и наиболее интересные выводы. В качестве основы для исследований были использованы данные о видах, появившихся в региональной авифауне за последнее столетие (см. список):

1. *Phalacrocorax pygmaeus* (Pallas, 1773) – залёт¹, вероятно, гнезд². – Руннönen, 1999; Коршиков, 2000;
2. *Bubulcus ibis* (Linnaeus, 1758) – гнездится – Березовиков, Гисцов, 1993;
3. *Ciconia ciconia* (Linnaeus, 1758) – залёт – Варшавский и др., 1977; Белик, 1999;
4. *Branta bernicla* (Linnaeus, 1758) – залёт – Гуртовая и др., 1999; Березовиков, 2007;
5. *Cygnus bewickii* Yarrell, 1830 – пролёт – Березовиков и др., 1992; Давыгора и др., 1995;
6. *Pernis ptilorhynchus* (Temminck, 1821) – пролёт?, залёт? – Давыгора, Коблик, 2013;
7. *Accipiter badius* (Gmelin, 1788) – залёт, возм. гнездится – Ковшарь, Давыгора, Карпов, 2007;
8. *Pluvialis fulva* (Gmelin, 1789) – пролёт – Долгушин, 1962; Руннönen, 1999;
9. *Calidris acuminata* (Horsfield, 1821) – пролёт – Коршиков, 2001;
10. *Calidris melanotos* (Vieillot, 1819) – пролёт – Коршиков, 2001;
11. *Larus melanocephalus* Temminck, 1820 – залёт – Давыгора, 1998;
12. *Streptopelia decaocto* (Frivaldszky, 1838) – гнездится, зим., оседл. – Дебело, 1981; Гавлюк, 1984;
13. *Picus viridis* Linnaeus, 1758 – вер. гнездится, зим. – Даркшевич, 1953;
14. *Dendrocopos medius* (Linnaeus, 1758) – вер. гнездится – Даркшевич, 1953;
15. *Riparia diluta* (Sharpe et Wyatt, 1893) – залёт – Давыгора, 2014;
16. *Anthus richardi* Vieillot, 1818 – пролёт – Давыгора, 2001;
17. *Anthus hodgsoni* Richmond, 1907 – пролёт – Давыгора, Назин, 2012;
18. *Anthus rubescens* (Tunstall, 1771) – пролёт, залёт? – Гаврилов, Диханбаев, 2004;
19. *Lanius cristatus* Linnaeus, 1758 – залёт – Бакка и др., 2010; Давыгора, 2012;
20. *Lanius phoenicuroides* (Schalow, 1875) – гнездится – Коршиков, Корнев, 2003; Ковшарь и др., 2007;
21. *Acridotheres tristis* (Linnaeus, 1766) – залёт – Самигуллин, 1997; Березовиков, 2001;
22. *Locustella certhiola* (Pallas, 1811) – залёт – Захаров, 2003;

¹ Для северных районов региона. – Прим. авт.

² Для юго-западных (дельта Урала) районов региона – Прим. авт.

23. *Locustella lanceolata* (Temminck, 1840) – пролёт – Коровин, 1997;
24. *Ficedula albicollis* (Temminck, 1815) – пролёт, гнездится – Гаврилов и др., 1968; Морозов, Корнев, 2009;
25. *Phoenicurus ochruros* (S.G.Gmelin, 1774) – залёт, пролёт. – Березовиков, 2001; Корнев, 2013;
26. *Parus palustris* Linnaeus, 1758 – кочёвки, вер. гнездится – Полежанкина, 2008; Корнев, 2009;
27. *Parus bokharensis* Lichtenstein, 1823 – гнездится – Ковшарь, Давыгора, 2004;
28. *Passer indicus* Jardine et Selby, 1831 – гнездится – Ковшарь, Давыгора, 2004;
29. *Rhodospiza obsoleta* (Lichtenstein, 1832) – вер. гнездится – Карпов, 2008;
30. *Loxia pytyopsittacus* Borkhausen, 1794 – вер. гнездится, зим. – Даркшевич, 1953;
31. *Emberiza pusilla* Pallas, 1776 – пролёт – Коровин, 1997.

Было установлено, что за рассматриваемый период региональная авифауна пополнилась 31 видом птиц, из которых для шести установлено гнездование, для пяти оно вероятно, одиннадцать встречены на пролёте, девять принадлежат к категории залётных. Логично предположить, что вселенцы отражают суть изменений региональной авифауны, накапливающихся во временных отрезках векового масштаба, а, следовательно, являются ценным материалом для познания направленности современного фауногенеза. Основное внимание было уделено исследованию зоогеографических и экологических аспектов произошедших изменений.

Анализ зоогеографического состава новых гнездящихся видов показал, что среди них преобладают расселяющиеся с запада – северо-запада представители европейского типа фауны: зелёный *Picus viridis* и средний пёстрый *Dendrocopos medius* дятлы, мухоловка-белошейка *Ficedula albicollis*; клест-сосновик *Loxia pytyopsittacus*, которые вместе с европейско-китайским видом – черноголовой гаичкой *Parus palustris* составляют 45.5% от состава данной группы. Судя по имеющимся в литературе сведениям, это расселение прослеживается, как минимум, со второй половины 1940-х гг. (Даркшевич, 1953; Варшавский, 1965). Существенно, что выявленная закономерность подтверждается также волной расселения почти двух десятков видов европейского неморального фаунистического комплекса в восточном – юго-восточном направлении (Белик, 1997; Ковшарь, и др., 2007; Давыгора, 2012).

С юга – юго-востока на территорию Урало-Эмбинского междуречья вселились рыжехвостый жулан *Lanius phoenicuroides*³ и индийский воробей *Passer indicus*, являющиеся представителями пустынно-степного пояса Евразии, или номадийского типа фауны, принадлежащая к среднеазиатскому центру формообразования бухарская синица *Parus bokharensis*, и относящиеся к средиземноморскому типу фауны – малый баклан *Phalacrocorax pygmaeus*, египетская цапля *Bubuculus ibis* и буланный вьюрок *Rhodospiza obsoleta*⁴, а также выходец тропических групп – кольчатая горлица *Streptopelia decaocto*. Существенно, что как и в предыдущем случае, этот вектор расселения поддерживается заметным расширением гнездовых ареалов и районов залётов в северном направлении у ряда видов южного происхождения: индийского воробья *Passer indicus*, пустынной каменки *Oenanthe deserti*, туркестанского южного соловья *Luscinia megarhynchos hafizi*, пустынного сорокопуга *Lanius lahtora pallidirostris*, туркестанского тювика *Accipiter badius*, малого баклана *Phalacrocorax pygmaeus*, малой белой цапли *Egretta garzetta* и др. (Ковшарь, Давыгора, 2004; Ковшарь и др., 2007; Карпов, 2008; Рунпönen, 1999; Коршиков, 2000; Ковшарь, Березовиков, 2001; Ерохов и др., 2011; Давыгора, Назин, 2011).

Таким образом, установлено, что на протяжении последнего столетия в гнездовой авифауне Урало-Эмбинского междуречья преобладают две разнонаправленные тенденции. С одной стороны, наблюдается вселение с запада – северо-запада европейских, преимущественно неморальных видов, с другой – происходит встречное расселение с юга – юго-востока и юго-запада представителей южных, термофильных групп номадийского и средиземноморского типов фаун, что подтверждает гипотезу о существовании в отдельных типах местообитаний послеледникового «фаунистического вакуума» (Белик, 2000). О последнем, в частности, свидетельствует заселение рядом европейских лесных видов островных лесов в южной степи и полупустыне (Белик, 1997; Ковшарь, Давыгора, 2004; Ковшарь и др., 2007; Давыгора, 2012а) – в районах, где ранее они отсутствовали (Зарудный, 1888, 1889, 1897; Сушкин, 1908; Варшавский, 1965).

³ Форма «*karelini*», найденная на гнездовании в песках Тайсойган и в пойме Уила у Миялы (Ковшарь, Давыгора, Карпов, 2007). В данном случае принимается точка зрения о подвидовом статусе этой формы в составе политипического вида *Lanius phoenicuroides* (Корелов, 1970; Гаврилов, 1999);). – *Прим. авт.*

⁴ Впервые для территории региона отмечен во второй половине прошедшего десятилетия в Северо-Восточном Прикаспии: два поющих ♂♂ наблюдались в карагачёвой лесополосе близ Доссора (Карпов, 2008), что является дополнительным подтверждением выявленной тенденции. – *Прим. авт.*

Среди впервые зарегистрированных на пролёте видов преобладают обитатели арктической области – малый лебедь *Cygnus bewickii*, бурокрылая ржанка *Pluvialis fulva*, острохвостый песочник *Calidris acuminata*, дутыш *Calidris melanotos* (в сумме 44% от общего числа), и сибирского типа фауны – пятнистый сверчок *Locustella lanceolata* и овсянка-крошка *Emberiza pusilla* (22%), с единичным участием представителей монгольского и китайского типов фаун – степного *Anthus richardi* и пятнистого *Anthus hodgsoni* коньков.

В отличие от новых видов гнездящихся и пролётных птиц, залётные относительно равномерно «распределены» по основным фауногенетическим комплексам региональной авифауны, с небольшим преобладанием арктических и китайских видов, что в самом общем плане подтверждает разнонаправленный и, отчасти, случайный характер залётов, как важного явления в системе территориально-временных связей птиц. Обращает на себя внимание некоторое современное усиление участия в составе группы залётных видов «китайско-сибирского аспекта»; впервые для территории региона зарегистрированы залёты сибирского жулана *Lanius cristatus* (Бака и др., 2010; Давыгора, 2012), хохлатого осоеда *Pernis ptilorhynchus* (Давыгора, Коблик, 2013) и бледной береговушки *Riparia diluta* (Давыгора, 2014).

В экологическом отношении большинство новых видов являются обитателями древесно-кустарникового (45.2%) и лимнофильного (32.3%) комплексов, что противоречит логике ожидаемых последствий современной аридизации климата. Более того, за последние два десятилетия существенно сократились распространение и численность видов, населяющих низкотравные степные сообщества, которые рассматривались в качестве индикаторов современной аридизации климата: степного орла⁵ *Aquila nipalensis*, курганника *Buteo rufinus*, красавки *Anthropoides virgo*, кречётки *Chettusia gregaria*, белокрылого жаворонка *Melanocorypha leucoptera*, каменки-плясуньи *Oenanthe isabellina* и др. Становится очевидным, что их расселение в степи в значительной степени было связано с возникновением биотопов полупустынного типа в местах перевыпасов; зарастание выгонов резко сократило площадь пригодных для таких видов местообитаний.

Определяющими за рассматриваемый период в авифауне Урало-Эмбинского междуречья и её динамике являются современные природные условия и отчасти – исторические причины, включая

⁵ Для северных районов региона. – Прим. авт.

незавершённость послеледниковых ареалогических перемещений. Антропогенные факторы, при всей их важности и масштабности, могут или идти «в русле» природных и усиливать их – лесоразведение и обводнение степных и полупустынных ландшафтов, или ослаблять (парировать) действие природных факторов – перевыпасы, создающие в степях местообитания полупустынного типа.

О проблемах достоверности данных при изучении региональных авифаун. В процессе отбора данных для анализа, опубликованных в региональных авифаунистических работах, автору неоднократно приходилось сталкиваться с проблемой их достоверности. В большинстве случаев ошибки являются неизбежным следствием издержек визуального определения, особенно в случаях трудно различимых в природных условиях таксонов. В связи с этим достоверность регистрации ряда видов вызывает обоснованные сомнения, что неоднократно обсуждалось в литературе (Давыгора, 2005; Коршиков и др., 2009). Эта проблема в авифаунистике известна давно (Воробьёв, 1973; Мекленбурцев, 1981); но особую актуальность она приобрела в связи с переходом на «дистанционные» методы исследований (Беялов, Ковшарь, 2002; Гаврилов, 2004; Ковшарь, 2004 и др.), в которых широко используются материалы визуальных наблюдений без подкрепления их коллекционным материалом.

Изучение состава региональных авифаун всегда было краеугольным камнем развития авифаунистики в России, бывшем СССР и остаётся таковым в настоящее время. Региональные авифауны являют собой те первичные «кирпичики», из которых строятся «здания» наших знаний о фаунах птиц крупных фаунистических областей. До сих пор не утратили своего значения и востребованы ставшие уже классическими региональные авифаунистические сводки, вышедшие из-под пера выдающихся фаунистов прошлого: Э.А. Эверсманна, Н.А. Зарудного, Н.А. Северцова, П.П. Сушкина, А.И. Иванова и многих других. В их основу были положены богатые материалы, собранные с использованием основного метода авифаунистики прошлого – массового коллектирования. Одним из главных достоинств этого подхода является возможность многократного возвращения к собранным материалам, так как в большинстве своём они «вечно» хранятся в ведущих зоологических собраниях, где доступны для специалистов – фаунистов и систематиков.

Современный период характеризуется новыми подходами в авифаунистических исследованиях. При значительно возросшей армии орнитологов и любителей птиц, продолжающих авифаунистические

наблюдения на региональном уровне, сложно представить использование метода массового коллектирования в прежних масштабах, в том числе из гуманистических и природоохранных соображений. В настоящее время – это скорее удел немногих профессиональных орнитологов, в первую очередь систематиков. Однако и в этом случае речь чаще идёт не о массовом, а о выборочном коллектировании, для решения узкого круга задач.

Большинство же орнитологов уже многие десятилетия собирает первичные материалы и публикует на их основе авифаунистические работы с использованием основного метода современной авифаунистики – дистанционных визуальных наблюдений. При этом возникает ряд проблем, связанных с достоверностью первичных данных, ибо момент «визуального контакта» исследователя с птицей и полученный на этой основе факт регистрации скоротечен и необратим, его нельзя повторно «взять в руки», как коллекционную тушку. В связи с этим не редки досадные неточности при визуальном определении тех или иных видов птиц и связанные с ними неприятные последствия как для исследователя, так и для коллег, использующих в анализе ошибочные данные. Опыт показывает, что ошибочных определений удалось избежать лишь немногим, активно работающим в поле фаунистам. Не составляют исключения в этом отношении даже отличающиеся большим полевым опытом и наработанными десятилетиями высокой квалификацией специалисты, о чём свидетельствуют периодически появляющиеся критические публикации об ошибках в орнитологических работах (Воробьёв, 1973; Мекленбурцев, 1981; Гаврилов, 2004; Ковшарь, 2004; и др.).

Отчасти обозначенную проблему решает фотодокументальная съёмка, которая с появлением в последние годы доступной цифровой фототехники и качественной оптики позволяет в большинстве случаев существенно повысить точность определения, но главное – даёт в руки фактический материал (фотоснимки). Совершенно очевидно, что фотодокументальный кадр становится важным источником информации (если несколько утрировать – также как коллекционная тушка), а любая информация предполагает длительное хранение и, в случае необходимости, многократное повторное использование с исследовательскими целями. Представляется, что наступил момент подумать об аккумулировании фотодокументальных авифаунистических материалов в рамках одной или нескольких электронных баз их долговременного хранения и использования. На мой взгляд, это целесообразно было бы сделать под эгидой Мензбировского орнито-

логического общества (МОО) и действующей в его составе авифаунистической комиссии (АФК) Северной Евразии. База должна быть с отработанной архитектурой, включающей, в том числе, и материалы по не определённым таксонам. Представляется важным обсудить этот вопрос на заседании АФК Северной Евразии МОО и включить пункт о необходимости создания фотодокументальной базы (или баз) данных авифаунистической информации в резолюцию конференции.

Однако в ряде случаев и материалы фотодокументальной съёмки не позволяют снять вопросы достоверности определения таксонов (низкое качество снимков, неудачные ракурсы съёмки, плохая освещённость и пр.). Далеко не всегда с помощью данного метода можно определить и подвидовую принадлежность отснятого экземпляра. Для подобных случаев фактически уже создан механизм в виде коллективного обсуждения на орнитологических сайтах силами наиболее авторитетных экспертов в составе авифаунистических комиссий при рабочих группах по отдельным таксонам птиц, а также в региональных авифаунистических комиссиях и АФК Северной Евразии. Эти подходы показали свою высокую эффективность. В качестве примера можно упомянуть работу сайта «Птицы Казахстана», организаторам которого за короткое время удалось привлечь к сотрудничеству большое количество фотографов-анималистов и любителей птиц, что даёт немалый ранее объём авифаунистических данных, в том числе новых интересных находок и регистраций, зафиксированных документально.

Существенным пробелом является отсутствие авифаунистических комиссий во многих регионах, в том числе и в силу неочевидности выделения их границ; отсутствие чёткого механизма разделения полномочий центральной и региональных комиссий. Эти вопросы требуют дальнейшей проработки, также как и налаживание сотрудничества орнитологических сайтов с авифаунистическими комиссиями разного ранга. И первые шаги в этом направлении уже сделаны.

Не меньше вопросов возникает и в отношении публикации полученных материалов. Количество работ, вышедших за последние два с половиной десятилетия, резко возросло, что позволило существенно повысить авифаунистическую изученность многих регионов. Однако и здесь появился целый ряд проблем, требующих своего решения. Кроме уже упомянутой достоверности первичных материалов, к таковым я бы отнёс: поспешную публикацию фактов, требующих дополнительной проверки, мелкотемье, что ведёт к лавинообразному увеличению количества работ, низкое качество анализа исходных дан-

ных и отсутствие каких-либо выводов и обобщений, в том числе из-за незнания региональной авифаунистической литературы.

Я далёк от того, чтобы не понимать значения небольших по объёму авифаунистических заметок, содержащих сведения о новых видах, редких и интересных регистрациях и т.д. Но в ряде случаев, на мой взгляд, наблюдается явный перебор, когда в публикации попадают почти необработанные полевые материалы с бесконечным упоминанием тривиальных видов или описываются малозначительные факты, что как и в случае с ошибочными и неточными данными, вполне может быть отнесено к разряду «фаунистического мусора» (Давыгора, 2004а). Здесь нельзя не согласиться с мнением В.В. Морозова (2010), написавшего в одной из рецензий о целесообразности публикации в региональных авифаунистических обзорах только действительно новых и интересных сведений.

Представляется, что корректировать этот перекокс должны редакторы научных авифаунистических изданий. Целесообразно было бы хотя бы частично возродить институт научного рецензирования работ. Это реально только для сложившихся и стабильных изданий, включая немногие традиционные орнитологические журналы. Речь, конечно, не идёт о каких-то запретительных мерах, которые могли бы затруднить публикацию работ начинающим орнитологам и любителям птиц. Просто должен быть найден какой-то разумный компромисс между стихийным развитием авифаунистики и актуальностью и качеством содержащихся в авифаунистических работах материалов.

Большое влияние на качество исходных авифаунистических данных оказывает инструментарий современного полевого исследователя. Насколько можно судить по собственному полевому опыту и анализу публикаций, в настоящее время кроме визуальных наблюдений и фотодокументальной съёмки применяются: выборочное коллектирование (редко), отлов паутинными сетями, в том числе для более точного определения, видеосъёмка, запись голосов и пр. Но, в конечном итоге, любой исследователь неизбежно сталкивается с необходимостью определения таксономической принадлежности попавшего в поле зрения или отловленного экземпляра. И, в большинстве случаев, проблема эта решается с использованием иллюстрированных определителей птиц, которых к настоящему времени создано значительное количество, и их число продолжает расти. Каждый из них имеет свои преимущества (сильные стороны) и не лишён некоторых недостатков. Но главное – есть большой потенциал для их дальнейшего совершенствования и развития с целью повышения «разрешающей

способности» как одного из основных инструментов современного полевого исследователя.

Имея достаточно большой полевой опыт использования иллюстрированных определителей птиц, хотел бы отметить, на мой взгляд, главные их слабые стороны, являющиеся одновременно и точками их дальнейшего роста и совершенствования. В этом отношении следует указать на отсутствие по многим видам полных наборов рисунков, иллюстрирующих половые, возрастные, географические и сезонные (вне периода размножения) различия в окраске. Наличие рисунков с зимними вариантами нарядов необходимо ещё и потому, что многие перелётные птицы в соответствующих регионах после размножения, и особенно к осени, на пролёте, встречаются уже в зимнем оперении, которое часто существенно отличается от брачного. Также важно, что в зимних нарядах у близких видов нередко сильно «сглаживаются» межвидовые различия. Наконец, в южных регионах Северной Евразии в последние годы участились случаи зимовки целого ряда не наблюдавшихся ранее в этот сезон видов⁶, что также свидетельствует о необходимости расширения видовых иллюстративных рядов в полевых определителях птиц.

Существенным достоинством некоторых современных полевых определителей птиц (Рябицев, 2008 и др.) является, на наш взгляд, наличие в описательной части информации о контактных признаках. Все их «держать в голове», даже при наличии богатого полевого опыта, довольно сложно, поэтому они могут оказать неоценимую помощь для быстрого определения некоторых видов, в частности, отловленных паутиными сетями. Опыт показывает, что всегда лучше подстраховаться, чем проявить самонадеянность, поскольку даже у опытных полевых исследователей, что называется, «замыливается глаз».

Повысить «разрешающую способность» иллюстрированных определителей птиц могло бы дальнейшее выявление и накопление в них тонких полевых отличительных признаков, о чём говорилось уже неоднократно (Белялов, Ковшарь, 2002; Гаврилов, 2004; Давыгора, 2004а и др.). Неправильной, и даже вредной, на мой взгляд, является употребляемая в некоторых определителях формулировка касательно близких видов: «в поле почти или практически не различимы». Правильнее в таких случаях было бы писать, что «тонкие полевые различия не установлены», что больше соответствует действительности и стимулирует полевого исследователя к их поиску. В качестве примера

⁶ В качестве примера можно указать на материалы сайта «Птицы Казахстана»: <http://www.birds.kz> – Прим. авт.

можно было бы привести выявление достаточно надёжных полевых различий у самок лугового и степного луней (Давыгора, 1990а), которые до недавнего времени тоже считались «практически не различимыми» в полевых условиях (Дементьев, 1951; Флинт и др., 1968). Аналогичные примеры по морфологически близким видам птиц приводятся и другими авторами (Ковшарь, 2004). В целом можно констатировать, что в иллюстративной части отечественные полевые определители пока уступают лучшим зарубежным образцам, в частности, западноевропейским.

Литература

Бакка С.В., Барашков А.Н., Барбазюк Е.В., Семенов А.Р., Смелянский И.Э. 2010. Некоторые новые находки редких и охраняемых видов птиц в Оренбургской области//Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Вып. 15. Екатеринбург: 7-13.

Белик В.П. 1997. Проникновение северных дендрофильных видов птиц вглубь пустынь Казахстана//Беркут, 6 (2): 19-22. **Белик В.П.** 1999. К авифауне степного Оренбуржья//Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: 11-13. **Белик В.П.** 2000. Птицы степного Подонья: Формирование фауны, её антропогенная трансформация и вопросы охраны. Ростов-на-Дону: 376 с.

Белялов О., Ковшарь В. 2002. Дорогие Коллеги!//Казахстанский орнит. бюл. 2002: 4-5.

Березовиков Н.Н., Хроков В.В., Коваленко А.В., Карпов Ф.Ф. 1992. Редкие и исчезающие птицы Утва-Илекского междуречья//Редкие виды растений и животных Оренбургской обл. Оренбург: 25-27. **Березовиков Н.Н., Гисцов А.П.** 1993. К авифауне Северо-Восточного Прикаспия//Рус. орнитол. журн., 2 (1): 89-90. **Березовиков Н.Н.** 2001. Дополнения и уточнения к орнитофауне Утва-Илекского междуречья//Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: 17-20. **Березовиков Н.Н.** 2007. Чёрная казарка//Птицы Средней Азии (в 5 томах). Т.1. Алматы: 137-138.

Варшавский С.Н. 1965. Ландшафты и фаунистические комплексы наземных позвоночных Северного Приаралья в связи с их значением в природной очаговости чумы. Доклад ... докт. биол. наук по совокупности опубл. работ. Саратов: 76 с. **Варшавский С.Н., Варшавский Б.С., Гарбузов В.К.** 1977. Некоторые редкие и исчезающие птицы Северного Приаралья//Редкие и исчезающие звери и птицы Казахстана. Алма-Ата: 146-153.

Воробьёв К.А. 1973. О некоторых ошибках в орнитологических работах// Зоол. журн., 52 (6): 955-957.

Гавлюк Э.В. 1984. К вопросу об орнитофауне Оренбургской области// Животный мир Южного Урала и Северного Прикаспия: Тез. докл. науч. конфер. Оренбург: 30-31.

Гаврилов Э.И., Наглов В.А., Федосенко А.К., Шевченко В.Л., Татарина О.М. 1968. Об орнитофауне Волжско-Уральского междуречья// Тр. ин-та зоол. АН Каз.ССР. Т.29. Алма-Ата: 153-207. **Гаврилов Э.И.** 1999. Фауна и распространение птиц Казахстана. Алматы: 198 с. **Гаврилов Э.И., Диханбаев А.** 2004. Коныки (*Anthus*) фауны Казахстана//Selevinia 2003. Алматы: 35-38. **Гаврилов Э.И.** 2004. Господа орнитологи, будьте бдительны!//Казахстанский орнит. бюлл. 2003: 4-6.

Гуртовая Е.Н., Толванен П., Ескелин Т., Ойсен И., Брагина Т., Аварк Т., Айхорн Г., Аркиомаа А., Тимонен С. 1999. Предварительные результаты экспедиции по изучению пiskuльки и других видов водоплавающих птиц в Казахстане в октябре 1999 г./Казарка, 5: 145-154.

Давыгора А.В. 1990. Современная аридизация климата и некоторые изменения авифауны степного Предуралья за последнее столетие//Животный мир Южного Урала: Информ. мат-лы. Оренбург: 64-67. **Давыгора А.В.** 1990а. Полевое определение самок лугового и степного луной/Малоизученные птицы Северного Кавказа. Ставрополь: 60-64. **Давыгора А.В., Корнев С.В., Коршиков Л.В.** 1995. Новые материалы по авифауне степного Предуралья// Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: 17-18. **Давыгора А.В.** 1998. Заметки по авифауне степного Предуралья//Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: 55-63. **Давыгора А.В.** 2001. Некоторые тенденции долговременных изменений авифауны степей Южного Урала// Актуал. пробл. изуч. и охр. птиц Восточной Европы и Северной Азии (XI орнит. конф.). Казань: 204-205. **Давыгора А.В.** 2004. Вековая динамика авифауны степей Южного Урала. 1. Изменения видового состава//Стрепет. Т.2, Вып. 1. Ростов-на-Дону: 41-67. **Давыгора А.В.** 2004а. Современная региональная авифаунистика: некоторые особенности и проблемы//Научные чтения памяти профессора В.В. Станчинского. Вып. 4. Смоленск: 100-106. **Давыгора А.В.** 2005. Итоги и перспективы изучения фауны позвоночных (Vertebrata, Chordata) Оренбуржья на рубеже веков//Животный мир Южного Урала и Северного Прикаспия. Оренбург: 15-28. **Давыгора А.В.** 2006. Залёты птиц и их значение в познании долговременной динамики и истории региональных авифаун//Развитие современной орнитологии в Северной Евразии: Тр. XII Межд. орнит. конф. Северной Евразии. Ставрополь: 229-256. **Давыгора А.В., Назин А.С.** 2011. Залёт малой белой цапли *Egretta garzetta* в Оренбургское степное Зауралье//Рус. орнит. жур., 20 (707): 2319-2322. **Давыгора А.В.** 2012. Долговременная динамика орнитологической фауны Оренбургского края (как исторической области)//Наземные позвоночные животные аридных экосистем: Мат-лы межд. конф. посвящ. памяти Н.А. Зарудного, г. Ташкент, 24-27 окт. 2012 г. Ташкент: 122-135. **Давыгора А.В.** 2012а. Современные изменения фауны и распространения птиц древесно-кустарникового комплекса в Урало-Эмбинском междуречье//Биологич. разнообразие азиатских степей: Мат-лы II Межд. науч. конф. Костанай: 103-107. **Давыгора А.В., Назин А.С.** 2012. Новые данные о гнездящихся, пролётных и летующих птицах степного

Зауралья//Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Вып. 17. Екатеринбург: 33-58. **Давыгора А.В., Коблик Е.А.** 2013. Первая регистрация хохлатого осоеда *Pernis ptilorhynchus* в Европейской России//Рус. орнит. жур., 22 (899): 1936-1939. **Давыгора А.В.** 2014. Новые данные о пролётных, зимующих и залётных птицах степного Предуралья//Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 19: 17-32.

Даркшевич Я.Н. 1953. Бузулукский бор. Чкалов: 88 с.

Дебело П.В. 1981. Кольчатая горлица в Уральске//Экология и охрана птиц. Тез докл. VIII Всесоюз. орнит. конф. Кишинев: 69.

Дементьев Г.П. 1951. Отряд дневные хищники//Птицы Советского Союза, Т.1. М.: Советская наука: 70-341.

Долгушин И.А. 1962. Отряд кулики//Птицы Казахстана. Т.2. Алма-Ата: 40-245.

Ерохов С.Н., Инютина В.П., Брагин Е.А., Березовиков Н.Н., Келломяки Э.Н., Розенфельд С.Б., Гордиенко Н.С., Тимошенко А.Ю., Салемгареев А.Р., Вилков В.С., Карпов Ф.Ф. 2011. Итоги мониторинга сезонных миграций стерха *Grus leucogeranus* и других водно-болотных птиц в Костанайской области в 2005-2008 годах//Ч.1. Рус. орнит. жур., 20 (639): 479-503. Ч.2. Рус. орнит. жур., 20 (640): 511-531.

Зарудный Н.А. 1888. Орнитологическая фауна Оренбургского края//Зап. Имп. Акад. наук. СПб., 57(1): 338 с. **Зарудный Н.А.** 1889. Дополнительные заметки к познанию орнитологической фауны Оренбургского края//Bull. Soc. Nat. Mosc. M., 2(4): 658-681. **Зарудный Н.А.** 1897. Дополнения к "Орнитологической фауне Оренбургского края"//Материалы к познанию фауны и флоры Рос. имп., отд. зоол. Вып. 3. М.: 171-312.

Захаров В.Д. 2003. К орнитофауне юга Челябинской области//Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: 102.

Карпов Ф.Ф. 2008. К распространению некоторых птиц в Северо-Восточном Прикаспии//Selevinia 2008: Казахстанский зоол. ежегодник. Алматы: 256.

Кириков С.В. 1959. Изменения животного мира в природных зонах СССР. Ч.1. Степная зона и лесостепь. М.: АН СССР: 173 с. **Кириков С.В.** 1979. Человечек и природа восточно-европейской лесостепи. М.: 183 с. **Кириков С.В.** 1983. Человечек и природа степной зоны. Конец X – середина XIX в. М.: Наука: 126 с.

Ковшарь А.Ф. 2004. Ещё раз об ошибках в орнитологических работах//Казахстанский орнит. бюлл. 2003. Алматы: 7-11. **Ковшарь А.Ф., Березовиков Н.Н.** 2001. Тенденции изменения границ ареалов птиц в Казахстане во второй половине XX столетия//Selevinia. Алматы: 33-52. **Ковшарь А.Ф., Давыгора А.В.** 2004. К авифауне Мугуджар и верхней Эмбы//Selevinia 2003: Казахстанский зоол. ежегодник. Алматы: С. 73-97. **Ковшарь А.Ф., Давыгора А.В., Карпов Ф.Ф.** 2007. Орнитологические

наблюдения в Урало-Эмбинском междуречье (Эмба, Темир, Сагиз, Уил., Б. Хобда) в июне 2006 г.//Selevinia 2006: Алматы: 63-79.

Корелов М.Н. 1970. Семейство Сорокопутовые – Laniidae//Птицы Казахстана. Т.3. Алма-Ата: Наука: 364-399.

Корнев С.В. 2009. К орнитофауне Оренбургской области//Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: 61-64. **Корнев** С.В. 2013. Горихвостка-чернушка – новый вид авифауны Оренбуржья//Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири: Регион. авифаунистический жур. Вып. 18. Екатеринбург: 49-50.

Коровин В.А. 1997. Птицы южной оконечности Челябинской области//Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: 74-97.

Коршиков Л.В. 2000. Залет малого баклана в Оренбуржье//Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: 118. **Коршиков** Л.В. 2001. Дополнения к «Новостям орнитологического сезона 2000 г. в Оренбуржье»//Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: 118-120. **Коршиков** Л.В., **Корнев** С.В. 2003. Новые интересные орнитологические наблюдения в Оренбуржье в 2003 г.//Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: 130-133. **Коршиков** Л.В., **Давыгоро** А.В., **Корнев** С.В. 2009. Критический обзор публикаций Г.М. Самгуллиной по фауне птиц Оренбургской области//Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири, Вып. 14. Екатеринбург: 228-240.

Мекленбурцев Р.Е. 1981. Ошибки в некоторых работах по орнитологии//Бюлл. МОИП, Отд. биол., 86 (2): 48-50.

Морозов В.В., **Корнев** С.В. 2009. Орнитологические находки на западе Оренбуржья//Рус. орнит. жур., 18 (528): 2069-2081. **Морозов** В.В. 2011. Рецензия на статью Бакка С.В., Барашкова А.Н., Барбазюк Е.В., Семенов А.Р., Смелянский И.Э. Некоторые новые находки редких и охраняемых видов птиц в Оренбургской области//Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2010. Вып. 15: 7-13.//Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири: Вып. 16. Екатеринбург: 144-146.

Полежанкина П. Г. 2008. К осенней орнитофауне Зианчуринского района РБ в 2006-2007 гг.//Мат-лы III Всерос. конф. «Принципы и способы сохранения биоразнообразия». Йошкар-Ола – Пушино: 190-191.

Рябицев В.К. 2008. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири. 3-е изд., испр. и доп. Екатеринбург: 634 с.

Самигуллин Г.М. 1997. Залеты птиц в Оренбургскую область//Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: 128.

Сушкин П.П. 1908. Птицы Средней Киргизской степи (Тургайская область и восточная часть Уральской)//Мат-лы к познанию фауны и флоры Рос. Имп., отд. зоол. Вып. 8. М.: 1-803.

Флинт В.Е., Бёме Р.Л., Костин Ю.В., Кузнецов А.А. 1968. Птицы СССР. М.: Мысль: 637 с.

Ruupönen P. 1999. Annotated checklist of birds observations during the Lesser White-fronted Goose expedition to Kustanai Region, north-western Kazakhstan 4-16 October, 1998//*WWF*, Finland Report 10. NOF Rapportserie Report 1-1999. Fennoscandian Lesser White-fronted Goose conservation project. Annual report. Helsinki: 66-67.

Summary

Anatoly V. Davygora. Vital problems of genesis of regional avifauna

The comparison of present-day and historical evidences has shown two tendencies continued for a long time in the avifauna of the Ural-Emba region: expansion of European forest species to southern steppes and semi-deserts and the opposing spread of inhabitants from Eurasian deserts and steppes. An assumption, that modern genesis of avifauna goes in varied directions allowing for “faunistic vacuum” in some habitats in postglacial period, is confirmed. It is argued that main limitation of current remote studies lies in the fact that they do not imply the possibility of cross-reference as opposed to collections of birds’ carcasses. It is recommended to use a photography as a legitimate reference by accumulating as much photographic material as possible. There are some suggestions how to update illustrated bird guides.

Балобан в России и Казахстане

И.В. Карякин¹, А.С. Левин², А.В. Мошкин¹, Э.Г. Николенко¹

¹Россия, Нижний Новгород, Экологический центр «Дронт»

e-mail: ikar_research@mail.ru, e-mail: moshkin_alex@mail.ru,

e-mail: elnik2007@ya.ru

²Казахстан, Алматы, Казэкопроект и Институт зоологии МОН РК

e-mail: levin_saker@mail.ru

Балобан (*Falco cherrug*) – один из наиболее угрожаемых видов соколообразных Северной Евразии, площадь ареала и численность которого в последние три десятилетия катастрофически сократились. На основании сведений о распространении и численности вида на территории России и Казахстана, как исторических, так и современных, в т.ч. данных авторов за более чем 20 лет исследований, реконструировано состояние вида с середины XX в., показаны масштабы его сокращения. В 70-х гг. XX в., по литературным сведениям, численность вида в России может быть оценена в 9 тыс. пар. К 2000 г. европейская популяция балобана вплоть до Урала попросту исчезла. Последний анклав вида, численностью не более 3 тыс. пар, остался лишь в Алтае-

Саянском регионе. По состоянию на 2003 г. общая численность в России оценена в 2115–2925 пар, а современная оценка численности (на 2014 г.) составляет 1628–2197, в среднем 1869 гнездящихся пар.

В Казахстане до 80-х гг. фактически отсутствуют оценки численности балобана. Реконструкция по литературным данным дает общую численность вида в Казахстане на 1990 г. в 4808–5628 гнездящихся пар; в 2010 г. численность оценена в 1882–2179, т.е. показано снижение численности на 61% за 20 лет. Данные последних лет показывают еще большее снижение численности и сокращение ареала вида. Последняя оценка численности балобана около 1000 пар, вероятно, несколько пессимистична, но все же отражает реальные масштабы бедствия. Есть надежда, что в Казахстане в настоящее время гнездится до 1500 пар балобанов.

Основная причина краха популяции балобана, отмечаемая во всем ареале, – нелегальный отлов и контрабанда для нужд соколиной охоты в арабских странах. Вторым важным фактором, оказывающим влияние на многие виды пернатых хищников, является поражение электрическим током на ЛЭП среднего напряжения, однако количественно оценить вклад этого фактора в сокращение вида остается невозможным. Эти факторы указаны как ключевые и в Глобальном плане действий по балобану, разработанном целевой рабочей группой по балобану (Saker Task Force) в рамках Меморандума о взаимопонимании по хищным птицам (MoB) по заданию 10-ой Конференции Сторон Конвенции по мигрирующим видам (CMS). Целью плана действий является разработка скоординированной системы менеджмента и мониторинга для сохранения вида.

Введение

Балобан – один из наиболее угрожаемых видов соколообразных Северной Евразии, площадь ареала и численность которого в последние три десятилетия катастрофически сократились. Этот глобально редкий, находящийся под угрозой исчезновения вид занесен в красный список МСОП (категория EN – «угрожаемый вид»), Красную книгу России (категория 2 – «сокращающийся в численности вид»). Отнесен к видам общеевропейской природоохранной значимости SPEC 1 (виды, находящиеся под глобальной угрозой исчезновения). Включен в Приложение 2 СИТЕС и Приложение 3 Бернской Конвенций. На 10-ой Конференции Сторон Конвенции по мигрирующим видам (CMS), проходившей 25 ноября 2011 г., была принята Резолюция 10.28, одобрявшая занесение балобана в Приложение 1 CMS за исключением популяции в Монголии. На Конференции было признано, что для при-

остановления сокращения популяций балобана необходима международная система мер по охране вида, обеспечение сотрудничества всех ключевых заинтересованных сторон на территории всего ареала вида. Для чего в рамках Меморандума о взаимопонимании (MoV) по сохранению мигрирующих хищных птиц в Африке и Евразии (MoV по хищным птицам) была создана целевая рабочая группа по балобану (Saker Task Force), которая к концу 2013 г. разработала скоординированный Глобальный план действий (Global Action Plan – GAP), включающий систему менеджмента и мониторинга для сохранения вида (Ковач и др., 2014). Более 20 лет группой специалистов Российской сети изучения и охраны пернатых хищников и Союза охраны птиц Казахстана в России и Казахстане ведется мониторинг гнездовых популяций балобана, который показывает катастрофическое снижение численности вида. На сегодняшний день состояние популяций балобана в этих странах близко к критическому: без принятия срочных мер по сохранению, вид окажется на грани исчезновения в дикой природе.

В данном обзоре авторами собраны все сведения о распространении и численности балобана на территории России и Казахстана, как исторические, так и современные. На этой основе реконструировано состояние вида с середины XX в., чтобы наглядно показать масштабы сокращения его численности, дать качественную и количественную оценку происходящего коллапса.

Таксономический статус балобана

Балобан входит в подрод *Hierofalco*, в котором нет достаточно четкой морфологической и генетической дифференциации между видами, которые в качестве самостоятельных выделяются в большинстве случаев по географическому признаку (наличие географической изоляции между популяциями). В условиях неволи все виды подрода *Hierofalco* свободно скрещиваются и дают плодовитое потомство, что не позволяет их относить к генетически разным видам. Учитывая эти нюансы, многие специалисты склонны считать, что балобан как вид сформировался в позднем плейстоцене – раннем голоцене (Котс, 1948; Дементьев, 1951; Eastham et al., 2002; Kleinschmidt, 1901; Nittinger et al., 2005; 2007; Potapov, Sale, 2005).

Анализ митохондриальной ДНК показал, что балобан на генетическом уровне представлен двумя группами гаплотипов, которые принято делить на «западных» и «восточных» балобанов, что указывает на формирование популяций в результате рецессивного скрещивания в постгляциальную эпоху (Nittinger et al., 2005; 2007). Таким образом,

балобан как вид в современном понимании сформировался в период аридизации климата после вюрмского оледенения в результате рецессивных контактов двух изолированных потомковых форм пра-кречета (Potapov, Sale, 2005). Разными авторами в ареале балобана выделяется от двух (Vaurie, 1961) до шести-семи подвидов (Дементьев, 1951; Степанян, 1990; Пфедфер, 2009). В настоящее время принято делить балобана на 6 подвидов (Карякин, 2011):

Обыкновенный балобан *Falco cherrug cherrug* – некогда наиболее многочисленный подвид, населявший всю лесостепную зону Северной Евразии от Центральной Европы до Забайкалья. В настоящее время его ареал фрагментировался на 6 изолятов с численностью от 100 до 300 пар в каждом, которые локализованы преимущественно в странах Восточной Европы, в Украине, в трансграничной зоне России и Казахстана и в Центральном Казахстане. Гнездится в основном на деревьях (только в Центральном Казахстане большей частью на скалах), хотя в последнее время европейские популяции освоили для гнездования ЛЭП, широко расселившись по сельскохозяйственным районам Венгрии и южной Украины (аналогичные процессы происходят и в Центральном Казахстане).

Чинковый балобан *Falco cherrug korelovi [aralocaspius]* – населяет Арало-Каспийский регион, где гнездится исключительно на чинках плато. Численность подвида на период 2003–2007 гг. оценивалась в 1.5–2 тыс. пар. Подвидовая самостоятельность чинкового балобана была предметом споров более 100 лет после первоописания птицы немецким орнитологом Отто Кляйншмидтом в 1901 г. и присвоения ей научного названия *aralocaspius* (позже было доказано, что данный экземпляр к действительно аралокаспийским балобанам не относится). Популяция настоящих чинковых балобанов была выявлена лишь в 2003 г., а дальнейшие исследования позволили сделать полное описание подвида и уточнить его номенклатуру (Пфедфер, Карякин, 2010, 2011; Pfeffer, Karyakin, 2011; Martens, Bahr, 2012).

Туркестанский балобан *Falco cherrug coatsi* – населял горы Средней Азии от Ирана, Пакистана и Афганистана, до Южного Казахстана. Современная численность неизвестна и не ясно, сохранился ли вообще данный подвид в чистом виде. Предполагаемая численность не более 300 пар. Гнездился на скалах и обрывах.

Центральноазиатский балобан *Falco cherrug milvipes* – населяет горы Центральной Азии от Юго-Восточного Казахстана до Алтая и Саяна включительно. Численность очень сильно сократилась в основном по причине отлова птиц в Восточном Казахстане и в настоящее

время оценивается примерно в 500 пар. Гнездится преимущественно на скалах.

Монгольский балобан *Falco cherrug progressus* – населяет горно-степные ландшафты Монголии и Северного Китая, в России гнездится в Юго-Восточном Алтае, Туве и Забайкалье. Численность подвида 1.5–2 тыс. пар. Гнездится на скалах и искусственных сооружениях, иногда на земле и на деревьях.

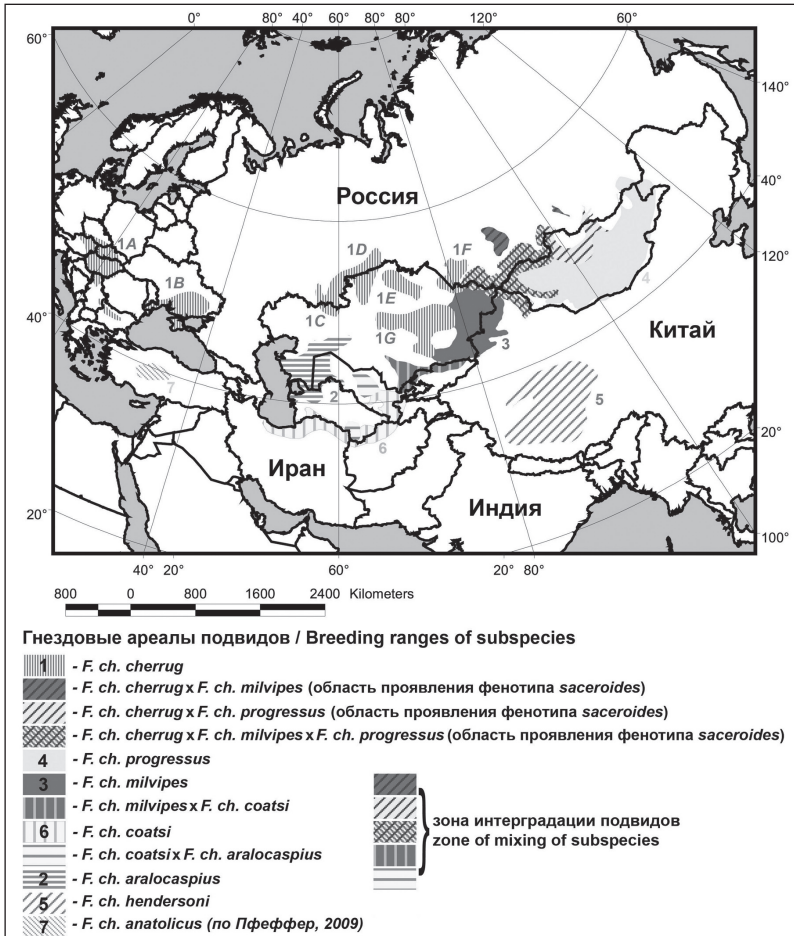


Рис. 1. Популяционно-подвидовая структура ареала балобана (*Falco cherrug*) (по: Карякин, 2011).

Fig. 1. Subspecies population structure of the Saker Falcon range (*Falco cherrug*) (according to: Karyakin, 2011).

Тибетский балобан *Falco cherrug hendersoni* – самый высокогорный подвид балобана, населяющий Тибет. Численность – не менее чем 1 тыс. пар. Гнездится на скалах, изредка на искусственных сооружениях.

Предполагается также таксономическая самостоятельность в качестве подвида балобанов из турецкой популяции (Пфедфер, 2009), однако подробные описания соколов из Турции отсутствуют, и этот сокол здесь находится на грани исчезновения (Raguov et al., 2008; Dixon et al., 2009).

В Южной Сибири и Северной Монголии от Алтая до Забайкалья лежит широкая зона гибридизации между обыкновенным балобаном и балобанами восточных подвидов – центральноазиатским и монгольским (Карякин, 2010). Ранее птицы из этой гибридной популяции относились к самостоятельному подвиду – сибирский балобан *Falco cherrug saceroides*, однако в последнее время, несмотря на значительную частоту встреч птиц смешанных фенотипов в зоне интерградации подвидов, статус сибирского балобана в качестве самостоятельного подвида не признается (Карякин, 2011).

В зоне совместного обитания обыкновенного, центральноазиатского и монгольского балобанов в наиболее гетерогенных очагах с высокой плотностью соколов смешанных фенотипов (так называемых сибирских балобанов) обнаруживаются птицы уникальных фенотипов, которых ранее относили к самостоятельным видам – сокол Лоренца (*Falco lorenzii*) и алтайский сокол (*Falco altaicus*). Исследования последних лет свидетельствуют о недостаточной аргументированности этих представлений и позволяют относить таких птиц к уникальным морфам балобанов, возникающим в зоне гибридизации обыкновенно-го балобана и двух восточных подвидов (Карякин, 2010; 2011).

В России и Казахстане гнездятся обыкновенный, чинковый, центральноазиатский и монгольский подвиды балобана, а также, вероятно, туркестанский (рис. 1).

Распространение и численность

В середине XX в. балобан населял огромные пространства пустынной, степной и лесостепной зон от Австрии и Болгарии до Дальнего Востока. Однако современный ареал сильно фрагментирован – в западной его части между подвидами и даже популяциями сформировались широкие разрывы, практически исключающие обмен особями, что подтверждено данными спутниковой телеметрии (Prommer et al., 2012; 2014). Этот процесс произошел стремительно, в течение нескольких десятилетий. В конце 90-х гг. XX в., благодаря проектам,

поддержанным Агентством по охране окружающей среды Объединенных Арабских Эмиратов (ERWDA), был обследован практически весь ареал балобана в России и Казахстане и начат его долгосрочный мониторинг. Сопоставление новейших данных по распространению и численности балобана с литературными сведениями позволило реконструировать его былое распространение и прежнюю численность на территориях, где вид исчез на гнездовании, а также оценить масштабы сокращения его популяций.

Россия

1. Европейская часть. В России балобан всегда находился на северном пределе своего гнездового распространения, как типичный представитель фауны аридных зон. Тем не менее, вся степная и лесостепная зоны Европы, включая российскую часть, некогда была населена номинативным подвидом балобана (*Falco cherrug cherrug*). Наиболее западные и северо-западные находки балобана на гнездовании известны из Тульских засек (Лихачев, 1957), Мордовского заповедника (Бородин, 1967), близ Окского заповедника (Приклонский, 1977) и в Волжско-Камском заповеднике (Ушаков, Ушакова, 1980).

На Кавказе и в Предкавказье балобан известен на гнездовании с XIX ст. В середине этого века он был обычен в долинах Кубани и Терека (Богданов, 1879) и оставался нередким на Тереке до середины XX в. (Беме, 1925; Туров, Красовский, 1933; Тер-Вартанов и др., 1954). Последние находки нескольких гнезд в этом регионе датируются 1958–1959 гг. (Гусев, Штегман, 1959). В Дагестане длительное время летние встречи балобанов не были известны (Джамирзоев и др., 2000), но в апреле–мае 2002 г. похожие на балобана крупные соколы дважды были встречены на юге Буйнакской котловины и в Каякентском районе у оз. Аджи (Белик, 2008), гнездование еще одной пары предполагалось в низовья р. Рубас (Белик и др., 2002), а в Буйнакской котловине в 2006–07 гг. была найдена одна гнездовая пара (Букреев и др., 2007). Однако фактическими находками гнезд все эти встречи не подтверждены, а специальные поиски балобанов группой специалистов в районе г. Буйнакска в мае 2009 г. положительных результатов не дали (Милобог и др., 2010). Гнездование балобана предполагалось также в предгорьях Чечни – в региональных заказниках «Шалинский» и «Брагунский» (Белик, 2008). Кроме того, в 2002–2005 гг. пара балобанов гнездилась в лесополосе среди полей на Осетинской равнине (Комаров, 2006; Комаров, Аль-Шамери, 2005). В 2004 г. две пары обитали в ущелье р. Хасаут в Карачаево-Черкесии, а в июле 2006 г. там наблюдалась пара птиц, державшаяся, по-видимому, на гнездовом

участке (Белик, Тельпов, 2007; Белик, 2008). Еще одна пара с выводком встречена в 2007 г. в ущелье р. Малка в Кабардино-Балкарии (Белик, 2007). В 2007 г. молодой балобан появился у фотографов в Курортном парке г. Кисловодска (Друп и др., 2008; Белик, 2008), по опросным данным, птенцы балобана были изъяты в 2004 г. из гнезд в ущелье Ха-саута. Наконец, в конце апреля 2007 г. балобан наблюдался в окрестностях Кисловодска, где птицы тоже могли остаться на гнездование (Белик, 2008). На Ставрополье в XIX ст. балобан не встречен (Динник, 1886). В XX в. было отмечено лишь несколько весенне-летних встреч: у Ставрополя и в низовьях Кумы в мае 1954 г., а также в Степновском районе на востоке края, где две птицы были добыты в апреле 1955 г. (Волчанецкий, 1959). Дважды в апреле и мае 1984 г. балобаны наблюдались у с. Турксад и пос. Затеречный на крайнем востоке Ставропольского края (Хохлов, 1995), но фактов гнездования не выявлено (Белик, 2008). В дельте Дона и в степях Азовского района на юге Ростовской области последние гнездовья балобана найдены в 1971–1972 гг. Позже птицы здесь полностью исчезли (Ивановский, Белик, 1991) и лишь в последние годы вновь стали изредка отмечаться в миграционный и зимний периоды (Белик, 2004; 2008). Однако специальные поиски балобанов в Восточном Приазовье в 2004 г. положительных результатов не дали (Милобог и др., 2010).

К 2008 г. на Северном Кавказе было известно 5–7 мест предполагаемого или подтвержденного случайного гнездования балобана, а его ориентировочная численность оценена в 10–30 пар (Белик, 2008) и, вероятно, эта оценка является максимально оптимистичной. Таким образом, о тенденции к восстановлению популяции балобана на юге Европейской России говорить преждевременно: несмотря на регулярные выпуски соколов питомником «Филин» в Северной Осетии и другими вольерными центрами, существенного роста числа его летних регистраций в регионе не произошло.

В бассейне Дона и верхней Оки, где популяция сокола процветала в начале XX в. (Огнев, Воробьев, 1923; Барабаш-Никифоров, Павловский, 1947; Образцов, 1951; Лихачев, 1957) к 90 гг. сохранились одиночные изолированные гнездовья, а к концу этого века произошел окончательный крах восточноевропейской популяции. Последняя достоверная гнездовая находка вида известна с р. Иловли (в 15 км от райцентра Ольховка) Волгоградской области (Чернобай, 1992).

В Волго-Уральском регионе балобан был нередок в конце XIX – начале XX вв. в степной и лесостепной зонах, достигая максимальной численности в лесостепи Приволжской возвышенности, Высокого За-

волжья и Южного Урала (Эверсманн, 1866; Богданов, 1871; Рузский, 1893; Зарудный, 1888; Сушкин, 1897; Карамзин, 1901; Житков, Бутурлин, 1906; Кириков, 1952). По-видимому, наиболее крупный очаг численности вида в Волго-Уральском регионе располагался на территории Высокого Заволжья, где по данным А.Н. Карамзина (1901) балобан гнезился в количестве 3–4 пар на 100 десятин. На север балобан был распространен до Алатыря, устья Камы и Белой в Предуралье (Григорьев и др., 1977), возможно нерегулярно гнезился на крайнем юге Нижегородской области и в Чувашии, где зарегистрированы редкие летние встречи (Пузанов и др., 1955; Воронцов, 1967). Крупные гнездовые группировки балобана сохранялись и в левобережье Нижней Волги в 30–60-х гг. XX в., в частности, имеются сведения о его обычности в пойменных лесах р. Еруслан в Волгоградской области (Волчанецкий, Яльцев, 1934; Голованова, 1985). Еще в 70-х гг. наблюдалось гнездование балобана в Башкирском Прибелье (Григорьев и др., 1977), однако уже в начале 80-х гг. ни в Башкирии, ни в Татарии балобан на гнездовании не обнаружен (Горшков и др., 1983; Ильичев, Фомин, 1988), а в Оренбургской области сохранились единичные пары (Давыгора, 1998). По состоянию на 90-е гг. XX в. численность балобана в европейской части России оценивалась в 120–150 пар, 80% из которых гнездились между Средней Волгой и Уралом (Мосейкин, 1991; Galushin, Moseikin, 1998). Но уже к концу 90-х гг. эта оценка выглядела более чем оптимистичной. В Саратовской области вид перестал регистрироваться на гнездовании (Антончиков, Пискунов, 2003). Даже там, где еще были известны гнездовья в начале 90-х гг., например в Дьяковском лесу, где гнездились 3 пары (Завьялов, Рубан, 2001), к концу 90-х гг. балобан исчез (Барабашин, 2004). Между Уральскими горами и Волгой в 1998–2002 гг. балобан гнезился крайне спорадично и постоянные гнездовые участки имелись лишь на Сыртовых возвышенностях, непосредственно примыкающих к Уральским горам. В Заволжье было известно 5 гнездовых участков (Карякин, 2004а), причем все они перестали существовать к 2005 г. (Karяkin et al., 2004а; Карякин и др., 2005б). В Волгоградской области несколько пар гнездились по обрывам Волги (Чернобай, Никитина, 1990; Галушин и др., 1996; Лукьянов, 1999), однако было неизвестно, насколько регулярно они размножались, а в 2000-х гг. факты гнездования не регистрировались (Чернобай, 2004а; 2004б). В 2004 г. в степи Волгоградского Заволжья установлено гнездование сибирского балобана, помеченного спутниковым передатчиком во время выпуска партии конфискованных птиц

в Иране, однако размножение длилось не более двух лет, после чего птицы покинули участок.

Уже к 2004–2005 гг. в европейской части России не стало области регулярного гнездования балобана, и лишь отдельные пары периодически гнездились в разных местах (Карякин, 2005; Карякин и др., 2005б). Общая численность вида между Волгой и Уралом по оценке 2005 г. вряд ли превышала 25 пар (Карякин и др., 2005б). После 2005 г. факты гнездования балобана на данной территории отсутствуют, несмотря на регулярный мониторинг хищных птиц, ведущийся в Самарской области и Башкирии с 2005 по 2013 гг., а в Астраханской, Волгоградской и Оренбургской областях – с 2010 г. При этом ежегодно на рассматриваемой территории регистрируются кочующие молодые птицы из популяций Центральной Европы, Украины и Арало-Каспийского региона, что подтверждено не только визуальными наблюдениями, но и методами спутникового прослеживания (Prommer et al., 2012; 2014).

На Южном Урале в начале XXI в. ситуация с балобаном выглядела несколько лучше, чем в европейской части России: небольшая группировка из 6 гнездовых участков располагалась на восточном склоне Южного Урала (Карякин и др., 2001, 2005б; Карякин, 2004а), причем практически все пары появились на гнездовании после 1997 г. (Карякин, 1998), но к 2006 г. два гнездовых участка исчезли по причине уничтожения местообитаний в результате развития инфраструктуры туристического бизнеса (А. Паженков, личное сообщение), а к 2010 г. вид перестал регистрироваться в гнездовой период. Крупная гнездовая группировка балобана населяла Губерлинский мелкосопочник и прилегающие территории. Здесь один гнездовой участок балобанов был известен в Буртинской степи Оренбургского заповедника (Чибилев и др., 1996) и шесть – преимущественно в междуречье Урала и Губерли (Карякин, 2004а; Карякин и др., 2005б). Последние исследования в 2012 и 2013 гг. показали полное исчезновение балобана на гнездовании (Карякин и др., 2012).

2. Азиатская часть. В Западной Сибири балобан известен на гнездовании в Зауралье и Предалтайских районах с разрывом в центре — в Омской и Новосибирской областях. Ю.С. Равкин с соавторами (1988) по отдельным регистрациям птиц в конце 80-х гг. XX в. оценили численность балобана на Западно-Сибирской равнине в 1000 особей. В самом начале XXI ст. численность здесь (учитывая отдельные гнездящиеся пары в Башкирском и Оренбургском Зауралье) составляла 150–220, в среднем 180 пар.

В Алтайском крае большая часть встреч балобана в гнездовой период в конце XX ст. была приурочена к колковым лесам и ленточным борам Кулунды и Приобского плато (Петров и др., 1992; Плотников, 1992; Кучин, Кучина, 1995; Петров, 1995; Петров, Ирисов, 1995), хотя известны встречи и из предгорий Алтая. По мнению В.Н. Плотникова (Красная книга..., 1998) в 90-х гг. численность балобана в Алтайском крае составляла 300 особей, а гнездились ежегодно около 70 пар. В 2003–2005 гг. численность вида на гнездовании в равнинной части Алтайского края оценивалась в 58–85 пар, в горной части – 33–44 пары (Карякин и др., 2005б). В 2014 г. из 21 гнездового участка балобанов, проверенных в ленточных борах Алтая, выявлен лишь один успешный гнездовой участок (в 2008–10 гг. здесь было проверено 8 участков, 3 из которых были успешными, в 2011–2013 гг. – 11, 2 из них успешные). Можно констатировать факт сокращения численности алтайской боровой группировки балобанов на 95%. На юге Новосибирской области в начале XXI ст. было вероятно гнездование 1–3 пар балобанов (Карякин и др., 2005б), однако находок гнезд на этой территории до сих пор нет. В настоящее время регистрации вида здесь в гнездовой период неизвестны – наблюдаются лишь мигрирующие птицы.

В Тюменской области статус балобана до конца XX ст. не был определен. В.И. Азаров (1995) отнес его к залетным видам юга области, хотя еще в 1886 г. пара птиц была добыта 21 июня близ Тюмени (Словцов, 1892). В.Ф. Ларионов (1926) считал балобана случайно залетным видом Тюменского округа. По сообщению В.П. Дробышевского в 1968–69 гг. балобан гнезвился в Армизонском районе, однако В.И. Азаровым (1995) эти сведения были поставлены под сомнение. Т.К. и В.Н. Блиновы (1997) наблюдали балобана 22 июля 1982 г. в долине Тобола у оз. Веденяцкое. Взрослая самка балобана в сентябре 1992 г. наблюдалась в Белозерском заказнике Армизонского района (Азаров, 1995). В 2004 г. слеток балобана, помеченный спутниковым передатчиком на Алтае, 30–31 июля пересек весь юг Тюменской области (Карякин и др., 2005г). До 2008 г., несмотря на отсутствие визуальных наблюдений балобана в области, его статус расценивался как «вероятное гнездование», а численность оценивалась в 3–5 пар (Karjakin et al., 2004a; Карякин и др., 2005б; Ключевые..., 2006). Но 20 июня 2008 г. гнездо балобана с 3 птенцами было найдено в боровом массиве между гг. Ялуторовск и Заводоуковск (Мошкин, 2009). В целом для территории юга Западной Сибири, лежащей между Курганской областью и Алтайским краем в пределах Тюменской и Омской областей в начале XXI века предполагалось гнездование 8–21 пар, в

среднем 15 пар балобанов (Карякин и др., 2005б). Современная численность балобана на гнездовании здесь не известна – видимо единичные пары.

В Курганской области балобан был всегда на северной границе своего распространения и фактов его гнездования не было известно вплоть до последних лет, хотя считалось, что он распространен в Зауралье до южных районов Свердловской и Тюменской областей (Сабанеев, 1874; Ларионов, 1926). 19 июня 2002 г. пару неразмножающихся птиц наблюдал В.К. Рябицев с коллегами (2002) на оз. Горькое – это единственная регистрация балобана в Курганской области до 2004 г. Численность вида в этой области по состоянию на 2006 г. оценивалась в 56–75 пар, в среднем 65 пар (Карякин и др., 2005б), а в 2010–2014 гг. не превышала 25 пар.

Челябинская область была западным форпостом западносибирских популяций балобана. Какие-либо литературные данные по балобану в прошлом отсутствуют, за исключением сообщения А.И. Шепеля (1992), обнаружившего чучела балобанов в фондах кафедры зоологии позвоночных Пермского университета, добытые в 30–50-е гг. XX в. в Челябинской области. В начале XXI в. здесь выделяли гнездовую группировку в борах Урало-Тобольского водораздела (9 пар, 6 из которых гнездились в пределах Челябинской области). Гнездование одной пары было установлено также на скалах р. Урал и еще две пары встречены в аналогичных условиях в долине р. Урал на территории Оренбургской области (Карякин, 2004а; Карякин и др., 2005а). Общая численность оценивалась в 18–22, в среднем 20 пар (Карякин и др., 2005б). В 2010–2013 гг. балобан здесь практически полностью исчез на гнездовании – удалось встретить пару птиц лишь на одном участке и весьма вероятно, что одна из них, помеченная нестандартным кольцом, была выпущена питомником «Холзан».

Алтае-Саянский регион всегда являлся одним из основных резерватов балобана в Сибири. Наиболее северные встречи в прошлом отмечены в подтаежных районах юга Красноярского края (около 56° с.ш.). На гнездовье обнаружен под Красноярском, где 18 июня 1961 г. найдено гнездо с 4 птенцами (Ким, 1988), по долине р. Базаиха, по Енисею около Дивногорска и в районе нынешнего Красноярского вдхр. (Юдин, 1952; Полушкин, 1988), по р. Караульная (левый приток Енисея), в 1976 г. балобан гнезвился на острове Отдыха в г. Красноярске, близ деревни Додоново в 50 км севернее Красноярска (Баранов, 1998). В окрестностях Красноярска в 80-х гг. численность составляла 1–2 пары на 100 км маршрута, в бассейне рек Кизир-Туба

(Курагинский р-н) – 4–5 пар, в Шушенском и Ермаковском р-нах – 3–4 пары, в Усинской котловине 2–3 пары, в Шарыповском районе 1–2 пары на 100 км маршрута (Баранов, 1988). В начале XX в. отмечен у с. Балахтинского Ачинского уезда, у д. Алтайской в хакасских степях, в окр. Минусинска (Сушкин, 1914). Во второй половине XX в. встречался в Минусинской котловине, предгорьях Восточного Саяна (Юдин, 1952), в приенисейской части Западного Саяна (Соколов и др., 1983). В 90-х гг. гнездование балобана было установлено в Саяно-Шушенском заповеднике: на 55 км русла Енисея южнее Узунсука известно 5 гнезд, обитал он и по притокам; два участка балобанов имелись в районе устья Хемчика (Стахеев и др., 1999). Основной район обитания балобана севернее Западного Саяна – Минусинская котловина, где в 70-х гг. XX в. он был обычен в районе оз. Малый Кызыкуль и на Таежинском стационаре (Батеневский кряж); в лесостепи на левобережье Енисея численность составляла 2–3 пары на 100 км² общей площади или 5–7 пар на 100 км² лесов, на правобережье – не более 1 птицы на 100 км маршрута или 0.5 пар на 100 км² лесов (Кустов, 1980; 1981; 1982). С.М. Прокофьев (1987, 1993) наблюдал балобана как минимум в 15 точках на территории Хакасии, включая подгольцовый пояс Западного Саяна, однако большей частью в лесостепи Минусинской котловины. На правобережье Енисея в пределах Минусинской котловины гнезда балобана были найдены в Шушенском бору, в окрестностях бывшего Мигнинского вдхр., пара встречена на берегу Енисея в окр. д. Синий Камень, одиночек отмечали в пойме р. Кебез (Баранов, 1998). В подтаежном поясе гнезда балобанов обнаружены в 1988 г. на г. Ойха около Курагино, в окрестностях деревни Покровка на правом берегу Кизира (Баранов, 1988). Одиночек отмечали в июле 1989 г. на правом берегу Енисея и в августе 1994 г. в районе островов – Таскин, Еферьев и Колмаковский (Валух, 1996). Наблюдался балобан и в Усинской котловине, в окрестностях Арадана, встречен на Куртушибинском хребте.

В Западной Тыве был обычен на гнездовании в горно-степном поясе (Сушкин, 1938). Найден на гнездовании в окрестностях п. Торгалыг Овюрского района, в долинах рек Морен, Нарын, по южному макросклону хр. Хорумнуг-Тайга, в окр. оз. Хадын (Янушевич, 1952). В 70–90-х гг. XX в. найден на гнездовании в Монгун-Тайге, на Цаган-Шибэту, в Западном Танну-Ола, по южному макросклону Уюкского хребта в долинах рек Эжим, Демир-Суг; наблюдался на р. Хемчик 7 июля и 11 августа 1977 г., в бассейне р. Чазадыр на северных склонах Западного Танну-Ола в июне 1984 г.; пара молодых встречена 9 ав-

густа 1975 г. в гольцовом поясе Восточного Танну-Ола в верховьях р. Теректиг-Хем (Баранов, 1991).

В Республике Алтай балобан наиболее часто встречался в Юго-Восточном Алтае, где плотность его населения в 1992 г. местами достигала 12.3 пар/100 км², несколько реже – в Центральном Алтае; менее характерен для Северного, Северо-Западного и Северо-Восточного Алтая. Общая численность вида в республике оценивалась в несколько сотен пар (Чупин, Ирисова, 1996). В Юго-Восточном Алтае балобан гнезился на хр. Сайлюгем, где многократно отмечался в верховьях Чаган-Бургазы, по Таркатту, Уландрыку, у перевала Ташанта (Сушкин, 1938; Стахеев и др., 1985; Лоскот, 1986; Малков, 1987; Ирисова, Ирисов, 1990). На Южно-Чуйском хребте он гнезился по Чаган-Узуну и в его бассейне, по р. Ирбисту, в ущельях Кок-Озека и Елангаша, по Джазатору (Сушкин, 1938; Орлова, Ильяшенко, 1978; Ирисова и др., 1988; Ирисова, Ирисов, 1990). На плато Укок этот сокол отмечен по рекам Калгуты, Ак-Коол, на оз. Калдян-Коль (Сушкин, 1938; Ирисов, Ирисова, 1982). Встречался на хребтах Чихачева и Курайском, в районе Джулукольской котловины (Ирисов, Ирисова, 1982; Стахеев и др., 1982; 1985; Малешин, 1987). В Центральном Алтае балобан найден на Улаганском плато, по рекам Жунмалу, Джазатор, в долине Катуня, в окрестностях Онгудая, по склонам Курайской межгорной котловины (Сушкин, 1938; Ирисов, Стахеев, 1976; Малков, 1979; Ливанов и др., 1990). В долине Катуня в 1977 г. между селами Иня и Еланда обилие балобана при учетах с реки составляло менее 0.1 ос./10 км береговой линии, а между с. Иня и устьем Кадрина – 0.01 ос./1 км² (Малков, Малков, 1980). В 1988 г. в долине Катуня между устьями Куюса и Эдигана балобан был редким: его обилие здесь было 14 ос./100 км², в 1989 г. между селами Инегень и Купчегень – 9 ос./100 км² (Ливанов и др., 1990). На Теректинском хребте балобан гнездится по правобережью р. Урсула, на Семинском хребте отмечался близ Шебалино (Кучин, 1976). На территории Алтайского заповедника отмечался по рекам Кайру, в верховьях Чульчи, на Абаканском хребте у верховий Эрина-та, по р. Шавла и близ верховий Калбак-Каи (Фолитарек, Дементьев, 1938; Стахеев и др., 1982; Ирисова, Ирисов, 1990). В Северном Алтае балобан наблюдался в начале XX в. между селами Анос и Мыюта (Русский, 1915), однако в конце XX в. его здесь не встречали (Цыбулин, 1999). А.П. Кучин (1976) для Центрального и Юго-Восточного Алтая балобана считал редким, отмечая, что этот вид более часто встречается в верхнем Приобье, особенно на Бие-Чумышской возвышенности (ныне территория Алтайского края); им в 1965–72 гг. проводились на-

блюдения над 6 гнездами балобанов в бору у Бийска, в междуречье Бии и Катуня, на реках Шубенке и Урсул.

В начале XXI ст. наиболее крупные гнездовые группировки балобанов сохранялись в Убсунурской и Тувинской котловинах в Туве, а также в альпийском поясе юго-восточного Алтая. Во всех степных котловинах Алтая балобан гнезвился только по их периферии, что существенно отличалось от распределения в степных котловинах Тувы. Возможно, такое распределение было связано с более сильным прессом браконьерства. Плотность балобана на гнездовании в начале XXI века составляла: 2.1 пар/100 км² общей площади в южной Туве, 0.3 пар/100 км² – в Тувинской котловине, 0.4 пар/100 км² – в Юго-Восточном Алтае. На основе учётных данных по состоянию на 2003 г. рассчитана численность балобана в Туве (126841 км²) и Алтае (76289 км²) в 1070–1216 и 310–610 пар соответственно (Карякин и др., 2005б). Севернее Саяна более или менее высокая численность балобана наблюдалась только в Минусинской котловине, большая часть которой лежит в пределах Хакасии, причем наиболее крупная гнездовая группировка была локализована на севере Минусинской котловины по периферии низкогорий Кузнецкого Алатау – 0.3 пар/100 км² общей площади (на 2005 г.). В центральной части Минусинской котловины балобан на гнездовании уже отсутствовал, появляясь лишь в полосе лесостепных предгорий, в удалении от крупных городов (Абакан, Минусинск). Рассчитана численность балобана по состоянию на 2003 г. в Хакасии (44291 км²) и лесостепной зоне Красноярского края (65201 км²) в 180–200 и 40–70 пар соответственно (Карякин и др., 2005б). Весьма вероятным было гнездование до 9 пар балобанов в лесостепи на территории северо-востока Кемеровской области, однако в последнее время оно представляется маловероятным. В Кузнецкой котловине балобан исчез на гнездовании – здесь произошло катастрофическое сокращение численности сусликов (Скалон, Гагина, 2004), основных объектов его питания еще в 30-х гг. (Хахлов, 1937).

Численность балобана в Алтае-Саянском регионе по данным учетов 1999–2000 гг. (а также данных по Восточной Туве и Алтаю за 2001–2002 гг.) была оценена в 1600–2096 (в среднем 1841) пар, большая часть из которых (61.4%) гнездится на территории Республики Тыва (Karякин et al., 2004a; Карякин и др., 2005б). За последние 12 лет численность балобана в Алтае-Саянском регионе методично сокращалась. За период с 2003 по 2014 гг. в республике Алтай произошло сокращение его гнездовой численности на 24.73%, в первую очередь за счет группировок в котловинах Северо-Западного Алтая, в

то время как в горной части Алтайского края численность держится на низком уровне, но остается стабильной. В Тыве за период с 2003 по 2014 гг. численность сократилась всего на 18%, при этом за период с 2010 по 2014 гг. даже наметился небольшой рост численности в 2% за счет территорий, на которых реализуются мероприятия по привлечению соколов в искусственные гнездовья. В Хакасии и Красноярском крае за аналогичный период численность упала на 35%, несколько стабилизировавшись в период с 2010 по 2014 гг. (падение в эти годы составило всего 2% за счет территорий, лежащих преимущественно в Красноярском крае).

По оценкам 2014 г. в Алтае-Саянском регионе, без учета Алтайского края, гнездится около 1300–1500, в среднем 1437 пар балобанов (численность сократилась на 22% за 12 лет). Основные гнездовые группировки вида остаются сосредоточенными в Тыве (в среднем 927 пар), в Республиках Алтай и Хакасия гнездится в среднем соответственно 350 и 160 пар, а в Красноярском крае вид фактически исчез на гнездовании.

Восточнее Алтае-Саянского региона изолированные гнездовые группировки балобана имеются в островных степях Прибайкалья и Забайкалья (Рябцев, 1984; 1995; 1997; 1998а; Горошко и др., 2000). В Иркутской области впервые гнездование балобана было установлено в 1964 г. в Балагано-Нукутской лесостепи (Сонин, 1968) и до 80-х гг. считалось, что балобан гнездится в Прибайкалье только в лесостепи левобережья Братского вдхр. (Толчин, 1971). В.В. Рябцев (1998а) обнаружил балобана на гнездовании на о-ве Ольхон в 1982 г., в долине р. Куды в 1988 г., в 1990–91 гг. наблюдал его гнездование в долине р. Иркут, а наиболее северная встреча с балобаном в гнездовой период произошла в верховьях Удинского залива Братского вдхр. (54° с.ш.) в 1989 г. Для Куйтун-Зиминской лесостепи известны лишь встречи одиночных особей (Фефелов, 1998). В начале 80-х гг., по оценкам В.В. Рябцева (1998а), численность балобана в Балагано-Нукутской лесостепи оценивалась в 70 пар (с плотностью 3.3 пар/100 км² общей площади или 10 пар/100 км² леса), на о-ве Ольхон гнездилась лишь пара балобанов, а в Предбайкалье в целом численность оценивалась в 100 пар, при этом наблюдался некоторый её рост. В частности на стационаре в окрестностях п. Первомайск на 30 км² в 1979 г. гнездилась одна пара, а в 1982 г. – три. В конце 90-х В.В. Рябцев (Ryabtsev, 2001) оценил численность балобана в Предбайкалье в 10–20 пар. В Бурятии балобан наблюдался на Заганском и Малханском хребтах, в долине Хилка, в лесостепи по рекам Селенге и Джиде, в

Оронгойской и Иволгинской долинах (Кельберг, Прокопьев, 1988). В 50-х гг. XX в. постоянно обитал в Тункинской долине (Тимофеев, 1958). К северу от г. Улан-Удэ в 70-х гг. не отмечен, хотя в 80-х гг. известны встречи в дельте Селенги (Рябцев, 1998а). В Селенгинском среднегорье в 70–80-х гг. балобан был редок летом, а поздней осенью и зимой встречался чаще – до 0.2–0.5 особи/1 км² на некоторых участках Иволгинской и Оронгойской котловин (Кельберг, Прокопьев, 1988). По оценке В.В. Рябцева (Рябцев, 1998б; Ryabtsev, 2001) в Бурятии в 80-х гг. гнездились около 100 пар балобанов, а в конце 90-х гг. – 30–60 пар, 3–6 пар из которых населяли Баргузинскую котловину и 2–4 пары – Тункинскую.

В ходе экспедиции 2005 г. в Байкальский регион обнаружены 23 гнездовых участка балобанов. В Иркутской области вид обнаружен на гнездовании в Балагано-Нукутской лесостепи, где выявлено 4 гнездовых участка, одиночная птица наблюдалась в долине Куды, примерно в том районе, где слетков в 1988 г. встретил В.В. Рябцев (1998а), взрослый балобан наблюдался близ старого гнезда в Приольхонье. Полноценная гнездовая группировка вида на тот период сохранилась, видимо, лишь в Балагано-Нукутской лесостепи. Расстояние между гнездами разных пар ($n = 3$) составляло 11.9–20.2 км, в среднем 15.71 ± 4.16 км, плотность – 0.42 пар/100 км². Численность балобана в Балагано-Нукутской лесостепи оценена в 42–52 пары. Учитывая встречи птиц в долине Куды и Приольхонье, здесь также предполагалось гнездование еще около 8–13 пар. Таким образом, общая численность балобана в Иркутской области в 2005 г. была оценена в 50–65 пар (Карякин и др., 2006). Карты распространения балобана в Предбайкалье в 1979–91 гг. (Рябцев, 1998а) и в 2005 г. (Карякин и др., 2006) показывают, что в целом ситуация с распределением балобана не изменилась. Тем не менее, учитывая определенный пресс ловцов и изменение ситуации с доступностью основных объектов питания в худшую сторону, можно предполагать сокращение его численности как минимум в 2 раза за период с 1996 по 2005 гг. Современные оценки гнездовой популяции балобана в Иркутской области отсутствуют и есть все причины предполагать, что они ниже таковых 2005 г. В Бурятии в 2005 г. балобан оказался достаточно обычным в Боргойской степи. Здесь 11–14 июля обнаружено 8 гнездовых участков, расстояние между ними было ($n = 8$) 7.6–17.4 км, в среднем 10.89 ± 2.86 км. Плотность – 1.28 пар/100 км² — максимальная для котловин Байкальского региона. Гнездование балобана также установлено в долине Селенги, Тугнуйской, Хилокской и Иволгинской котловинах (плотность 0.51–

0.63 пар/100 км²). Общая численность балобана в котловинах Бурятии оценена в 135–165 пар, из которых 40.5% гнездится в Боргойской степи (Карякин и др., 2006). Численность и здесь определенно сократилась, в особенности в окрестностях г. Улан-Удэ, где были обнаружены покинутые гнездовые участки с пустующими гнездами, однако ее масштабы оценить невозможно из-за отсутствия корректных оценок численности вида в прошлом.

Об обитании балобана в Даурии было известно достаточно давно. Е.И. Павлов (1959) находил его на гнездовании около с. Борзя. В гнезде на скале 16 июня 1925 г. было 4 птенца, спустя 6 лет в этом же гнезде 14 июня 1931 г. было 3 птенца. Б.В. Щекин (1965, 2007) нашел гнездо балобана, устроенное в постройке тетеревины (*Accipiter gentilis*) на березе 2 мая 1959 г. на плоском водоразделе Цугольского хребта, 22 июня 1960 г. наблюдал докармливаемый выводок соколов на опушке березового леса на южном склоне Цугольского хребта в верховье пади Олокой, 14 мая 1966 г. отметил балобана у оз. Бага-Цаган-Нор в Агинской степи и 3 июня 1986 г. нашел гнездо этого сокола на недоступной скале горы Громатуха напротив ст. Антипиха Читинского района. Надо отметить, что Б.В. Щекин (2007) уже в 70–80-х гг. отмечал, что за последние десятилетия численность балобана «заметно сократилась из-за хозяйственного освоения степей и уничтожения сусликов, пищух и полевок, служащих в степи основной добычей для этого сокола». По его наблюдениям в 70–80-х гг. балобаны чаще гнездились в лесостепи, в перелесках и борах, а не в открытой степи. Е.В. Козлова (1975) проводила северную границу распространения балобана в Забайкальском крае через Читу и Нерчинск, т.е. южнее массива лесостепей, лежащих в левобережье р. Шилка между реками Нерча и Куэнга. В 1989–1999 гг. информация о регулярных встречах балобана имеется лишь по стенной зоне западнее Нерчинского хребта. Тем не менее, наиболее северное место регулярных встреч балобана в гнездовой период известно в 10 км южнее пос. Чернышевск (52°27' с. ш.) (Горошко и др., 2000), т.е. в северо-восточной части массива лесостепи в бассейне р. Шилка (в верховьях р. Куэнга). Таким образом, можно предполагать, что вся территория Даурии к концу XX ст. была населена балобаном. Последние 20 лет гнездование установлено на скалах оз. Зун-Торей и массива Адон-Челон в Даурском заповеднике (Бриних и др., 1999; Барашкова, 2007). До 1953 г. балобан, по-видимому, был равномерно распространен в степях на юго-востоке современного Забайкальского края, численность была сравнительно невысокой и составляла

от 0.03 до 0.6 (в среднем 0.2) особей на 10 км маршрута (Пешков, 1957). Как следует из Красной книги Читинской области (Горошко и др., 2000) с 50-х гг. популяция балобана не претерпела значительных изменений, и плотность обитания в степях западнее Нерчинского хребта в 1990-х гг. оставалась приблизительно такая же, как и 30 лет назад (около 0.1 особи на 10 км маршрута).

Численность популяции балобана в Забайкальском крае по состоянию на конец 90-х гг. XX ст. оценена экспертно в пределах 70–200 пар (Горошко и др., 2000). Оценка численности балобана в Забайкальском крае по состоянию на 2003–2007 гг., основанная на экстраполяции средних по Байкальскому региону показателей плотности (3.06 пар/1000 км² общей площади) на площадь степных и лесостепных местообитаний в зоне регистрации вида, составила 115–170, в среднем 143 пары (Карякин, 2008).

В 2010 г. в ходе полевых работ в конце сезона размножения в Даурии было выявлено 10 гнездовых участков балобанов в степных мелкосопочниках и в соседних с ними лесостепных горах. Лишь на 33% учетных площадок было установлено гнездование балобана, а плотность варьировала в довольно широких пределах от 0.1 до 0.98 пар/100 км² общей площади, составив в среднем 0.18 пар/100 км² по всем площадкам и 0.34 пар/100 км² – в степных мелкосопочниках. Экстраполяция показателей плотности гнездования балобанов со всех учетных площадок на всю территорию степных и лесостепных ландшафтов Даурии дает оценку численности вида в 72–264 пар, в среднем 138 пар, что близко к опубликованным ранее (70–200 пар по: Горошко и др., 2000; 115–170, в среднем 143 пары по: Карякин, 2008). Учитывая достаточно равномерное распределение по обследуемым территориям гнездопригодных для балобана местообитаний и его отсутствие в них на большей части территорий, можно констатировать факт неблагоприятия ситуации с этим видом в Даурии (Карякин и др., 2011). Восточнее Забайкалья балобан определенно должен гнездиться в бассейне Амура, однако отсюда до сих пор не известно даже встреч птиц. Тем не менее, в Приморском крае гнездование балобана установлено на Борисовском плато к юго-западу от оз. Ханка (Курдюков, 2002), и, судя по встречам птиц по периферии Ханкайской низменности, можно предполагать гнездование здесь не менее 6 пар.

Общая численность балобана в России по состоянию на 2003 г. оценена в 2115–2925 пар (Карякин, 2003), современная ее оценка составляет 1628–2197, в среднем 1869 гнездящихся пар (табл. 1).

Табл. 1. Оценки численности балобана (*Falco sberug*) в пределах области регулярного гнезлования вида в России. Нумерация областей соответствует нумерации на рис. 1.
Table 1. Number estimates of the Saket Falcon (*Falco sberug*) within a range of a regular breeding in Russia. Numbers of areas are similar to ones in the fig. 1.

№	Регион Administrative region	Площадь (км ²)	Кол-во извест- ных гнезловых участков за период исследования	2003		2007		2014		Тренд (%)
				Оценка численности (в парах)	Плотность (пар/1000 км ² общей площади)	Оценка численности (в парах)	Плотность (пар/1000 км ² общей площади)	Оценка численности (в парах)	Плотность (пар/1000 км ² общей площади)	
1	Саратовская область	101258	0	5 (0-10)	0,05	0	0	0	0	-100
2	Самарская область	53579	2	4 (0-6)	0,07	0	0	0	0	-100
3	Республика Татарстан	48056	0	1 (0-2)	0,02	0	0	0	0	-100
4	Оренбургская область	124606	12	26 (20-31)	0,21	4 (3-5)	0,03	0	0	-100
5	Республика Башкортостан	74764	8	10	0,13	8	0,11	0	0	-100
6	Челябинская область	66015	7	20 (18-22)	0,30	18 (15-20)	0,27	2 (1-4)	0,03	-90
7	Курганская область	71692	7	65 (56-75)	0,91	55 (46-65)	0,77	20 (15-25)	0,28	-69
8	Тюменская область	28064	1	4 (3-5)	0,14	4 (3-5)	0,14	4 (3-5)	0,14	0**
9	Омская область	34616	0	11 (5-16)	0,32	11 (5-16)	0,32	11 (5-16)	0,32	0**
10	Новосибирская область	21706	0	2 (1-3)	0,09	2 (1-3)	0,09	2 (1-3)	0,09	0**
11	Алтайский край	140128	38	111 (99-140)	0,79	111 (99-140)	0,79	42 (36-48)	0,30	-62
12	Кемеровская область	6928	0	6 (3-9)	0,87	2 (0-4)	0,29	0	0	-100
13	Республика Алтай	76289	34	465 (310-610)	6,10	455 (300-600)	5,96	350 (295-405)	4,59	-25
14	Республика Хакасия	44291	21	190 (180-200)	4,29	170 (160-180)	3,84	150 (140-160)	3,39	-21
15	Красноярский край	65201	12	56 (40-70)	0,86	51 (35-65)	0,78	11 (6-16)	0,17	-80
16	Республика Тыва	126841	230	1130 (1070-1216)	8,91	937 (877-1023)	7,39	927 (867-1013)	7,31	-18
17	Иркутская область	21023	5	57 (50-65)*	2,71	57 (50-65)	2,71	57 (50-65)	2,71	0**
18	Республика Бурятия	23005	18	150 (135-165)*	6,52	150 (135-165)	6,52	150 (135-165)	6,52	0**
19	Забайкальский край	46786	7	143 (115-170)*	3,06	143 (115-170)	3,06	138 (72-264)	2,95	-3,5
20	Амурская область	22034	0	1 (0-2)**	0,04	1 (0-2)	0,04	1 (0-2)	0,04	0**
21	Еврейская АО	12806	0	1 (0-2)**	0,08	1 (0-2)	0,08	1 (0-2)	0,08	0**
22	Приамурский край	7080	1	3 (2-4)*	0,42	3 (2-4)	0,42	3 (2-4)	0,42	0**
	Всего	1216768	403	2461 (2117-2683)	2,02	2183 (1854-2542)	1,79	1869 (1628-2197)	1,53	-2,4

* - численность была выше, но насколько неизвестно

** - мониторинговые наблюдения последних лет отсутствуют, высока вероятность падения численности

Казахстан

До 80-х гг. XX в. оценки численности балобана для Казахстана отсутствуют. Г.П. Дементьев (1951) упоминает, что балабаны положительно многочисленны в гнездовое время в долине р. Урал и в лесах Наурзум, Терсек и Сыпсын в Северо-Западном Казахстане, а также гнездятся в Мугоджарах. М.Н. Корелов (1962) считает балобана обычной птицей, населяющей почти все горные хребты, чинки плато и лесные массивы Казахстана.

В Красной книге СССР (1984) численность балобана в Казахстане оценивается в 2 тыс. пар. До 1985 г. население вида в Казахстане составляло 2–5 тыс. пар, но за последующие 15 лет балобан резко сократил свою численность до 300–400 пар (Levin, 2000; Левин, 2001). По материалам исследований 2000 г. на востоке Казахстана численность всей популяции в стране оценена в 100–150 пар, из которых не более 50 пар гнездятся на юго-востоке. Отмечено снижение численности за 5 лет в 10 раз (Левин, 2001; Levin, 2001). С. Складенко (2001), численность балобана в Казахстане в 1992 г. оценивает не менее чем в 2 тыс. пар (по некоторым оценкам до 4-х тыс. пар), а в 1998 г. – порядка 400–500 пар, в 1999 г. – около 300 пар, в 2000 г. – примерно 200 пар. Эти оценки базируются на данных мониторинга балобана на юго-востоке и востоке Казахстана и на самом юго-востоке Центрального Казахстана (Восточная Бетпак-Дала, окрестности Алма-Аты и горы Восточного Казахстана). Кроме Восточного Казахстана и Наурзумских боров целевое изучение балобана до 2003 г. нигде более не проводилось, поэтому вся остальная территория страны выпала из экспертных оценок численности этого сокола. С 2003 г. в ходе работы Центра полевых исследований и Сибирского экологического центра экспедициями с целью изучения балобана был охвачен практически весь Казахстан, в результате чего оценка численности существенно выросла, но при этом все авторы продолжали констатировать ухудшение ситуации с видом.

1. Западный Казахстан. Для лесостепной зоны Западного Казахстана до XXI в. имелись данные о гнездовании балобана только в долине р. Урал и в Наурзумском заповеднике, причем детали распространения и численности балобана в долине Урала остаются неизвестными, а с конца 70-х гг. XX в. упоминания о встречах его на этой территории исчезли из публикаций. В Западном Казахстане в современный период исследований балобан также не отмечался на гнездовании ни в пойменных лесах Урала, ни в долине Эмбы (Кагуакин et al., 2004a; Карякин, 2004a), где ранее гнезвился (Дементьев, 1951;

Корелов, 1962). Единственная за последние 30 лет встреча балобана в гнездовой период в Западно-Казахстанской области упомянута в Казахстанском орнитологическом бюллетене: одна птица отмечена 23 апреля 2007 г. (Бидашко и др., 2008). На севере Западного Казахстана гнездование балобана установлено в лесостепной зоне и в степных мелкосопочниках: помимо давно известной гнездовой группировки в Наурзумских борах выявлено его гнездование в колковых лесах и на скалах в бассейне Ори (Карякин, 2004а).

Наиболее изучен в этом регионе Наурзумский заповедник, где в 1938 г. был учтен 21 выводок балабана (Дементьев, 1951), но как пишет сам автор «на самом деле соколов там было, по-видимому, больше». Е.А. Брагин (Bragin, 2001) считал гнездовую группировку балобана в Наурзумских борах наиболее устойчивой в Казахстане, ее численность с 1978 г. оценивалась им в 14–22 пары. Во всех борах Кустанайской области в 1999 г. было известно 29 гнездовых участков соколов, а общая численность в 40 пар оставалась стабильной вплоть до последнего времени. «Начиная с 2001 г. в изменении численности Наурзумской гнездовой группировки балобана стала заметно проявляться негативная тенденция: в 2001–2004 гг. численность колебалась от 17 до 20 пар, в 2005 г. – отмечено 15 пар, а в 2006–2008 г. – 14 пар» (Е. Брагин, А. Брагин, 2009). В конце 90-х гг. численность этой гнездовой группировки оценена в 60 пар (Карякин, 2004а), а по последней оценке Е.А. и А.Е. Брагиных (2009) здесь гнездится 45–50 пар.

Также предполагалось гнездование 20–30 пар в Кустанайской области вне борových массивов (Карякин, 2004а). В бассейне Ори, в Губерлинском мелкосопочнике и Мугодажрах, в конце 90-х гг. численность балобана оценена в 70 пар и предполагалось гнездование 20 пар между Орью и Наурзумскими борами (Карякин, 2004а). Позже балобан вообще не был найден на гнездовании в Мугоджарах (Карякин и др., 2005д; Паженков и др., 2005), численность в Губерлинском мелкосопочнике сократилась; в результате оценка численности для бассейна Ори на 2005 г. составила 10 пар (сокращение с 90 пар в конце 90-х гг.), а для всего севера Западного Казахстана – 145–165 пар (Карякин и др., 2005д). Позже балобан был все же найден на гнездовании в Мугоджарах и его численность здесь оценена в 6–8 пар (Карякин и др., 2007), но еще более поздние исследования не выявили фактов гнездования этого вида ни в Мугоджарах, ни в бассейне Ори (Карякин и др., 2012). Также балобан был найден на гнездовании южнее Наурзумских боров в бассейне Тургая с плотностью 1.8–2.0 пар/1000 км²

(Е. Брагин, А. Брагин, 2009), где численность можно примерно оценить в 10–15 пар.

На основании всех этих публикаций численность балобана на севере Западного Казахстана к 2010 г. можно оценить в 151–178 пар, при сокращении численности борových группировок (это 28–30% современной численности вида в рассматриваемом регионе) примерно на 26% (средняя оценка по Е. Брагин, А. Брагин, 2009 и Карякин, 2005д) и группировок бассейна Ори на 81% (по Карякин и др., 2005д). К 2014 г. гнездовые группировки балобана в бассейне Ори полностью прекратили свое существование, а в борových продолжалось сокращение численности, в связи с чем к 2014 г. на рассматриваемой территории можно предполагать гнездование не более 150 пар.

На юге Западного Казахстана между Каспийским и Аральским морями в 2003 г. была выявлена крупная популяция балобана, численность которой предварительно оценена в 685 пар для чинков плато региона и 11 пар для ЛЭП в песках Большие Барсуки (Карякин, 2004б). Дополнительные исследования в 2004 г. позволили скорректировать оценку численности для всей южной части Западного Казахстана – 1060–1262, в среднем 1161 пар (Karayakin et al., 2004b; Карякин и др., 2005д). Позже эта оценка численности округлена до 1300–1400 пар на основании того, что балобан гнездится на плато Устюрт не только на обрывах, но и спорадично в любой местности с пересеченным рельефом (Левин, 2008б). Экспедиция в Приаралье в 2005 г. позволила оценить здесь численность балобана в 130–245, в среднем 197 пар (Карякин и др., 2005в). Суммировав эту оценку с прежней для численности балобана во всем Западном Казахстане, авторы получили 1306–1638 пар, в среднем 1482 пары. Исключив отсюда оценку численности в северной части Западного Казахстана, получаем для южной части Западного Казахстана 1162–1473 пар, в среднем 1327 пар. А.С. Паженков и Д.А. Коржев (2006), обследовавшие плато Шагырай, не добавили данных к пересмотру оценки численности. Позже отдельные гнездящиеся пары балобанов обнаружены на меловых обнажениях бассейна Эмбы (Пестов, Сараев, 2009; Сараев, 2009; Карякин, Пфедфер, 2009), являющимися аналогами чинков Устюрта, но более низкими, протянувшимися вплоть до мелов Подуральского плато. Вряд ли численность балобана здесь превышает десяток пар.

Таким образом, оценку численности балобана для юга Западного Казахстана в 1418–1629 пар, в среднем 1523 пар можно считать итоговой по состоянию на 2009 г.

Динамика численности этой популяции балобана доподлинно неизвестна, хотя в литературе имеются данные об отсутствии птиц на гнездовании на чинках, где ведется нефтедобыча и распространены ЛЭП, опасные для соколов (Карякин и др., 2005д). Опрос авторов, работавших на Устьурте, показал, что с 2006 г. в результате активного дорожного строительства регион стал более доступным для ловцов, а интенсификация нефтедобычи привела к разрастанию сети ЛЭП, на которых гибнут соколы. Также в последние три года (2006–2009) исследователи отмечают на Устьурте глобальную депрессию большой песчанки (*Rhombomys opimus*), по причине которой более половины балобанов не размножается. В результате всех этих факторов тенденция сокращения гнездовых группировок балобана вдоль трассы на Актау и в районах интенсивной нефтедобычи более чем очевидна.

Итоговая оценка численности балобана в Западном Казахстане на 2010 г. составила 1569–1807 пар, в среднем 1688 пар (Мошкин, 2010).

Для выяснения тенденций изменения самой крупной Устьуртской популяции в 2010 г. были посещены наиболее плотно населенные балобаном участки плато Устьурт и Мангышлак. Из 47 проверенных гнездовых территорий в 2010 г. занятыми оказались лишь три. Вблизи нескольких пустующих гнезд видели взрослых птиц. При проверке уже известных гнезд было найдено 9 новых. Снижение количества жилых гнезд за 5 лет составило 83.3% или 13.9% в год (Левин, 2011). На фоне этих данных был сделан крайне негативный прогноз сокращения численности Устьуртской популяции до 300 пар (Левин, 2011). Однако, можно предполагать, что численность балобана на гнездовании на Устьурте остается все же более высокой, но очевидно что она ниже той, которая приводилась на 2010 г.

2. Северный Казахстан. С.В. Губин и В.С. Вилков (2008) в своей ревизии фауны Северного Казахстана о балобане не упоминают. Единственная встреча балобана в гнездовой период – в г. Петропавловске 24 мая 2008 г. (Губин и др., 2009). В базе данных Российской сети изучения и охраны пернатых хищников имеется информация о 4-х гнездах балобана в Северном Казахстане, но численность не известна, так как целевых работ по этому виду здесь не проводилось.

3. Центральный Казахстан. До начала XXI ст. информация по балобану в Центральном Казахстане практически отсутствует; из этого «белого пятна» выделялась пустыня Бетпак-Дала, где Р.Г. Пфедфер (1983) нашел 7 жилых гнезд в 1981–82 гг. В 1983 г. в Бетпак-Дале

вид встречен в 7 точках, в 1984 г. два гнезда найдены на геодезических вышках (Ковшарь и др., 2004). В 1994 г. здесь обнаружены еще 5 гнезд, а с 1995 г. в Бетпак-Дале регулярный мониторинг балобанов позволил установить плотность его гнездования – 1.21 пар/100 км² (Левин, Карпов, 2005). Однако уже к 1999 г. все известные 7 гнезд были разорены, и в связи с полным отсутствием балобанов работы здесь были прекращены (Levin, 2001; Левин, Карпов, 2005). В 2005 г. в Западной Бетпак-Дале выявлены 2 гнездовых участка балобанов, а численность оценена в 3–5 пар (Карякин и др., 2008). В это же время для Восточной Бетпак-Далы и Прибалхашья (2005 г.) установлено вполне нормальное гнездование балобана на ЛЭП: здесь на одной линии выявлено 16 жилых гнезд и 6 занятых территорий (Левин, Карпов, 2005). В прежних районах гнездования балобана на скалах в Восточной Бетпак-Дале из ранее известных гнезд жилым оказалось лишь одно, а на одном из двух найденных участков с безуспешным размножением гнезда были опутаны сетями для отлова взрослых птиц. Для Восточной Бетпак-Далы и Прибалхашья численность балобана оценена в 50 пар (Левин, Карпов, 2005) и высказано предположение, что в результате интенсивного пресса нелегального отлова этот сокол стал осваивать ЛЭП. Можно было предположить, что в результате переселения на ЛЭП численность балобана в Бетпак-Дале и Прибалхашье выросла, однако прямыми мониторинговыми наблюдениями это не подтверждено. Повторный осмотр бетпакадалинской линии в 2006 г. (где ранее было найдено 16 жилых гнезд) позволил найти лишь одно жилое гнездо балобана, а на вновь обследованной линии было обнаружено 14 жилых гнезд и 3 пустующих, у одного из которых держался одинокий самец (Левин, 2008б). Исследования А.Н. Барашковой с соавторами (2009) в Северном Прибалхашье подтверждают данные А. Левина и Ф. Карпова (2005) о гнездовании большинства балобанов на ЛЭП и спорадичном гнездовании отдельных пар в гранитных массивах. В бассейне Сарысу в 200-км полосе между Бетпак-Далой и Казахским мелкосопочником балобан на гнездовании не обнаружен (Карякин и др., 2008).

В Казахском мелкосопочнике гнездование балобана предполагалось на основании встреч на ЛЭП и в гранитных массивах (Левин, Карпов, 2005; Левин, 2005; Карпов, Левин, 2006). Более поздние исследования оценили его численность в Улутаяу в 28–38 пар (Карякин, Барабашин, 2006), в гранитных группах юга мелкосопочника – 35–45 пар (Карякин и др., 2008), в полого-увалистых мелкосопочниках бассейна Сарысу – 12–23 пар (Карякин и др., 2008). Сумма оценок для

Казахского мелкосопочника предполагает здесь гнездование 75–106 пар балобанов. Тенденции численности балобана в Казахском мелкосопочнике не известны, однако для нескольких ЛЭП имеются факты отлова соколов и наличие пустующих гнезд, в том числе и с остатками силков (Левин, Карпов, 2005), что позволяет предположить также негативный тренд этой группировки. В Тенгиз-Кургальджинском регионе гнездование балобана не установлено. Здесь отмечают лишь редкие их встречи, преимущественно в конце лета (Кошкин, 2004; 2006; 2007а; 2007б; Ковшарь, 2009).

Таким образом, численность балобана в Центральном Казахстане по оценкам на 2010 г. составляет 128–161 пар, с крушением численности в Западной и Центральной Бетпак-Дале (сокращение на 85.7% за 20 лет) и, вероятно, медленным ее сокращением в Восточной Бетпак-Дале и Казахском мелкосопочнике, где возможно отчасти отлов компенсируется расселением соколов по ЛЭП.

4. Северо-Восточный Казахстан. В борах Северо-Восточного Казахстана первое гнездо балобана было обнаружено в 1989 г. (Ковшарь, Хроков, 1993). В 2005 г. в результате целевого обследования боров выявлено 19 его гнездовых участков и численность оценена в 39–42 пары (Карякин и др., 2005). В 2006 г. из обнаруженных в 2005 г. проверены 2 гнезда, одно из которых оказалось пустым, а другое спилено лесорубами, найдено также 13 новых гнезд (Левин и др., 2007), а численность балобана в борах Восточно-Казахстанской и Павлодарской областей оценена в 40–45 пар. Популяция в борах, несомненно, падает, как минимум по причине сокращения площади боров в связи с пожарами и рубками. В период с 1991 по 2005 г. сгорело около 24% боров (Карякин и др., 2005г), локальные пожары наблюдались и в 2006 г. (Левин и др., 2007). Сделано предположение, что к 2008 г. численность балобанов в борах за 15 лет сократилась со 100 пар до 40–45 (Левин, 2008а). При этом наиболее разрушительные пожары на огромных площадях боров (до 30% сохранившегося к этому времени живого леса), прошли в 2010 г. Учитывая то, что в соседнем Алтайском крае боровая группировка балобанов фактически рухнула (остались единичные пары), можно предполагать существенное сокращение численности балобана и в Павлодарских и Семипалатинских борах.

5. Восточный Казахстан. Восточный и Юго-Восточный Казахстан – территории, где наиболее полно изучены распространение и динамика численности балобана, начиная с 1997 г., когда были най-

дены первые гнезда балобана в Джунгарском Алатау, Тарбагатае и Монраке (Watson, 1997). С 1999 г. район работ был расширен, осмотрена значительная часть Тарбагатая, его южные и северные предгорья, Саур, Калбинский Алтай, Курчумский и Нарымский хребты; однако от работы в Джунгарском Алатау, Курчумском и Нарымском хребтах пришлось отказаться, так как в 2000 г. все известные здесь гнезда балобана были разорены (Левин, 2008б). Полноценный мониторинг восточно-казахстанской популяции балобана начался с 2000 г., после полного краха его населения в юго-восточном регионе к 2000 г. (Левин, 2008б). По данным мониторинга численность балобана во всех контролируемых хребтах Восточного Казахстана снижалась: из 66 постоянно находящихся под наблюдением гнезд занятыми к 2008 г. оказались лишь 16 (24%); по экспертным оценкам численность этой популяции сократилась с 200–250 пар в 2000 г. до нескольких десятков пар в 2008 г., в большинстве из обследованных горных группировок количество гнездящихся пар уменьшилось в 2–3 раза (Левин, 2008б).

Результаты мониторинга практически ежегодно публиковались, отражая неутешительную картину сокращения численности балобана в Восточном Казахстане (Левин, 2008а; 2008б; 2008в; Levin, 2000; 2001; Levin, Dixon, 2008), лишь в 2002 г. здесь наблюдалось некоторое увеличение его численности (найдено 23 новых занятых гнезда), однако уже с 2003 г. опять началось устойчивое ее падение (Levin, 2003; Левин, 2008а; 2008б). Несмотря на то, что общее количество известных гнезд балобана в регионе возросло с 10 в 2000 г. до 86 в 2008 г., доля занятых гнездовых территорий снизилась с 70% до 24% (Левин, 2008б). Для горных группировок Тарбагатая, Манрака, Аркалы, Карабаса, Джунгарского Алатау, Арганаты, Архалы, Кыскаш из 101 известного гнездового участка к 2008 г. осталось лишь 19, на которых зарегистрировано размножение балобана, а оценка численности со 131 пары снизилась до 24 пар (Левин, 2008в).

Обследование Калбинского Алтая в 2006 г. позволило оценить численность балобана на его территории в 20–30 пар (Смелянский и др., 2006). В 2007 г. в мелкосопочниках Восточно-Казахстанской области обнаружено 8 гнездовых участков балобана, из которых занятыми оказались 6–7, а размножение имело место на 4-х (Смелянский и др., 2008). Предполагается гнездование здесь еще как минимум двух десятков пар. Однако уже южнее Георгиевки балобан пропадает – здесь выявлен единственный гнездовой участок в 2009 г. (Барашкова и др., 2009). Определенно балобан гнездится на Казахском Алтае и в Зайсанской котловине, но за 7 лет в Казахском орнитологическом бюл-

летене из 47 публикаций по восточному региону, в которых он упоминается, лишь 5 имеют отношение к этим территориям (Колбинцев, 2002; Анненкова, Ашби, 2002; Стариков, 2006), причем находки гнезд отмечены лишь в двух случаях (Щербаков, 2008; Стариков, 2005). По-видимому, численность балобана на данной территории настолько низка, что ограничивается единицами гнездящихся пар.

Суммируя имеющиеся данные, в том числе по Алтаю и Тарбагатаю, можно предположить, что за 15 лет численность балобана сократилась в этих горах с 300–350 до 80–100 пар, а в целом на востоке и северо-востоке (включая боры) с 400–450 до 120–145 пар (Левин, 2008а).

6. Юго-Восточный Казахстан. Регулярные наблюдения за балобанами в Юго-Восточном Казахстане проводятся с 1984 г. По сведениям Р.Г. Пфедфера, изучавшего его биологию здесь в течение 10 лет, в радиусе 200 км от Алма-Аты располагалось 22 жилых гнезда в хребтах Анархай, Серектас, Малай-Сары, Богуты, Турайгыр (Левин, 2008б). Но они исчезли в первую очередь в горах Юго-Восточного Казахстана: падение численности гнездящихся пар отмечено с 24 в 1993 г. до менее 5 пар в 1997 г. В результате изъятия птиц и птенцов успех размножения балобанов в Казахстане достиг небывало низкого уровня к 1998 г. (Levin et al., 2000). Из 22-х гнезд, известных в районе Алма-Аты в 2000 г., размножение было зарегистрировано лишь в двух (Levin, 2001). Примечательно то, что в этих сохранившихся гнездах в Сюгатинской долине самки были молодые, причем у одной на лапах были путцы (Левин, 2008а). Из 30 известных до 1993 г. гнезд балобана в горах Кендыктас, Анархай, Серектас, Малай-Сары, Богуты и Турайгыр к 2005 г. осталось лишь 5 (Левин, 2008б). В 2009 г. эти горные массивы были повторно обследованы и из 28 постоянно контролируемых гнезд, жилыми оказались лишь 2 (7.1%), причем на одном участке, занятом молодыми птицами, самка была с путцами; во всей Сюгатинской долине удалось найти 4 жилых гнезда и 1 занятый гнездовой участок в районе, который ранее не посещался (Левин и др., 2010). Для Юго-Восточного Казахстана в целом можно говорить о сокращении численности балобана к настоящему времени на 92.8% при численности всей популяции не более чем в 50 пар (Левин, 2008б; Левин и др., 2010).

7. Южный Казахстан. До последнего времени был плохо обследован, поскольку предполагалось, что балобан здесь практически полностью истреблен ловцами (особенно в Чимкентской области).

Его гнездование здесь было известно с 50-х гг. XX в.: он был нередок в Каратау (Корелов, 1962), в 1994 г. И.А. Денисов (1995) обнаружил два жилых гнезда на юге Чимкентской области к северу от Чардаринского вдхр. В 1993 г. в Каратау Р. Пфедфером и О. Беляловым было найдено 3 гнезда балобанов: в ущелье Курсай за Кентау по дороге на Ащисай, возле Чулак-Кургана в ущелье южнее выхода трассы с Ащисая на Чулак-Курган из гор в долину и в ущелье Актугай у Жанатаса; эти места посещались также 23–25 апреля 1996 г. и 31 мая – 2 июня 1997 г., но балобанов здесь уже не встречали (Карякин и др., 2010).

В 2005 г. в северо-западной части Каратау было обнаружено 3 гнездовых участка балобанов, а его численность здесь оценена в 15–16 пар (Карякин и др., 2008). Позже, с 3 по 23 апреля 2010 г. специальной экспедицией в Каратау было выявлено 33 гнездовых участка балобанов (Карякин и др., 2010), из них 31 занятый, на 20 обнаружены гнезда, 12 из которых оказались жилыми. По состоянию на 2010 г. гнездовая группировка балобанов в Каратау и на прилегающих территориях являлась самой крупной на всем юге и юго-востоке Казахстана. Здесь, с учетом исследований 2005 и 2010 гг., выявлено 36 гнездовых участков соколов (28.8% от предполагаемой численности), а численность оценена в 105–145 пар, в среднем 125 пар, 76% из которых гнездились в основном горном массиве Каратау (Карякин и др., 2010).

О находке двух гнезд балобана на ЛЭП в районе Байконура в 2005 г. сообщает А.В. Коваленко (2005; 2006), тогда как на участке этой линии от Челкара до Байконура этот сокол не встречен (Карякин и др., 2005в). Видимо, нерегулярное гнездование нескольких пар балобана имеет место на ЛЭП у Сырдарьи вдоль трассы на Кызыл-Орду.

Суммирование оценок численности балобана в разных регионах Казахстана (без Каратау) предполагает, что в Казахстане к 2010 г. гнездились 1882–2179 пар соколов (Мошкин, 2010), но с учетом данных по Каратау, полученных в 2010 г. – 1987–2324 пар. Гораздо сложнее обстоит ситуация с трендами. Для юга Западного Казахстана имеет смысл принять минимальный порог сокращения численности балобана за период с 1990 по 2010 гг. – 5%, так как имело место локальное сокращение его популяций. При сокращении численности боровых группировок на 26%, а группировок лесостепных и степных мелко-сопочников – на 81%, получаем средний негативный тренд по северу Западного Казахстана 53.5%. Если предположить для Казахского мелко-сопочника, Восточной Бетпак-Далы и Прибалхашья минимальную негативную динамику в 10% за 20 лет, а для Западной и Центральной Бетпак-Далы учесть объективное сокращение численности в 85,7%,

получаем средний негативный тренд по Центральному Казахстану – 47.8%. Учитывая сокращение численности балобана за 15 лет на северо-востоке Казахстана в боровых группировках на 57%, на востоке страны в горах – на 72%, получаем падение численности за 20 лет на 76.0 и 96.4% соответственно. На юго-востоке Казахстана сокращение численности балобана в 92.8% имеет смысл принять и для юга Казахстана, так как территории имеют общую историю освоения ресурса соколов их добытчиками. В результате получаем оценку численности балобана для всего Казахстана в 1990 г. – 4808–5628 гнездящихся пар при среднем негативном тренде 61% за 20 лет. Динамика численности получается сравнимой с таковой в России (Мошкин, 2010).

После 2010 г. получены данные о крушении гнездовых группировок балобана в бассейне Ори, резком сокращении численности устьюртской популяции, а также негативном тренде популяций в северной части страны. Последняя оценка численности балобана в стране – около 1000 пар (Левин, 2011) вероятно несколько пессимистична, но все же отражает реальные масштабы бедствия (рис. 2). Учитывая недостаточность сведений по динамике численности самой крупной устьюртской популяции, есть надежда,

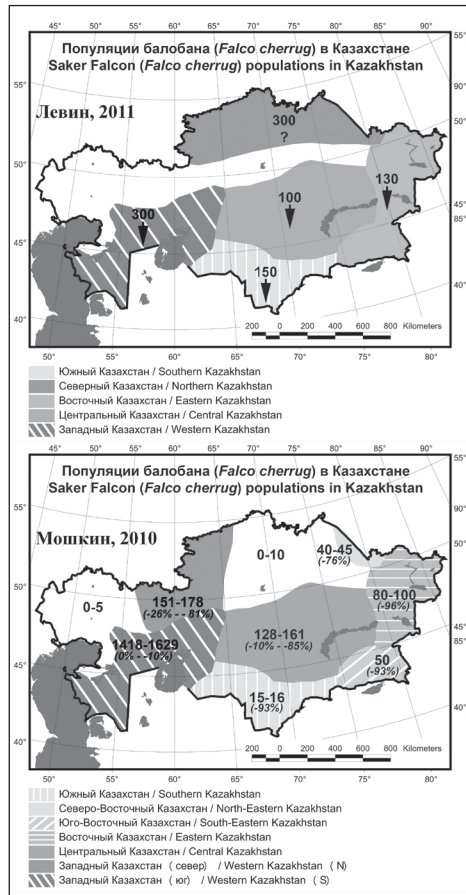


Рис. 2. Оценки численности балобана (*Falco cherrug*) в Казахстане (по: Мошкин, 2010 и Левин, 2011).

Fig. 2. Number estimates of the Saker Falcon (*Falco cherrug*) in Kazakhstan (according to: Moshkin, 2010; Levin, 2011).

что в Казахстане в настоящее время гнездится до 1500 пар балобанов, но пока не будет проведен полный мониторинг их гнездовых участков на Устюрте и Мангышлаке, эта оценка остается лишь оптимистичным предположением.

Выводы по динамике ареала и численности балобана в России и Казахстане

В России с середины XX в. наблюдается повсеместное сокращение численности и, как следствие, фрагментирование ареала балобана. На основе литературных данных очерчен его гнездовой ареал в прошлом, до начала масштабного сокращения вида (рис. 3–1). На основе всех имеющихся встреч, описанных в литературе, проведено сетчатое картирование, позволившее оценить численность вида в России в середине XX в. на уровне 9 000 гнездящихся пар. В Казахстане на этот же период гнездилось не менее 10 000 пар, но сделать точную оценку невозможно из-за отсутствия исследований вплоть до 80-х гг. XX в.

Суммирование литературных данных и исследований авторов позволяют сделать подобную оценку для начала XXI ст. (рис. 3–2). Численность балобана в России на это время оценена в 2500 гнездящихся пар, в Казахстане — около 3500. Ареал значительно сократился. Оценка для 2010–2012 гг. показывает еще большее сокращение и фрагментацию ареала (рис. 3–3) и падение численности – до 2000 пар в России и до 1500 пар в Казахстане. По результатам работ в 2010–2012 гг. обновлено сетчатое картирование ареала вида в России и Казахстане (рис. 4). В последние годы отмечается лишь ухудшение ситуации с видом по всей территории его гнездования в России и Казахстане.

Корни проблемы и пути решения

В Глобальном плане действий по балобану (Ковач и др., 2014) осуществлена инвентаризация факторов, снижающих его численность, а также проанализированы их возможные последствия. Приоритетными негативными факторами, оказывающие критическое влияние на популяцию балобана, названы изъятие и торговля дикими балобанами и поражение электрическим током на ЛЭП среднего напряжения.

Нелегальный отлов и контрабанда. Данный фактор признан главной причиной сокращения численности балобана во всем ареале. Коренными причинами нелегального отлова и торговли балобанами в Плане действий названы: культурные традиции соколиной охоты; бедность в сельскохозяйственных районах; спрос на рынке, определяющий предложение; малоэффективный мониторинг торговли; неэффективное исполнение законов (международных и национальных);



Рис. 3. Динамика ареала балобана в XX–XXI ст. (по: Карякин, Николенко, 2013).
Fig. 3. Range dynamics of the Saker Falcon in XX–XXI centuries (according to: Karyakin, Nikolenko, 2013).

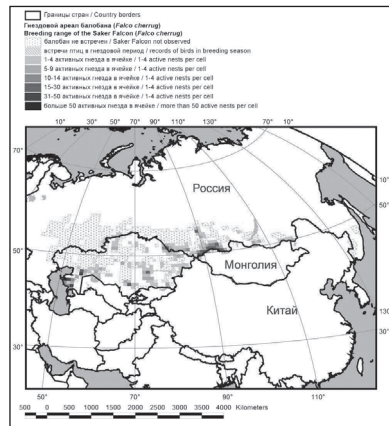


Рис. 4. Результаты сеточного картирования гнездового ареала балобана (*Falco cherrug*) в России и Казахстане (по: Карякин и др., 2012).
Fig. 4. The results of grid mapping of the Saker Falcon (*Falco cherrug*) breeding range in Russia and Kazakhstan (according to: Karyakin, 2012).

коррупция и организованная сеть контрабандистов; низкая осведомленность среди заинтересованных сторон.

Признано, что дикие балобаны, особенно самки, а также «алтайские» и «ашгарские» фенотипы соколов, считаются наиболее ценными, по сравнению с разведенными в неволе. На основании данных, полученных из соколиного госпиталя, оценено, что в 2004 г. было отловлено 6825–8400 диких балобанов и подавляющее большинство составляли молодые самки (например, 68.7% в Дубае, ОАЭ; Barton, 2000; ERWDA, 2003). Одним из важнейших факторов, влияющих на торговлю балобанами, является предпочтение покупателем самок, а не самцов. Популяции, насчитывающие чрезмерное количество взрослых самцов, не имеющих пары, вероятно, страдают от непропорционально высокого отлова именно самок (Williams et al., 2013).

Важным негативным фактором План действий признает нелегальную торговлю дикими соколами (Launaу, 2008). Как известно, международная торговля регулируется Конвенцией СИТЕС — между странами, ратифицировавшими конвенцию, и должна исключать ущерб видам в странах их происхождения. В 2005 г. Комитет по животным СИТЕС определил торговлю балобанами как фактор, требующий незамедлительных действий в 9 странах ареала (Иран, Казахстан, Кыргызстан, Монголия, Пакистан, Россия, Саудовская Аравия, Туркменистан и Узбекистан), и потребовал немедленного прекращения выдачи разрешений на вывоз соколов из этих стран (СИТЕС, 2006). Однако, в июле 2009 г. СИТЕС отозвала это решение в отношении Монголии, в связи с тем, что в 2009 и 2010 гг. правительство этой страны ввело квоту на экспорт в 300 птиц, с одновременным внедрением системы «устойчивого отлова» (опираясь на результаты продуктивности популяции) и установки искусственных гнезд. До последнего времени во всех странах ареала балобана, за исключением Монголии, введены нулевые квоты на экспорт диких птиц, хотя фактический отлов во многих странах по-прежнему продолжается. В январе 2013 г. Монголия выбрала балобана в качестве своей национальной птицы и объявила о 5-летнем прекращении торговли видом в коммерческих целях (СИТЕС, 2009; Collar et al., 2013; Kovacs et al., 2013).

В целом, авторы Плана действий признают, что на сегодняшний день отсутствуют проработанные оценки влияния международной торговли (как легальной, так и не легальной) на популяции балобана (Collar et al., 2013). Тем не менее, специалисты, работающие в России и Казахстане, уверены в том, что именно нелегальный отлов для нужд соколиной охоты привел к краху популяции на просторах бывшего СССР, что было отражено в Итогах круглого стола по балобану на конференции «Сохранение степных и полупустынных экосистем Евразии» (г. Алматы, 13 марта 2013 г.) (Итоги..., 2013)

1. Россия

В России легальный отлов балобанов для нужд соколиной охоты не осуществляется, а официальные разрешения на вылов соколов для содержания в неволе не выдавались с 1999 г. Тем не менее, Россия до последнего времени остается одной из основных стран – поставщиков нелегальных балобанов. Подробный обзор исторической ситуации с отловом соколов в России сделан в 2008 г. на основе сведений из литературы и открытых источников в сети Интернет (Николенко, Карякин, 2007). После полного крушения популяций балобана в Европейской части России весь пресс лова пришелся на популяции

соколов в Алтае-Саянском регионе и вплоть до 2000 г. изъятие птиц происходило в катастрофических масштабах (Сорокин, 2009).

Анализ рынков и нелегального отлова позволяет утверждать, что из Алтае-Саянского региона вывозится ежегодно от 100 (Николенко, 2007) до 400–500 балобанов (Сорокин, 2009), преимущественно молодых птиц, т.е. фактически от половины до всего целиком ежегодного резерва свободных особей (Карякин, 2008). Но в страны Персидского залива по ряду оценок поступает от 5 до 9 тысяч соколов, в основном молодых, две трети которых из природы (Сорокин, 2009; Федоткин, Сорокин, 2006; Фокс и др., 2003). Откуда же берутся эти тысячи птиц? Наши исследования показывают, что основной прессинг, определяющий негативный тренд Алтае-Саянских популяций балобана, оказывается ловцами, причем не в самом регионе, а за его пределами – в Монголии и Китае (Николенко, 2007; Карякин, 2008; Сухчулуун, 2008).

Монголия для Алтае-Саянских популяций балобанов является территорией, на которой птицы проводят достаточно длительное время в период кочевок, причем даже оседлые, гнездящиеся в горах Тувы (Карякин и др., 2005е). До 2013 г. Монголия являлась легальным экспортером балобанов. Согласно информации из базы данных по торговле видами СИТЕС в 1997–2000 гг., Монголия экспортировала в общей сложности 2612 балобанов (от 25 до 400 птиц в год). Однако, учитывая ряд несоответствий в документах и отсутствие жесткого контроля за отловом, реальный экспорт, по-видимому, превышает официальные цифры в разы (Zahler et al., 2004). Очевидно и то, что в ходе лицензионного лова в Монголии шло освоение ресурса именно российских мигрантов – отлов превалировал в северо-западных аймаках Монголии в сроки массовой миграции российских птиц через эту территорию. Таким образом, ловцами на пролете изымалось, вероятно, не менее 1000 алтае-саянских балобанов, что уже существенно превышает резерв популяции.

Доказано также, что в Алтае-Саянском регионе происходит большой отход самок и, как следствие, – резкое снижение их возраста в размножающихся парах (Карякин и др., 2010). Практически все гнездовые участки балобана на исследованных территориях переходили в разряд незанятых после того, как в паре пропадала самка. Самец через 1–3 года также исчезал, скорее всего, по естественной причине, и тогда участок не восстанавливался. Случаи выявляемого браконьерства в России редки по причине неподготовленности инспекторского состава госорганов охраны природы. Тем не менее, задержания ловцов имеют место в Хакасии и Алтайском крае. А в международных аэропортах

и других пунктах пропуска по всей России регулярно задерживают контрабандистов, пытающихся вывезти соколов за пределы России. Во всех этих случаях до недавнего времени ни браконьеры, ни контрабандисты не несли сколь-либо существенного наказания. В 2013 г. были внесены изменения в Кодекс административных правонарушений и в Уголовный кодекс – балобан, наряду с некоторыми другими видами животных, был внесен в специальный список особо ценных видов. Теперь за любые операции с птицами, в т.ч. за подготовку к контрабанде, установлена уголовная ответственность с мерой пресечения для граждан – штраф до 1 млн. руб. и лишение свободы на срок до 3 лет за добычу и от 3 до 7 лет за контрабанду или ее подготовку. Кроме того, для случаев контрабанды с особо ценных видов сняты ограничения минимальной партии (раньше для наступления уголовной ответственности денежная оценка партии должна была превышать 1 млн. руб.) – т.е. нововведение позволяет привлекать к ответственности нарушителей независимо от денежной оценки провозимых соколов.

Это уже позволило возбудить несколько уголовных дел по факту контрабанды и подготовке к контрабанде. Вопиющий случай был раскрыт оперативниками в Хакасии в 2012 г. – в г. Черногорске, с разрешения Россельхознадзора, был построен официальный питомник для передержки соколов, ввезенных из ОАЭ. В июле было завезено около 30 птиц. Благодаря грамотной работе оперативников, была выявлена замена части птиц на молодых балобанов, отловленных в природе. Когда хозяин питомника обратился за ветеринарными документами на вывоз птиц из России, он был задержан за планирование контрабанды. Однако дело до суда так и не дошло – подозреваемый был выпущен под залог и скрылся.

В январе 2015 г. житель Алтайского края был осужден по статье 226.1 УК за попытку вывоза в сентябре 2014 г. из России в Казахстан 18 соколов, через автомобильный пункт пропуска у г. Славгород. Суд назначил наказание в виде лишения свободы сроком в 2 года и 4 месяца условно с двухлетним испытательным сроком – «с учетом положительных характеристик личности, полного признания вины, раскаяния в содеянном, активного способствования раскрытию и расследованию преступления». Тем не менее, это первый случай вынесенного наказания по уголовной статье за покушение на контрабанду соколов. В декабре 2014 г. при попытке перемещения через таможенную границу партии соколов в международном аэропорту г. Челябинска были задержаны граждане Армении и сотрудник таможенной службы, который пронес сумки с птицами мимо контроля. Возбуждено также не-

сколько уголовных дел, в т.ч. по статье «Контрабанда особо ценных диких животных, принадлежащих к видам, занесенным в Красную книгу Российской Федерации, должностным лицом с использованием своего служебного положения». Таким образом, несмотря на сравнительно небольшое количество случаев задержаний ловцов и перевозчиков внутри России, устроение закона позволяет более эффективно привлекать нарушителей к ответственности.

2. Казахстан

Торговля соколами в Казахстане существовала всегда, однако этим занимались отдельные люди, и птицы вывозились из страны в количестве, не превышающем нескольких десятков особей в год. До начала 90-х гг. XX ст. балобан являлся обычной гнездящейся птицей и встречался повсеместно. В 1992 г. появились первые легальные группы ловцов, получившие от правительства разрешение на изъятие балобанов из природы. В то же время в Казахстан устремился поток и нелегальных ловцов. По материалам таможенной службы, с 1994 г. по 1996 г. нелегальные ловцы вывозили из Казахстана ежегодно до 1000 соколов. В 1995 г. только в Алматинском аэропорту было задержано 165 балобанов.

Появление большого количества нелегальных ловцов и перекупщиков в местах гнездования балобанов в Казахстане активизировало местное население. Уже через 2–3 года после начала соколиной кампании был организован вылов соколов на местах и скупка у населения за бесценнок изъятых из гнезд птенцов. Так, в Зайсанской котловине в 1996–1997 гг. перекупщики предлагали за самку балобана местным жителям мешок муки. К концу 90-х гг. отечественные браконьеры уже использовали лов на голубя с рамкой, что позволяло им добывать соколов не только на гнездовых территориях, но и на путях пролета. В 1994 г. на юго-востоке Казахстана была помечена радиопередатчиком и микрочипом молодая самка, за которой наблюдали до момента оставления ею гнездовой территории. Спустя месяц она была найдена ослабленной на улице г. Алматы. В момент обнаружения на птице уже не было ни передатчика, ни кольца. Идентифицировать ее удалось по имплантированному микрочипу. В этот год из разных гнезд браконьерами было изъято 5 птенцов с радиопередатчиками и их установку пришлось прекратить.

Исследования в разных частях страны показали, что за 20 лет от нелегального отлова пострадали все крупные гнездовые группировки балобана. В последнее десятилетие факты нелегального лова отмечаются во всех регионах Казахстана, где еще встречаются группировки

балобанов — на гнездовании или миграции (Левин, 2011), в т.ч. тех, что выпускаются по специальным программам. В 2007 г. в рамках государственной программы «Восстановление популяции балобана на юго-востоке Казахстана» было выпущено 60 балобанов из питомника «Сункар». Поскольку эта акция была широко разрекламирована, вскоре после выпуска соколов в районе появились люди, пытавшиеся отловить выпущенных птиц. Также в рамках программы шейха Зайеда (ОАЭ) на востоке Казахстана с 2008 г. ежегодно выпускается до 60 соколов. Сразу после выпуска здесь также встречали людей, которые пытались отловить соколов. В последних числах октября 2011 г. в аэропорту г. Алматы был задержан гражданин Казахстана сирийского происхождения с 11 балобанами. В его квартире были обнаружены два арабских кольца, снятых с выпущенных на востоке Казахстана птиц.

Таким образом, можно констатировать, что, несмотря на низкую численность балобанов, их продолжают нелегально изымать из природы на всей территории Казахстана. Поэтому сохраняется стойкая тенденция к снижению численности балобана в стране. Несмотря на значительные штрафы, взимаемые за незаконную добычу балобана, большое количество иностранных ловцов (преимущественно сирийцев) и местных жителей продолжают заниматься этим промыслом. Частые случаи задержания иностранцев с соколами позволяют предположить, что все ещё сохраняются каналы нелегального их вывоза из Казахстана. Подтверждением тому является информация научного центра Саудовской Аравии о том, что из Казахстана к ним ежегодно завозится около 1000 соколов.

Гибель птиц на ЛЭП

Поражение током на линиях электропередач (ЛЭП) является одним из основных и широко распространенных факторов смертности многих видов птиц во всем мире. Доказано, что это приводит к гибели сотен или даже тысяч птиц каждый год, в т.ч. балобанов (Ollendorf et al., 1980; Harness, 1997; Bevanger, 1998; Haas and Nipkow, 2006; Prinsen et al., 2011). Коренные причины гибели птиц на ЛЭП, указанные в Плане действий: законодательство и/или стандарты, требующие установления безопасных для птиц ЛЭП, отсутствуют или недостаточно грамотно применяются; высокая стоимость реконструкции линий; неверные оценки негативного воздействия ЛЭП на окружающую среду, особенно, в степных и лесостепных биотопах; недоступность для проектировщиков информации о территориях, где гнездится балобан, либо их недостаточная исследованность.

В России и Казахстане гибель птиц на ЛЭП подробно исследовали авторы в границах ареала балобана, в т.ч. в Алтае-Саянском регионе и Даурии. Анализ 2009–2010 гг. показал, что в Алтае-Саянском регионе балобан полностью исчез в районах с густой сетью ЛЭП, и, возможно, гибель птиц на ЛЭП сыграла в этом не последнюю роль (Карякин, Николенко, 2011б).

В Даурии плотность линий 6–10 кВ на железобетонных опорах максимальна для всей Южной Сибири, возможно, ЛЭП оказывают тут на популяцию балобана максимальное негативное влияние – гибель балобанов наблюдается даже на тех территориях, где плотность вида на гнездовании низка. По данным О.А. Горошко (2011) на 60.5 км линий в 2010 г. была зарегистрирована гибель четырех соколов (0.66 особей/10 км), которые составили 5.97% среди всех погибших птиц, включая врановых. Таким образом, только на 60.5 км линий в 2010 г. погибло 0.5% от всей популяции балобана в Даурии (Карякин и др., 2006; 2010). Учитывая, что протяженность птицепасных ЛЭП только в степной части Даурии составляет 1567 км, можно предполагать, что они ежегодно убивают до 100 балобанов, что составляет не менее 16% их популяции (Карякин и др., 2011).

Крупнейшие группировки балобана сохраняются в Туве, где после полного разрушения инфраструктуры электролиний среднего напряжения, фактор гибели балобанов на ЛЭП фактически утратил свое значение. В соседней Монголии проблема гибели мигрирующих соколов на ЛЭП известна (Amartuvshin et al., 2010), однако каких-либо масштабных проектов по оснащению ЛЭП птицевозащитными сооружениями в стране не проводится. Возможно, строительство новой птицепасной ЛЭП вдоль российской границы в Аймаке Улангом внесло определенный вклад в сокращение численности гнездовой группировки балобанов в левобережье Тес-Хема, так как эта ЛЭП была пущена в действие как раз за год до начала «крушения» группировки.

В Центральной Монголии в 1998–2004 гг. причиной смерти балобанов в 54% найденных погибших птиц, являлось поражение электрическим током на линиях электропередач (0.74 птицы на 1 км, $n = 64$) (Gombobaatar et al., 2004; Harness and Gombobaatar, 2008; Harness et al., 2008). Э. Диксон (Dixon et al., 2011) за один маршрут вдоль участка ЛЭП длиной в 56 км в Центральной Монголии обнаружил 41 пораженную током хищную птицу, в т.ч. 7 балобанов. За 149 дней между мартом и августом 2013 г. 235 пораженных током балобанов были собраны вдоль участка ЛЭП в 15 км в Восточной Монголии (Dixon et

al., 2013). Вполне вероятно, что значительную долю среди погибших птиц составляли сокола из российских популяций.

Изучение влияния гибели от поражения электротоком как балобана, так и других видов (Горошко, 2011; Карякин, Барабашин, 2005; Карякин, Новикова, 2006; Карякин и др., 2009; Мацына и др., 2011), с уверенностью позволяет утверждать, что невозможно появление устойчивых группировок балобана в местах с высокой плотностью птицепасных ЛЭП (Карякин, Николенко, 2011б).

В докладе, на Ульяновской конференции 2011 г., были обобщены все доступные данные по гибели пернатых хищников на более 1000 км птицепасных ЛЭП в разных природных зонах России, Казахстана и Монголии. По данным анализа балобан является наиболее уязвимым видом – наблюдается высокая его гибель на ЛЭП на всем пространстве ареала при крайне низкой численности и высоких темпах ее сокращения, отмечен низкий уровень адаптации вида к данному фактору. Балобан вошел в шестерку видов с максимальными показателями частоты гибели на птицепасных ЛЭП наряду с черноухим коршуном (*Milvus migrans lineatus*), степным орлом (*Aquila nipalensis*), канюком (*Buteo buteo vulpinus*), обыкновенной пустельгой (*Falco tinnunculus*) и курганником (*Buteo rufinus*) – частота гибели балобана составила в среднем 0.43 ос./10 км ЛЭП по всем природным зонам в ареале вида (Карякин, 2012).

Деятельность по повышению численности балобана, рекомендованная Планом действий

1. Борьба с браконьерством и контрабандой

В Плане действий не предложено практических мероприятий, направленных на снижение этого фактора, несмотря на то, что браконьерство и контрабанда соколов признаны главной причиной сокращения численности диких популяций балобана, а исключение этого фактора признано главным условием устойчивого использования балобана, определенного Планом действий.

2. Реконструкция птицепасных ЛЭП

В Плане действий предусмотрены практические мероприятия по реконструкции птицепасных ЛЭП и оснащению их птицезащитными устройствами. Конкретные меры будут определяться индивидуально для стран-участников Конвенции.

3. Реинтродукция соколов и выпуск в природу диких птиц, использовавшихся в соколиной охоте

Для ряда исчезнувших популяций балобана, в частности в Европейской части России и Западном Казахстане, а также в ряде восточно-европейских стран, например, в Болгарии, реинтродукция является единственно возможным способом восстановления вида, однако методическая часть реинтродукции вызывает множество вопросов, а финансирование ее не продумано. Вряд ли в бюджете стран, в которых балобан исчез, найдутся реальные средства на осуществление качественной реинтродукции вида, результатом которой станет восстановление популяций. Как показывает практика простого выпуска соколов – она не работает на поддержание диких популяций балобанов. Так, в рамках программы выпуска соколов в дикую природу шейха Зайеда (SZFRP) 726 переданных, изъятых или реабилитированных соколов (95% самок) были выпущены в Иране, Казахстане, Кыргызстане и Пакистане между 1995 и 2013 гг. Однако, по результатам спутникового отслеживания передатчиков, надетых на примерно 10% выпущенных птиц, случаи, когда птица заняла бы территорию и вернулась в дикую гнездовую популяцию, не наблюдается (Müller, 2013).

4. Мероприятия по созданию систем искусственных гнездовий

В Глобальном плане действий сказано, что имеются обширные открытые местообитания в пределах нынешнего европейского и азиатского ареалов гнездования балобана с обилием добычи, но с немногими участками, которые подходят ему для гнездования. На этих ограниченных гнездовьях в стабильных и возрастающих популяциях наблюдаются негнездящиеся («бродячие») группы половозрелых балобанов. Данные «бродяги» начнут охотно размножаться в случае, если им предоставят искусственные гнезда и по этой же самой причине здесь возрастут размеры и продуктивность гнездящихся популяций (Bagyura et al., 2010; Chavko, 2010; Dixon et al., 2008, 2010, 2011; Dixon and Batbayar, 2010; Galtbalt and Batbayar, 2012). Далее указана положительная практика по привлечению балобана на искусственные гнездовья в Венгрии и Монголии.

С нашей точки зрения, нехватка мест для гнездования не может расцениваться как фактор сокращения численности балобана, поскольку даже вблизи устойчивых группировок (в Туве и Монголии) подходящие для гнездования территории пустыют исключительно в результате сокращения его популяций. Привлечение на искусственные гнездовья, действительно, положительно влияет на отдельные группировки, приводя к увеличению успеха гнездования, но чаще всего происходит освоение этого гнездового ресурса парами, гнездящимися на доступных природных субстратах. Так, в Венгрии подтверж-

дено переселение в гнездовые ящики пар, гнездящихся в естественных гнездах на деревьях и опорах ЛЭП. Э. Диксон (Dixon et al., 2008; 2010; 2011; Dixon and Batbayar, 2010) указывает на рост популяции в Центральной Монголии благодаря искусственным гнездовьям, однако ничего не сообщается об изменениях в популяции птиц, гнездящихся вокруг полигонов с гнездовыми ящиками на естественных субстратах. Известно, что монгольские балобаны гнездятся в постройках ворона и ястребиных на скалах, деревьях и даже на земле (Potarov et al., 2003; Гомбобаатар и др., 2007). По нашему мнению, рост численности популяции благодаря искусственным гнездовьям можно оценить, только имея данные ежегодного мониторинга и естественных окрестных группировок.

Подобный проект по привлечению балобанов на искусственные гнездовья реализован авторами в Республике Тыва (Карякин, Николенко, 2006; 2011а; 2011в). С 2002 по 2011 г. в степных котловинах, лишенных скал, установлено более 350 искусственных сооружений (около 50 до 2005 г., 85 платформ в усыхающих лесополосах и 7 в степи в 2006 г., 20 и 200 железных конструкций на бетонных столбах в 2010 и 2011 гг.). Повсеместно в Южной Туве до 2003 г. существовала устойчивая группировка, освоившая гнездование на опорах ЛЭП, которые были полностью уничтожены в 2002–2003 гг. Для реализации проекта были выбраны две территории: (1) в заброшенном агроландшафте в Тувинской котловине, где к 2008 г. сохранялась единственная пара соколов, размножавшаяся на опоре ЛЭП, а группировка на окрестных скалах исчезла еще до 2003 г., и (2) в степи Убсу-Нурской котловины, где еще существовала достаточно устойчивая популяция балобана на скальных останцах, однако обширные пространства между останцами, где ранее проходили линии электропередачи, освоенные балобаном для гнездования, пустовали.

Позитивный результат был получен на платформах в лесополосах в Тувинской котловине: уже в 2009 г. тут произошло восстановление гнездового участка балобанов, на котором птицы перестали регистрироваться с 2002 г. — молодые соколы заняли гнездовую платформу на дереве, в которой успешно размножались в 2009 и 2010 гг. В 2010 г. еще 2 платформы заняли пары, состоящие также из молодых птиц, одна из которых успешно вывела потомство, в 2011 г. на данной территории появились еще 2 пары. В целом на площадке за 4 года численность балобана увеличилась с одной до 9 пар. В 2014 г. на платформах на этой площадке успешно гнездились 7 пар балобанов, 39 пар мохноногого курганника и 5 пар коршунов. При этом ни один участок

на окрестных скалах так и не восстановился. В открытой степи Убсу-Нурской котловины, где установлены платформы в 2010 и 2011 гг., в 2014 г. их только начали заселялись хищники: 13 платформ было занято мохноногим курганником, поставщиком гнезд для балобана, и 3 – балобаном, при этом все известные участки на окрестных останцах оставались по-прежнему заняты балобанами. Надо отметить, что практически все появившиеся пары балобана относятся к монгольскому подвиду, тогда как до 2003 г. большинство балобанов на этой территории принадлежала к форме *saceroides*. Примечательно также и то, что появление новых пар в 2008–2014 гг. происходило на фоне регулярного изъятия самок из популяции и снижения общей численности балобана в Туве (Карякин, Николенко, 2011в), а заметный прирост новых пар, как и впервые за все годы исследования стабилизация общей численности вида в республике, был зафиксирован лишь в 2014 г. (в 2012 и 2013 гг. ревизия платформ не проводилась). Кажется не случайным, что это произошло после первого года запрета официального отлова соколов для нужд соколиной охоты в Монголии.

Из списка мероприятий Плана действий, предложенных для повышения численности балобана, пожалуй, только меры по реконструкции птицепасных ЛЭП можно считать проработанными. Отчасти действительны меры по привлечению соколов на размножение в искусственные гнездовья. К действиям, направленным на борьбу с главным фактором, определяющим сокращение численности балобана, – браконьерством и контрабандой, а также к методам восстановления утраченных популяций, остается много вопросов. Мероприятия, направленные на нейтрализацию этих факторов, должны быть детально проработаны и реализованы в России и Казахстане, чтобы балобан как вид сохранился в этих странах.

Литература

- Азаров** В.И. 1995. Редкие животные Тюменской области и их охрана. Тюмень, 272 с.
- Анненкова** С.Ю., **Ашби** В. 2002. Балобан *Falco cherrug*//Казахст. орнитол. бюлл. 2002. Алматы: 69.
- Антончиков** А.Н., **Пискунов** В.В. 2003. Численность хищных птиц, гнездящихся в Саратовской области//Мат-лы IV Конференции по хищным птицам Северной Евразии. Пенза: 127–129.
- Барабашин** Т.О. 2004. Хищные птицы Среднего Поволжья: современное распространение, динамика численности и факторы воздействия на популяции. Автореф. канд. дис. М., 18 с.

Барабаш-Никифоров И.И., Павловский Н.К. 1947. Фауна наземных позвоночных Воронежского государственного заповедника//Труды Воронежского гос. заповедника, 2. Воронеж: 7–128.

Баранов А.А. 1988. Редкие и исчезающие животные Красноярского края. Птицы и млекопитающие: Красноярск, 127 с. **Баранов А.А.** 1991. Редкие и малоизученные птицы Тувы. Красноярск, 320 с. **Баранов А.А.** 1998. Балобан *Falco cherrug* Gray, 1834//Птицы Средней Сибири. <http://res.krasu.ru/birds/txt/txt_fach.shtml>

Барашкова А.Н., Смелянский И.Э., Томиленко А.А., Актентьев А.Г. 2009. Некоторые находки пернатых хищников на Востоке Казахстана//Пернатые хищники и их охрана, 17: 131–144. **Барашкова А.Н.** 2007. Хищные птицы и совы участка «Адон-Челон» ГПБЗ «Даурский», Россия//Пернатые хищники и их охрана, 8: 66–68.

Белик В.П., Джамирзоев Г.С., Насретдинов Х. 2002. Обследование КОТР Дагестана//Ключевые орнитологические территории России: Информ. бюлл., 13: 18–20. **Белик В.П.** 2004. Птицы долины озера Маныч-Гудило: Non-Passeriformes// Труды гос. природного заповедника «Ростовский», 3. Ростов-на-Дону: 111–177. **Белик В.П.** 2007. Балобан//Стрепет, 5 (1–2): 127. **Белик В.П.** 2008. План действий по сохранению балобана (*Falco cherrug*) в Кавказском экорегионе//Планы действий по сохранению глобально угрожаемых видов птиц в Кавказском экорегионе. Москва–Махачкала: 55–62. **Белик В.П., Тельпов В.А.** 2007. Результаты инвентаризации и мониторинга КОТР на Центральном Кавказе в 2006 г.//Стрепет, 5 (1–2): 71–84.

Беме Л.Б. 1925. Результаты орнитологических экскурсий в Кизлярский округ Дагестана в 1921–22 гг. Владикавказ, 25 с.

Бидашко Ф.Г., Парфенов А.В., Матюхин А.В. 2008. О некоторых птицах Западно-Казахстанской области//Казахст. орнитол. бюлл. 2007. Алматы: 25–28.

Блинова Т.К., Блинов В.Н. 1997. Птицы Южного Зауралья: Лесостепь и степь. Т. 1. Фаунистический обзор и охрана птиц. Новосибирск, 296 с.

Богданов М.Н. 1871. Птицы и звери черноземной полосы Поволжья и долины Средней и Нижней Волги//Труды Об-ва естествоисп. при Имп. Казанском университете, 1 (1). Казань, 226 с. **Богданов М.Н.** 1879. Птицы Кавказа//Тр. Об-ва естествоисп. при Казанском ун-те, 8 (4): 1–188.

Бородин Л.П. 1967. Дополнение к фауне Мордовского заповедника по материалам И.Д. Щербакова//Труды Мордовского заповедника, 4. Саранск: 58–71.

Брагин Е.А., Брагин А.Е. 2009. Многолетний мониторинг популяции балобана в Наурзумском заповеднике и на сопредельных территориях//Экология, эволюция и систематика животных. Рязань: 189–190.

Бриних В.А., Ткаченко Е.Э., Кирилюк В.Е., Горошко О.А., Сараява Л.И., Кирилюк О.К., Васильченко А.А., Васильченко З.А., Сыроечковский Е.Е. 1999. Даурский заповедник//Заповедники Сибири, 1. М.: 210–220.

Букреев С.А., Джамирзоев Г.С., Исмаилов Х.Н. 2007. Интересные орнитологические находки в Дагестане в 2006–2007 гг.//Стрепет, 5 (1–2): 19–29.

Валюх В.Н. 1996. Размещение и состояние численности некоторых редких и малоизученных видов птиц на территории Красноярского края// Фауна и экология животных Средней Сибири. Красноярск: 40–47.

Волчанецкий И.Б. 1959. Очерк орнитофауны Восточного Предкавказья// Уч. зап. Харьковского ун-та, 106. Тр. НИИ Биологии и Биологического факультета, 28: 7–38. **Волчанецкий И.Б., Яльцев Н.П.** 1934. К орнитофауне Приерусланской степи АССР НП//Ученые записки Саратовского ун-та, 2 (1). Саратов: 63–94.

Воронцов Е.М. 1967. Птицы Горьковской области. Горький, 167 с.

Галушин В.М., Костин А.Б., Мосейкин В.Н., Генерозов А.В., Мареев И.Л., Рейф В.Э. 1996. Редкие хищные птицы Саратовского Предволжья//Краеведческие исследования в регионах России, Ч. I. Зоология. Орел: 93–94.

Голованова Э.Н. 1985. Мир птиц. Л.: 94–124.

Гомбобаатар С., Сумъяа Д., Потапов Е., Мунхзаяа Б., Одохуу Б. 2007. Биология размножения сокола балобана в Монголии//Пернатые хищники и их охрана, 9: 17–26.

Горошко О.А., Щекин Б.В., Пузанский В.Н. 2000. Балобан *Falco cherrug* Gray, 1834//Красная книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа. Животные. Чита: 74–75. **Горошко О.А.** 2011. Гибель птиц на ЛЭП в Даурской степи (Юго-Восточное Забайкалье), Россия//Пернатые хищники и их охрана, 21: 84–99.

Горшков Ю.А., Аюпов А.С., Попов А.В., Егоров Ю.Е., Прохоров Е.В., Ивлев В.Г. 1983. К распространению и биологии некоторых редких хищных птиц по Татарии// Охрана хищных птиц. Мат-лы 1-го совещания по экологии и охране хищных птиц. М.: 114–115.

Григорьев Н.Д., Попов В.Л., Попов Ю.К. 1977. Отряд соколообразные// Птицы Волжско-Камского края. Неворобьиные. М.: 76–116.

Губин С.В., Вилков В.С. 2008. Результаты инвентаризации орнитофауны Северо-Казахстанской области//Казахст. орнитол. бюлл. 2007. Алматы: 174–176. **Губин С.В., Вилков В.С., Зубань И.А., Красников А.В., Гайдин С.В.** 2009. Встречи хищных птиц в Северо-Казахстанской области//Казахст. орнитол. бюлл. 2008. Алматы: 238–240.

Гусев В.М., Штегман Б.К. 1959. Первые данные о гнездовании индийского балобана в пределах СССР//Доклады АН СССР, 126 (2): 432–434.

Давыгора А.В. 1998. Балобан//Красная книга Оренбургской области. Оренбург: 47–48.

Дементьев Г.П. 1951. Отряд хищные птицы//Птицы Советского Союза, 1. М.: 70–341.

Денисов И.А. 1995. Находки гнезд балобана на юге Чимкентской области//Selevinia, 1: 75

Джамирзоев Г.С., Хохлов А.Н., Ильях М.П. 2000. Редкие и исчезающие птицы Дагестана и их охрана. Ставрополь, 146 с.

Динник Н.Я. 1886. Орнитологические наблюдения на Кавказе//Тр. С.-Петербургского об-ва естествоисп., 17 (1): 260–378.

Друп А.И., Хохлов А.Н., Ильях М.П., Тельпов В.А., Друп В.Д. 2008. Проблема незаконного содержания хищных птиц в Ставропольском крае// Изучение и охрана хищных птиц Сев. Евразии: Мат-лы 5-й Международн. конф. по хищн. птицам Сев. Евразии. Иваново: 40–42.

Житков Б.М., Бутурлин С.А. 1906. Материалы для орнитофауны Симбирской губернии//Записки Русского географического общества по общей географии, 41 (2). СПб., 275 с.

Завьялов Е.В., Рубан О.А. 2001. Распространение и особенности экологии балобана на юге Низкой Сыртовой равнины//Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии (IX Орнитологическая конференция). Казань: 242–243.

Зарудный Н.А. 1888. Орнитологическая фауна Оренбургского края//Зап. Импер. Акад. Наук, 57 (1). СПб.: 1–338.

Ивановский В.В., Белик В.П. 1991. Балобан в Ростовской области//Соврем. сведения по составу, распространению и экологии птиц Сев. Кавказа. Ставрополь: 82–83.

Ильичев В.Д., Фомин В.Е. 1988. Орнитофауна и изменение среды. М., 248 с.

Ирисов Э.А., Стахеев В.А. 1976. Орнитогеографический очерк Курайской межгорной котловины (Алтай)// География природно-очаговых болезней Алтайского края. Л.: 59–63. **Ирисов Э.А., Ирисова Н.Л.** 1982. Встречи некоторых птиц, внесенных в Красную книгу СССР, на территории Алтайского края//Исчезающие и редкие растения и животные Алтайского края и проблемы их охраны: Тез. докл. к конф. Барнаул: 45–47.

Ирисова Н.Л., Ирисов Э.А., Пятков К.М., Лукьянов Ю.П. 1988. О распространении на Алтае некоторых птиц, внесенных в Красную книгу РСФСР//Редкие наземные позвоночные Сибири. Новосибирск: 94–97. **Ирисова Н.Л., Ирисов Э.А.** 1990. Балобан на Алтае//Итоги изучения редких животных (Материалы к Красной Книге). М.: 65–74.

Итоги круглого стола по балобану на конференции «Сохранение степных и полупустынных экосистем Евразии» 13 марта 2013 г./2013. Пернатые хищники и их охрана, 26: 11–13.

Карамзин А.Н. 1901. Птицы Бугурусланского уезда и сопредельных с ним частей Бугульминского и Бузулукского уездов Самарской губернии и Белебеевского уезда Уфимской губернии//Мат-лы к познанию фауны и флоры Российской империи. Отд. Зоологии, 5. М.: 203–394.

Карпов Ф.Ф., Левин А.С. 2006. Результаты поездки в Казахский мелкосопочник в 2005 г./Казахст. орнитол. бюлл. 2005. Алматы: 54–56.

Карякин И.В. 1998. Пернатые хищники Уральского региона. Соколообразные (Falconiformes), Совообразные (Strigiformes). Пермь, 483 с. **Карякин И.В.** 2003. Балобан в Алтае-Саянском регионе – итоги 2003 года//

Степной бюллетень, 14: 34–35. <<http://ecoclub.nsu.ru/books/Step-14/07.htm>>

Карякин И.В. 2004а. Балобан в Волго-Уральском регионе и на прилегающих территориях//Степной бюллетень, 5: 32–39. **Карякин И.В.** 2004б. Балобан на плато Устюрт: краткие результаты экспедиции 2003 г.//Степной бюллетень, 5: 40–41. **Карякин И.В.** 2005. Сапсан в Волго-Уральском регионе, Россия//Пернатые хищники и их охрана, 1: 43–56. **Карякин И.В.** 2008. Балобан в России//Пернатые хищники и их охрана, 12: 28–47. **Карякин И.В.** 2010. Методические рекомендации по организации мониторинга сокола-балобана в Алтае-Саянском экорегионе. Красноярск, 122 с. **Карякин И.В.** 2011. Популяционно-подвидовая структура ареала балобана//Пернатые хищники и их охрана, 21: 116–171. **Карякин И.В.** 2012. Пернатые хищники в электросетевой среде Северной Евразии: каковы перспективы выживания?//Пернатые хищники и их охрана, 24: 69–85. **Карякин И.В., Барабашин Т.О.** 2005. Черные дыры в популяциях хищных птиц (гибель хищных птиц на ЛЭП в Западной Бетпак-Дале), Казахстан//Пернатые хищники и их охрана, 4: 29–32. **Карякин И.В., Барабашин Т.О.** 2006. Хищные птицы и совы Улугтау//Пернатые хищники и их охрана, 5: 37–49. **Карякин И.В., Николенко Э.Г.** 2006. Результаты проекта по восстановлению мест гнездования хищных птиц в Тувинской котловине, Республика Тыва, Россия//Пернатые хищники и их охрана, 7: 15–20. **Карякин И.В., Николенко Э.Г.** 2011а. Результаты проекта по восстановлению мест гнездования хищных птиц в Республике Тыва, Россия//Пернатые хищники и их охрана, 21: 14–83. **Карякин И.В., Николенко Э.Г.** 2011б. Охрана балобана в Алтае-Саянском экорегионе: что сделано и что требуется?//Пернатые хищники и их охрана, 22: 22–59. **Карякин И.В., Николенко Э.Г.** 2011в. Результаты мониторинга популяции балобана в Алтае-Саянском регионе в 2011 году, Россия//Пернатые хищники и их охрана, 23: 152–167. **Карякин И.В., Николенко Э.Г.** 2013. Балобан в Северной Евразии – прошлое, настоящее, а есть ли будущее? Презентация доклада на Международной научно-практической конференции «Сохранение степных и полупустынных экосистем Евразии». Алматы (Казахстан) 13–14 марта 2013 г.//Российская сеть изучения и охраны пернатых хищников. <<http://rncn.ru/ru/archives/19174>> **Карякин И.В., Новикова Л.М.** 2006. Степной орел и инфраструктура ЛЭП в Западном Казахстане. Есть ли перспектива сосуществования?//Пернатые хищники и их охрана, 6: 48–57. **Карякин И.В., Пфеффер Р.** 2009. К вопросу о подвидовой принадлежности и научном названии балобанов, населяющих северо-запад Средней Азии//Пернатые хищники и их охрана, 17: 89–92. **Карякин И.В., Корольков М.А., Мошкин А.В., Орленко А.А., Паженков А.С.** 2001. Балобан в Волго-Уральском регионе – результаты последних исследований//Степной Бюллетень, 9: 49–50. **Карякин И.В., Бакка С.В., Грабовский М.А., Мошкин А.В., Рыбенко А.В., Смелянский И.Э.** 2005а. Результаты обследования потенциальных КОТР в Сибири в 2004 г.//Инвентаризация, мониторинг и охрана ключевых орнитологических территорий России, 5/ Отв. ред. С.А. Букреев. М.: 67–71. **Карякин И.В., Бакка С.В., Грабовский М.А., Коновалов Л.И.,**

Мошкин А.В., Паженков А.С. Смелянский И.Э., Рыбенко А.В. 2005б. Балобан (*Falco cherrug*) в России//Инвентаризация, мониторинг и охрана ключевых орнитологических территорий России, 5. М.: 48–66. **Карякин И.В., Барабашин Т.О., Мошкин А.В.** 2005в. Балобан в Приаралье//Пернатые хищники и их охрана, 4: 44–49. **Карякин И.В., Барабашин Т.О., Левин А.С., Карпов Ф.Ф.** 2005г. Результаты исследований 2005 г. в степных борах на северо-востоке Казахстана//Пернатые хищники и их охрана, 4: 34–43. **Карякин И.В., Левин А.С., Новикова Л.М., Паженков А.С.** 2005д. Балобан в Западном Казахстане: результаты исследований 2003–2004 гг.//Пернатые хищники и их охрана, 2: 42–55. **Карякин И.В., Николенко Э.Г., Потапов Е.Р., Фокс Н.** 2005е. Предварительные результаты проекта по изучению миграции балобана в России//Пернатые хищники и их охрана, 2: 56–59. **Карякин И.В., Николенко Э.Г., Барашкова А.Н.** 2006. Крупные пернатые хищники степных котловин Байкальского региона, Россия//Пернатые хищники и их охрана, 7: 21–45. **Карякин И.В., Паженков А.С., Коваленко А.В., Коржев Д.А., Новикова Л.М.** 2007. Крупные пернатые хищники Мугоджар, Казахстан//Пернатые хищники и их охрана, 8: 53–65. **Карякин И.В., Коваленко А.В., Барабашин Т.О., Корепов М.В.** 2008. Крупные хищные птицы бассейна Сарысу//Пернатые хищники и их охрана, 13: 48–87. **Карякин И.В., Николенко Э.Г., Важов С.В., Бекмансуров Р.Х.** 2009. Гибель пернатых хищников на ЛЭП на Алтае: результаты исследований 2009 года, Россия//Пернатые хищники и их охрана, 16: 45–64. **Карякин И.В., Левин А.С., Коваленко А.В.** 2010. Балобан в горах Каратау, Казахстан//Пернатые хищники и их охрана, 19: 152–163. **Карякин И.В., Николенко Э.Г., Барашкова А.Н.** 2011. Балобан в Даурии, Россия//Пернатые хищники и их охрана, 23: 168–181. **Карякин И.В., Коваленко А.В., Левин А.С., Мошкин А.В., Барашкова А.Н., Николенко Э.Г.** 2012. Ревизия статуса балобана в России и Казахстане – результаты удручают//Степной бюллетень, 36: 49–51.

Кельберг Г.В., Прокопьев В.Н. 1988. Балобан *Falco cherrug milvipes* Jerdon, 1871//Красная книга редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных и растений Бурятской АССР. Улан-Удэ: 101–103.

Ким Т.А. 1988. Редкие и исчезающие птицы Саян, Присяянья и их охрана//Редкие наземные позвоночные Сибири. Новосибирск: 113–119.

Кириков С.В. 1952. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М., 410 с.

Ключевые орнитологические территории России. 2006. Т. 2. Ключевые орнитологические территории международного значения в Западной Сибири. М., 334 с.

Коваленко А.В. 2005. Орнитологические наблюдения в районе космодрома Байконур//Казахст. орнитол. бюлл. 2004. Алматы: 45–49.

Коваленко А.В. 2006. Орнитологические исследования в долине нижней Сырдарьи и некоторых прилегающих территориях в 2005 г.//Казахст. орнитол. бюлл. 2005. Алматы: 59–69.

Ковач А., Уиллиамс Н.П., Гэлбрэйт К.А. 2014. Международный План Действий по балобану *Falco cherrug* (Saker GAP), включая систему менеджмента и мониторинга для сохранения вида. МоВ по Хищным Птицам Технический Документ Номер 2. КМВ Техническая Серия Номер 31. Координационный Центр//КМВ Хищные Птицы МоВ. Абу-Даби, 160 с.

Ковшарь А.Ф., Хроков В.В. 1993. К фауне птиц Павлодарского Заиртышья//Фауна и биология птиц Казахстана. Алматы: 133–144.

Ковшарь А.Ф., Левин А.С., Белялов О.В. 2004. Птицы пустыни Бетпак-Дала//Труды Института зоологии, 48. Орнитология. Алматы: 85–126.

Ковшарь В.А. 2009а. Орнитологические наблюдения на Тенгиз-Кургальджинской проектной территории в 2008 г.// Казахст. орнитол. бюлл. 2008. Алматы: 63–67.

Козлова Е.В. 1975. Птицы зональных степей и пустынь Центральной Азии. Л., 252 с.

Колбинцев В.Г. 2002. Балобан *Falco cherrug*//Казахст. орнитол. бюлл. 2002. Алматы: 69. **Колбинцев В.Г.** 2004. Современное состояние популяции редких гнездящихся видов сов и хищных птиц в Малом Каратау//Казахст. орнитол. бюлл. 2003. Алматы: 214–219.

Комаров Ю.Е. 2006. Новые встречи редких видов птиц в Северной Осетии-Алании//Орнитологические исследования в Северной Евразии. Тез. XII Международной орнитол. конфер. Ставрополь: 268–269. **Комаров Ю.Е., Аль-Шамери М.А.** 2005. О гнездовании балобана (*Falco cherrug* Gray, 1834) в Северной Осетии//Горные экосистемы и их компоненты. Труды Международ. конф., 1. Нальчик: 179.

Корелов М.Н. 1962. Отряд Хищные птицы//Птицы Казахстана, 2. Алма-Ата: 488–707.

Котс А.Ф. 1948. Русский кречет в свете дарвинизма//Охрана Природы, 6: 66–79.

Кошкин А.В. 2004. Орнитологические наблюдения в Кургальджинском заповеднике в 2003 г.//Казахст. орнитол. бюлл. 2003. Алматы: 54–56.

Кошкин А.В. 2006. Орнитологические наблюдения на территории Тенгизского региона в 2005 г.//Казахст. орнитол. бюлл. 2005. Алматы: 35–38. **Кошкин А.В.** 2007а. Орнитологические наблюдения в Тенгизском регионе в 2006 г.//Казахст. орнитол. бюлл. 2006. Алматы: 41–44. **Кошкин А.В.** 2007б. Орнитологические наблюдения в Кургальджинском заповеднике в 2004 г.//Казахст. орнитол. бюлл. 2006. Алматы: 262–265.

Красная книга СССР, 1. 1984. М., 391 с.

Красная книга Алтайского края. 1998. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Барнаул, 238 с.

Курдюков А.Б. 2002. Первая гнездовая находка балобана *Falco cherrug* на крайнем юго-западе Усурийского края// Рус. орнитол. журнал, 192: 711–716.

Кустов Ю.И. 1980. Экология балобана в Минусинской котловине// Гнездовая жизнь птиц. Пермь: 77–80. **Кустов Ю.И.** 1981. Значимость и перспективы развития популяции хищных птиц в Минусинской котловине//

Природоохранные аспекты освоения ресурсов Минусинской котловины. Иркутск: 61–70. **Кустов Ю.И.** 1982. Хищные птицы Минусинской котловины// Миграции и экология птиц Сибири. Новосибирск: 49–59.

Кучин А.П. 1976. Птицы Алтая//Барнаул, 232 с. **Кучин А.П., Кучина Н.А.** 1995. Новые материалы по распространению, численности и экологии редких птиц Горного Алтая. Горно-Алтайск: 40–43.

Ларионов В.Ф. 1926. Перечень птиц Тюменского округа//Изв. Томского университета, 77 (2): 185–197.

Левин А.С. 2001. Трагедия балобана в Казахстане//Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы Международной конференции (XI Орнитологическая конференция). Казань: 374–376. **Левин А.С.** 2005. Учет численности хищных птиц в Бетпак-Дале и Казахском мелкосопочнике//Казахст. орнитол. бюлл. 2004. Алматы: 35–38. **Левин А.С.** 2008а. Проблемы охраны балобана в Казахстане//Пернатые хищники и их охрана, 12: 48–55. **Левин А.С.** 2008б. Балобан в Казахстане: современное состояние популяций//Selevinia: 211–222. **Левин А.С.** 2008в. Балобан на востоке Казахстана//Пернатые хищники и их охрана, 14: 85–95. **Левин А.С.** 2011. Нелегальная торговля и снижение численности балобана в Казахстане//Пернатые хищники и их охрана, 23: 64–73. **Левин А., Карпов Ф.** 2005. О гнездовании балобана в Центральном Казахстане//Пернатые хищники и их охрана, 4: 52–57. **Левин А., Шмыгалев С., Диксон А., Кунка Т.** 2007. Балобан в борах северо-восточного Казахстана//Пернатые хищники и их охрана, 8: 48–52. **Левин А.С., Коваленко А.В., Карякин И.В.** 2010. Динамика численности балобана на юго-востоке Казахстана//Пернатые хищники и их охрана, 18: 167–174.

Ливанов С.Г., Торопов К.В., Никитин В.Г., Кострова Е.Б. 1990. О птицах Центрального Алтая, внесенных в Красную книгу РСФСР//Зоол. проблемы Алтайского края: Тез. докл. Барнаул: 25–27.

Лихачев Г.Н. 1957. Очерк гнездования крупных дневных хищных птиц в широколиственном лесу//Тр. 2-й Прибалтийской орнитол. конф. М.: 311–331.

Лоскот В.М. 1986. Материалы по птицам окрестностей Ташанты (Юго-Восточный Алтай)//Распространение и биология птиц Алтая и Дальнего Востока. Л.: 44–73.

Лукиянов А.М. 1999. Хищные птицы на юге лесостепи в северной части Нижнего Поволжья//Мат-лы 3-й конференции по хищным птицам, Ч. 2. Ставрополь: 96–97.

Малешин Н.А. 1987. Новые данные о редких птицах в Алтайском заповеднике и на прилегающих территориях// Исчез., редкие и слабо изуч. растения и животные Алтайского края и проблемы их охраны. Барнаул: 87–88.

Малков В.Н. 1987. О биологии некоторых соколообразных Алтая//Исчез., редкие и слабо изуч. растения и животные Алтайского края и проблемы их охраны. Барнаул: 92–94.

Малков Н.П. 1979. Заметки о редких птицах Центрального и пограничных частей Юго-Восточного Алтая// Биологические ресурсы Алтайского края и

пути их рационального использования: Тез. докл. к конф. Барнаул: 143–145. **Малков Н.П., Малков Ю.П.** 1980. Комплексы населения позвоночных животных в экосистемах района будущего затопления Еландинским вдхр. на Катунь//Природные ресурсы Горного Алтая и их хоз. использ. Барнаул: 33–46.

Мацына А.И., Мацына Е.Л., Пестов М.В., Иваненко А.М., Корольков М.А. 2011. Новые данные о гибели птиц на линиях электропередачи 6–10 кВ в Калмыкии, Россия//Пернатые хищники и их охрана, 21: 100–105.

Милобог Ю.В., Ветров В.В., Стригунов В.И., Белик В.П. 2010. Балобан (*Falco cherrug* Gray) в Украине и на сопредельных территориях//Бранта: Сб. научных трудов Азово-Черноморской орнитол. станции, 13: 135–159.

Мосейкин В.Н. 1991. Редкие гнездящиеся виды хищных птиц Волго-Уральского междуречья//Мат-лы 10-й Всес. орнитол. конф., 2 (2). Минск: 93–94.

Мошкин А.В. 2009. Первая находка балобана на гнездовании в Тюменской области, Россия//Пернатые хищники и их охрана, 15: 126–127. **Мошкин А.В.** 2010. Обосновано ли научно снижение природоохранного статуса балобана?//Пернатые хищники и их охрана, 19: 37–74.

Николенко Э.Г. 2007. Результаты проекта по изучению нелегального соколиного бизнеса в Алтае-Саянском регионе в 2000–2006 гг.//Пернатые хищники и их охрана, 8: 22–41. **Николенко Э.Г., Карякин И.В.** 2007. Соколиный бизнес на рубеже веков: мифы и факты//Пернатые хищники и их охрана, 8: 12–21.

Образцов Б.В. 1951. Очерк фауны наземных позвоночных Теллермановского опытного лесничества (Борисоглебский лесной массив)//Труды Ин-та леса АН СССР, 7: 180–198.

Огнев С.И., Воробьев К.А. 1923. Фауна позвоночных Воронежской губернии. М., 255 с.

Орлова Е.А., Ильяшенко В.Ю. 1978. Материалы по питанию некоторых дневных хищных птиц и сов Юго-Восточного Алтая//Систематика и биология редких и малоизученных птиц. Л.: 94–100.

Павлов Е.И. 1959. Записки натуралиста (из наблюдений за сезонными наблюдениями природы в Читинской области). Чита: 5–9.

Паженков А.С., Коржев Д.А. 2006. Хищные птицы и совы плато Шагырай, Казахстан//Пернатые хищники и их охрана, 7: 56–61. **Паженков А.С., Коржев Д.А., Хохлова Н.А.** 2005. Новые сведения о крупных хищных птицах Мугоджар, Казахстан//Пернатые хищники и их охрана, 4: 58–60.

Пестов М.В., Сараев Ф.А. 2009. Находки гнезд некоторых пернатых хищников на меловом плато Аккергешин, Атырауская область, Казахстан//Пернатые хищники и их охрана, 15: 132–133.

Петров В.Ю. 1995. Материалы анкет по распространению редких наземных позвоночных Алтайского края//Особо охраняемые территории Алтайского края, тактика сохранения видового разнообразия и генофонда. Барнаул: 45–47. **Петров В.Ю., Ирисов Э.А.** 1995. Некоторые данные о

нахождения редких видов птиц в заказниках Алтайского края//Особо охраняемые территории Алтайского края, тактика сохранения видового разнообразия и генофонда: Барнаул: 42–45. **Петров В.Ю., Кисельман Е.Я., Ирисов Э.А., Чупин И.И.** 1992. Из наблюдений за птицами, внесенными в Красную книгу РСФСР, в Алтайском крае//Состояние и пути сбережения генофонда диких растений и животных в Алтайском крае. Барнаул: 46–47.

Пешков Б.И. 1957. Данные по численности и питанию пернатых хищников Юго-Восточном Забайкалье//Изв. Иркутского НИИ ПЧИ Сибири и Дальнего Востока, XVI. Иркутск, 262 с.

Плотников В.Н. 1992. Встречи редких соколообразных в окрестностях г. Барнаула//Состояние и пути сбережения генофонда диких растений и животных в Алтайском крае. Барнаул: 47–48.

Полушкин Д.М. 1988. Состояние популяций редких видов птиц в заповеднике «Столбы» и на смежных территориях//Редкие наземные позвоночные Сибири. Новосибирск: 170–176.

Приклонский С.Г. 1977. Численность редких дневных хищных птиц в Окском заповеднике//Тез. докл. 7-ой Всесоюз. орнитол. конференции. Ч. 2. Киев: 239–240.

Прокофьев С.М. 1987. Орнитофауна Минусинской котловины и ее изменения за 80 лет//Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: 151–172. **Прокофьев С.М.** 1993. Природа Хакасии. Абакан, 205 с.

Пузанов И.И., Козлов В.И., Кипарисов Г.П. 1955. Животный мир Горьковской области. Горький, 432 с.

Пфеффер Р.Г. 1983. О гнездовании балобана в Бетпак-Дале//Охрана хищных птиц. М.: 153–154. **Пфеффер Р.Г.** 2009. К вопросу о географической изменчивости балобанов//Пернатые хищники и их охрана, 16: 68–95.

Пфеффер Р.Г., Карякин И.В. 2010. Чинковский балобан – самостоятельный подвид, населяющий северо-запад Средней Азии//Пернатые хищники и их охрана, 19:164–185. **Пфеффер Р.Г., Карякин И.В.** 2011. Об изменении научного названия чинкового балобана//Пернатые хищники и их охрана, 23: 61–63.

Равкин Ю.С., Вартапетов Л.Г., Миловидов С.П., Адам А.М., Фомин Б.Н., Юкин В.А., Покровская И.В., Блинов В.Н., Ананин А.А., Торопов К.В., Блинова Т.К., Цыбулин С.М., Тертицкий Г.М., Бурский О.В., Ануфриев В.М., Соловьев С.А., Вахрушев А.А., Козленко А.Б., Вавилихин И.А., Жуков В.С. 1988. Оценка летней численности редких и исчезающих птиц Западно-Сибирской равнины//Ресурсы редких животных РСФСР, их охрана и воспроизводство (Материалы к Красной книге). М.: 46–50.

Русский М.Д. 1893. Материалы к изучению птиц Казанской губернии//Труды общества естествоиспытателей при Казанском государственном университете, 25 (6). Казань, 292 с. **Русский М.Д.** 1915. Краткий отчет о зоологической экскурсии в Томскую губернию в 1914 г.//Изв. Томск. ун-та, 63: 1–16.

Рябицев В.К., Тарасов В.В., Примак И.В., Поляков В.Е., Грехов Р.Г., Бологов И.О. 2002. К фауне птиц юга Курганской области//Мат-лы к

распростр. птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: 211–228.

Рябцев В.В. 1984. Состояние численности, размещение и фенология гнездового периода хищных птиц лесостепных районов Прибайкалья//Фауна и экология птиц Восточной Сибири. Иркутск: 90–97. **Рябцев В.В.** 1995. Состояние редких и малочисленных видов птиц в Приольхонье (Байкал)//Бюл. МОИП. Отд. биол., 100 (2): 40–45. **Рябцев В.В.** 1997. Балобан *Falco cherrug* в Прибайкалье//Рус. орнитол. журнал, 10. СПб.: 3–14. **Рябцев В.В.** 1998а. Балобан *Falco cherrug* в Прибайкалье//Современная орнитология. М.: 266–275. **Рябцев В.В.** 1998б. Состояние редких видов хищных птиц в Прибайкалье//Мат-лы 3-й конференции по хищным птицам Восточной Европы и Северной Азии (15–18 сентября 1998 г). Ч. 1. / Под ред.: В.М. Галушин, А.Н. Хохлов. Ставрополь: 105–106.

Сабанеев Л.П. 1874. Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губерниях. М., 204 с.

Сараев Ф.А. 2009. Наблюдения за птицами в Северо-Восточном Прикаспии весной 2008 г.//Казахст. орнитол. бюлл. 2008. Алматы: 19–24.

Скалон Н.В., Гагина Т.Н. 2004. Спасать ли краснощекого суслика в Кузнецкой степи?//Степной бюллетень, 15: 42–46.

Скляренко С. 2001. Продать, чтобы спасти//Охрана дикой природы, 3 (22): 25–27.

Словцов И.Я. 1892. Позвоночные Тюменского округа и их распространение в Тобольской губернии//Мат-лы к познанию фауны и флоры Рос. империи, 1. М.: 187–271.

Смелянский И.Э., Барашкова А.Н., Томиленко А.А., Березовиков Н.Н. 2006. Пернатые хищники предгорий Калбинского Алтая, Казахстан//Пернатые хищники и их охрана, 7: 46–55. **Смелянский И.Э., Барашкова А.Н., Томиленко А.А.** 2008. Некоторые находки пернатых хищников в степях Восточного Казахстана в 2007 г.//Пернатые хищники и их охрана, 12: 69–78.

Соколов Г.А., Петров С.Ю., Балагура Н.Н., Стахеев В.А., Завацкий Б.П. 1983. Характеристика фаунистического состава и экология некоторых фоновых видов млекопитающих и птиц//Саяно-Шушенский гос. запов. (Мат-лы по Проекту № 2 Сов. нац. программы МАБ). Красноярск: 30–54.

Сонин В.Д. 1968. О гнездовании балобана в Иркутской области//Орнитология, 9: 373–375.

Сорокин А.Г. 2009. Незаконный оборот соколообразных в Российской Федерации: причины, тенденции, пути решения//Актуальные вопросы в области охраны природной среды (информ. сб. ФГУ «ВНИИПрирода»). М.: 154–163.

Стариков С.В. 2005. Поздневесенние наблюдения птиц в пойме р. Бухтарма в 2004 г.//Казахст. орнитол. бюлл. 2004. Алматы: 95–98. **Стариков С.В.** 2006. Орнитологические исследования в Бухтарминской долине и на прилегающих хребтах казахстанского Алтая в 2005 г.//Казахст. орнитол. бюлл. 2005. Алматы: 111–137.

Стахеев В.А., Ирисова Н.Л., Ирисов Э.А., Баскаков В.В. 1982. Характер пребывания и размещение птиц, внесенных в Красную книгу СССР//Исчезающие и редкие растения и животные Алтайского края и проблемы их охраны: Барнаул: 30–33. **Стахеев В.А., Ирисова Н.Л., Полушкин Д.М.** 1985. Хищные птицы и совы заповедников Алтая и Саяна// Хищные птицы и совы в заповедниках РСФСР. М.: 30–45. **Стахеев В.А., Сонникова А.Е., Завацкий Б.П., Житлухина Т.И., Рассолов А.Г., Куваев В.Б., Сыроечковский Е.Е., Штильмарк Ф.Р.** 1999. Саяно-Шушенский заповедник// Заповедники Сибири, 1. М.: 116–127.

Степанян Л.С. 1990. Конспект орнитологической фауны СССР. М., 727 с.

Сухчудуун Г. 2008. Природоохранный статус и трансграничный оборот балобана в Монголии//Пернатые хищники и их охрана, 12: 56–58.

Сушкин П.П. 1897. Птицы Уфимской губернии//Мат-лы к познанию фауны и флоры России. Отд. зоол., 4. М., 331 с. **Сушкин П.П.** 1914. Птицы Минусинского края, Западного Саяна и Урянхайской земли. М., 551 с.

Сушкин П.П. 1938. Птицы Советского Алтая и прилежащих частей Северо-Западной Монголии, 1–2. М.–Л., 754 с.

Тер-Вартанов В.Н., Гусев В.М., Бакеев Н.Н., Лабунец Н.Ф., Гусева А.А., Резник П.А. 1954. К вопросу о переносе птицами эктопаразитов млекопитающих//Зоол. журнал, 33 (5): 111–125.

Тимофеев В.В. 1958. Наши хищные птицы. Иркутск, 93 с.

Толчин В.А. 1971. Новые данные о распространении птиц в Приангарье// Изв. Вост.-Сиб. отделения Географ. Об-ва СССР, 68: 137–139.

Туров С.С., Красовский Д.Б. 1933. Очерк фауны Присулакского оленьего заповедника//Зоол. журнал, 12 (4): 35–56.

Ушаков В.А., Ушакова М.М. 1980. Материалы по фенологии балобана Татарской АССР//Сезонная ритмика редких и исчезающих видов растений и животных. М.: 134–136.

Федоткин Д.В., Сорокин А.Г. 2006. Краткий отчет по докладом, представленным на совещании рабочей группы СИТЕС по мерам принуждения в области торговли соколами. 21–23 ноября 2005 г., Абу-Даби, ОАЭ//Пернатые хищники и их охрана, 5: 12–15.

Фефелов И.В. 1998. Хищные птицы низовий р. Ока (Иркутская область)// Мат-лы 3-й конференции по хищным птицам Восточной Европы и Северной Азии (15–18 сентября 1998 г). Ч. 1. Ставрополь: 118–119.

Фокс Н., Бартон Н., Потапов Е. 2003. Охрана сокола-балобана и соколиная охота//Степной бюллетень, 14: 28–33.

Фолитарек С.С., Дементьев Г.П. 1938. Птицы Алтайского государственного заповедника// Тр. Алтайского гос. запов., 1: 7–91.

Хахлов В.А. 1937. Кузнецкая Степь и Салаир (Птицы)//Ученые зап. Пермского пединститута. Ч. 1–2. Пермь: 243с.

Хохлов А.Н. 1995. Современное состояние фауны соколообразных птиц Ставропольского края и Карачаево-Черкесии//Хищные птицы и совы Северного Кавказа. Ставрополь: 25–94.

Цыбулин С.М. 1999. Птицы Северного Алтая. Новосибирск, 519 с.

Чернобай В.Ф. 1992. Редкие и исчезающие позвоночные животные// Красная книга: редкие и охраняемые растения и животные Волгоградской области. Волгоград: 90–106. **Чернобай В.Ф.** 2004а. Балобан *Falco cherrug* J.E. Gray, 1834// Красная книга Волгоградской области. Т. 1. Животные. Волгоград: 119. **Чернобай В.Ф.** 2004б. Птицы Волгоградской области. Волгоград, 287 с. **Чернобай В.Ф., Никитина Н.В.** 1990. Птицы Щербаковской излучины// Фауна и экология позвоночных животных в антропогенных условиях. Волгоград: 58–74.

Чибилев А.А., Паршина В.П., Мусихин Г.Д., Рябинина З.Н., Самигуллин Г.М., Немков В.А., Класен Д.В., Павлейчик В.М., Сергеев А.Д. 1996. Степной заповедник «Оренбургский»: Физико-географическая и экологическая характеристика. Екатеринбург, 167 с.

Чупин И.И., Ирисова Н.Л. 1996. Балобан// Красная Книга Республики Алтай. Животные. Новосибирск: 146–148.

Шепель А.И. 1992. Хищные птицы и совы Пермского Прикамья. Иркутск, 296 с.

Щекин Б.В. 1965. К биологии монгольского балобана в Забайкальской лесостепи// Орнитология, 7. М.: 497–498. **Щекин Б.В.** 2007. Птицы Даурии. Чита, 504 с.

Щербаков Б.В. 2008. Заметки о встречах хищных птиц на востоке Казахстана// Казахст. орнитол. бюлл. 2007. Алматы: 172.

Эверсман Э. 1866. Естественная история птиц Оренбургского края. Казань, 621 с.

Юдин К.А. 1952. Наблюдения над распространением и биологией птиц Красноярского края// Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 9 (1): 1029–1060.

Янушевич А.И. 1952. Фауна позвоночных Тувинской области. Новосибирск, 142 с.

Amartuvshin P., Gombobaatar S., Richard H. 2010. The assessment of high risk utility lines and conservation of globally threatened pole-nesting steppe raptors in Mongolia// Asian Raptors: Science and Conservation for Present and Future. The proceedings of the 6th International Conference on Asian Raptors, 23–27 June, 2010, Ulaanbaatar, Mongolia. Ulaanbaatar: 58.

Bagyura J., Fidloczky J., Szitta T., Prommer M., Tihanyi G., Zalai T., Balazs I., Vaczi M., Vizslo L., Klebert A., Haraszthy L., Toth I., Torok H.A., Demeter I., Serfőző J., Pigniczki Cs., Kazi R., Erdelyi K. 2010. Annual Report of the Saker Falcon Conservation Working Group// Heliaca: 22–29. (in Hungarian, English summary)

Barton N.W.H. Trapping estimates for Saker and Peregrine Falcons used for falconry in the United Arab Emirates// J. Raptor Research. 2000. 34 (1): 53–55.

Bevanger K. 1998. Biological and Conservation Aspects of Bird Mortality Caused by Electricity Power Lines: a Review// Biological Conservation, 86: 67–76.

Bragin E.A. 2001. Recent status and studies of the Saker Falcon in the northern Kazakhstan// Saker Falcon in Mongolia: research and conservation (Proceedings of

II International Conference on Saker Falcon and Houbara Bustard, Ulaanbaatar, Mongolia, 1–4 July 2000/ E. Potapov, S. Banzragch, N. Fox & N. Barton, eds. Ulaanbaatar: 110–115.

Chavko J. 2010. Trend and conservation of saker falcon (*Falco cherrug*) population in western Slovakia between 1976 and 2010//Slovak Raptor Journal, 4: 1–22.

CITES. 2006. Review of Significant Trade. Trade in *Falco cherrug*. Notification to the Parties, 2006/061. Geneva. <<http://www.cites.org/eng/notif/2006/E061.pdf>>

CITES. 2009. Implementation of Resolution Conf. 12.8 (Rev. CoP13) on Review of Significant Trade in specimens of Appendix-II species. Notification of the Standing Committee. Geneva, 4 p. <<http://www.cites.org/eng/notif/2009/E032.pdf>>

Dixon A., Batbayar N. 2010. Artificial nests for Saker Falcon I: their roles in CITES trade and conservation in Mongolia// *Falco*, 35: 4–6. **Dixon A., Batbayar N., Etheridge M., Gankhuyag P.-O., Gombobaatar S.** 2008. Development of the Artificial Nest Project in Mongolia//*Falco*, 32: 8–10. <http://www.wsec.org.mn/raptor/falco33_page4-10.pdf>

Dixon A., Ragyov D., Ayas Z., Deli M., Demerdzhiev D., Angelov I., Kmetova E., Nedyalkov N. 2009. Population status of breeding Saker Falcons (*Falco cherrug*) in Turkey//*Avian Biology Research*, 2 (4): 213–220. **Dixon N., Munkhjargal B., Shijirmaa D., Saruul A., Purev-Ochir G.** 2010. Artificial nests for Saker Falcon II: progress and plans//*Falco*, 35: 6–8.

Dixon A., Batbayar N., Purev-Ochir G., Fox N. 2011. Developing a Sustainable Harvest of Saker Falcons (*Falco cherrug*) for Falconry in Mongolia//*Gyrfalcons and Ptarmigan in a Changing World*/ R.T. Watson, T. Cade, M. Fuller, W.G. Hunt, and E. Potapov (Eds.). The Peregrine Fund, Boise, Idaho, USA: 363–372. <<http://peregrinefund.org/subsites/conference-gyr/proceedings/315-Dixon.pdf>>

Dixon A., Maming R., Gungaa A., Purev-Ochir G., Batbayar N. 2013. The problem of raptor electrocution in Asia: case studies from Mongolia and China// *Bird Conservation International DOI*. <<http://dx.doi.org/10.1017/S0959270913000300>>

Eastham C., Nicholls M.K., Fox N.C. 2002. Morphological variation of the Saker (*Falco cherrug*) and the implications for conservation//*Biodiversity and Conservation*, 11: 305–325.

ERWDA. 2003. The Status of the Saker Falcon (*Falco cherrug*) and Assessment of Trade//Review of Significant Trade in specimens of Appendix-II species (Resolution Conf. 12.8 and Decision 12.75). Environmental Research and Wildlife Development Agency. Abu Dhabi. <<http://www.cites.org/eng/com/ac/20/E20-08-1.pdf>>

Galtbalt B., Batbayar N. 2012. Saker Falcon research and conservation management in Mongolia. *Falco*, 40: 5–7.

Galushin V., Moseikin V. 1998. Declining Saker *Falco cherrug* range and population in European Russia//5th World Conference on Birds of Prey and Owls. Abstracts and Presentations. South Africa: 18–19.

Gombobaatar S., Sumiya D., Shagdarsuren O., Potapov E., Fox N.C. 2004. Saker Falcon (*Falco cherrug milvipes* Jerdon) mortality in central Mongolia and population threats//*Mongolian Journal of Biological Sciences*, 2: 13–22.

Haas D., Nipkow M. 2006. Caution: Electrocutation!//NABU Bundesverband. Bonn, Germany.

Harness R.E. 1997. Raptor electrocutions caused by rural electric distribution power lines. Ft. Collins: Colorado State University. M.S. thesis. 110 p. **Harness R., Gombobaatar S.** 2008. Raptor electrocutions in the Mongolia steppe//Winging It, 20 (6). 1: 4–6. **Harness R., Gombobaatar S., Yosef R.** 2008. Mongolia distribution power lines and raptor electrocutions//Institute of Electrical and Electronics Engineers, 52: 1–6.

Karyakin I., Kononov L., Moshkin A., Pazhenkov A., Smelyanskiy I., Rybenko A. 2004a. Saker Falcon (*Falco cherrug*) in Russia//Falco, 23: 3–9. **Karyakin I., Levin A., Novikova L., Pazhenkov A.** 2004b. Saker in the North-Western Kazakhstan: results of the 2003–2004 surveys//Falco, 24: 11–13.

Kleinschmidt O. 1901. Der Formenkreis *Hierofalco* und die Stellung des ungarischen Wurfalken in demselben//Aquila, 8: 1–48.

Kovács A., Galbraith C., Heredia B., Kenward R., Klaimi D., Meulenaer T.D., Morgan D., Schiffer K., Spina F., Williams N.P. 2013. A review of international policies & legislation in connection with the conservation, management and sustainable use of the Saker Falcon *Falco cherrug*. Saker Falcon Task Force Objective 4 Working Group Report//Compilation Report on WorkPlan Objectives 4–8, including a modelling framework for sustainable use of the Saker Falcon *Falco cherrug*/ Williams N.P., Galbraith C., Kovács A. (eds.). UNEP/CMS Raptors MoU Coordinating Unit, Saker Falcon Task Force, Abu Dhabi: 85–101.<<http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.401.2417&rep=rep1&type=pdf>>

Launay F.J. 2008. Case studies – Saker Falcon//NDF Workshop case studies WG6 CS5. Mexico. <http://www.conabio.gob.mx/institucion/cooperacion_internacional/TallerNDF/Links-Docmentos/WG-CS/WG6-Birds/WG6-CS5%20Falco/WG6-CS5-S.pdf>

Levin A.S. 2000. Problems of Saker Falcon conservation in Kazakhstan//Falco, 16: 8–9. **Levin A.S.** 2001. On the critical state of the Saker Falcon population in Kazakhstan//Saker Falcon in Mongolia: research and conservation (Proceedings of II International Conference on Saker Falcon and Houbara Bustard, Ulaanbaatar, Mongolia, 1–4 July 2000) / E. Potapov, S. Banzagch, N. Fox, N. Barton, eds. Ulaanbaatar: 64–79. **Levin A.** 2003. Sakers in Kazakhstan 2002//Falco, 21: 8–9. **Levin A.S., Dixon A.** 2008. Long-term monitoring of breeding Saker Falcons in Eastern Kazakhstan//Falco, 32: 11–14. **Levin A., Watson M., Macdonald H., Fox N.C.** 2000. The Saker Falcon *Falco cherrug* in Kazakhstan//Raptors at risk/ R.D. Chancellor, B.-U. Meyburg, eds. World Working Group on Birds of Prey and Owls, Hancock House, Surrey, British Columbia: 259–262.

Martens J., Bahr N. 2012. Dokumentation neuer Vogel-Taxa, 6//Bericht für 2010. Vogelwarte, 50: 177–196.

Muller M.G. H.H. 2013. The Late Sheikh Zayed Falcon Release Program (SZFR)//Saker Falcon Task Force – Stakeholders’ Action Planning Workshop. 10 September 2013. Abu Dhabi Falcon Hospital.

Nittinger F., Haring E., Pinsker W., Wink M., Gamauf A. 2005. Out of Africa? Phylogenetic relationships between *Falco biarmicus* and the other hierofalcons (Aves: Falconidae)//Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 43 (4): 321–331. **Nittinger F., Gamauf A., Pinsker W., Wink M., Haring E.** 2007. Phylogeography and population structure of the Saker Falcon (*Falco cherrug*) and the influence of hybridization: mitochondrial and microsatellite data//Molecular Ecology, 16: 1497–1517.

Olendorff R.R., Motroni R.S., Call M.W. 1980. Raptor management – the state of the art in 1980. U.S. Department of the Interior, Bureau of Land Management, Habitat Management Series for Endangered Species, Technical Note 345. 56 p.

Pfeffer R.G., Karyakin I.V. 2011. Der Tschink-Saker//Greifvögel und Falkneri: 134–154.

Potapov E., Sale R. 2005. The Gyrfalcon. T&A Poyser, A.C. Black and Yale University Press, 360 p. **Potapov E., Sumya D., Shagdarsuren O., Gombobataar S., Karyakin I., Fox N.** 2003. Saker farming in wild habitats: progress to date//Falco, 22: 5–7.

Prinsen H.A.M., Boere G.C., Pires N., Smallic J.J. 2011. (Compilers). Review of the conflict between migratory birds and electricity power grids in the African-Eurasian region. CMS Technical Series No. XX, AEW Technical Series No. XX. Bonn, Germany, 120 p. < http://www.unep-aewa.org/sites/default/files/document/stc_inf_7_9_electrocution_review_0.pdf>

Prommer M., Bagyura J., Chavko J., Uhrin M. 2012. Migratory movements of Central and Eastern European Saker Falcons (*Falco cherrug*) from juvenile dispersal to adulthood//Aquila, 119: 111–134. **Prommer M., Milobog Yu., Gavrilyuk M., Vetrov V.** 2014. Juvenile dispersal of Saker Falcons in Ukraine according satellite telemetry (Проммер М., Милобог Ю.В., Гаврилюк М.Н., Ветров В.В. Дисперсія молодих балобанов в Україні на основанні результатів спутникового слєження.)//Вісник Черкаського університету, 36 (329): 129–134.

Ragyov D., Ayas Z., Deli M., Dixon A. 2008. An assessment of the population status of breeding Saker Falcons in Turkey//Proceedings of First Middle Eastern Biodiversity Congress, 20–23 October 2008, Aqaba, Jordan. [Poster presentation].

Ryabtsev V.V. 2001. Saker Falcon in the Baikal region//Saker Falcon in Mongolia: Research and Conservation. Proceedings of International Conference on Saker Falcon and Houbara Bustard, Ulaanbaatar, Mongolia, 1–4 July 2000. Ulaanbaatar: 58–63.

Vaurie C. 1961. Systematic Notes on Palearctic Birds. No. 45. Falconidae: The Genus *Falco* (Part 2)//American Museum Novitates, 2038. 24 p.

Watson M. 1997. Saker Falcon ecology and conservation in north-east Kazakhstan. Report Darrel Institute of Conservation and Ecology. 66 p.

Williams N.P., Galbraith C., Kovács A. (eds.) 2013. Compilation Report on WorkPlan Objectives 4–8, including a modelling framework for sustainable use of the Saker Falcon *Falco cherrug*. UNEP/CMS Raptors MoU Coordinating Unit, Saker Falcon Task Force, Abu Dhabi.

Zahler P., Lhagvasuren B., Reading R.P., Wingard J.R., Amglanbaatar S., Gombobaatar S., Barton N., Onon Y. 2004. Illegal and unsustainable wildlife hunting and trade in Mongolia//Mongolian Journal of Biological Sciences, 2 (2): 23–31.

Summary

I.V. Karyakin, A.S. Levin, A.V. Moshkin, E.G. Nikolenko. **Saker Falcon in Russia and Kazakhstan.**

The Saker Falcon (*Falco cherrug*) is one of the most endangered species of birds of prey in North Eurasia, the breeding range and the population number of which is dramatically decreased in the last three decades. Basing on both historical and modern data on distribution and abundance of the species in Russia and Kazakhstan, including the results obtained by authors for more than 20 years of surveys, reconstruction of population status in the middle of the XX century and the rates of the population decline are presented.

According to published data the population number in Russia in the 1970-s may be estimated at 9,000 pairs. By 2000, the European population of the Saker Falcon, which stretched up to the Urals, had been extinct. The last enclave of the species with population of no more than 3,000 pairs remains only in the Altai-Sayan region. The total number of the species in Russia in 2003 was estimated at 2,115–2,925 pairs, and the current assessment of the population (in 2014) is 1,628–2,197, averaging 1,869 breeding pairs. In Kazakhstan, up to the 1980-s in fact, there had no estimates of the Saker population. Reconstruction based on the published data allows to project 4,808–5,628 pairs breeding in Kazakhstan in 1990, while the population number in 2019 was estimated at 1,882–2,179 pairs, so, reducing the population by 61% for 20 years has been shown. Recent data show an even greater reduction both of population numbers and of the breeding range. Latest estimate of the number of Saker as about 1,000 pairs, is probably somewhat pessimistic, but still reflects the real extent of the disaster. It is hoped that up to 1,500 pairs of falcons breed in Kazakhstan now.

The main reason for the Saker population collapse, recorded in all parts of the range, is illegal trapping and smuggling for falconry, which is very popular in Arab countries. The second important factor influencing the many raptor species is electrocution on medium voltage power lines; unfortunately it is impossible to evaluate exactly share of this factor in the reduction of the species. Also these factors are recognized as main threats in the Global Action Plan on the Saker Falcon developed by the Saker Task Force within the Memorandum of Understanding on the Conservation of Migratory Birds of Prey in Africa and Eurasia (CMS Raptors MoU) on the instructions of the 10th Conference of Parties of the Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild Animals (CMS). The aim of the action plan is to develop a coordinated system of management and monitoring for the species conservation.

К экологии тропических лесных птиц Юго-Восточной Азии: роль и место отдельных видов в экосистеме

М.В. Калякин^{1,4}, И.В. Палько^{2,4}, С.С. Гоголева^{1,4},

Е.Н. Зубкова^{3,4}, Л.П. Корзун^{3,4}

¹ Россия, Москва, Научно-исследовательский Зоомузей МГУ им. М.В. Ломоносова

² Москва, ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН

³ Москва, Биологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова

⁴ Вьетнам, Хошимин, Российско-Вьетнамский Тропический центр, Южн. отд.

e-mail: kalyakin@zmmu.msu.ru

Ранее нами были сформулированы подходы к обобщению данных об экологии лесных птиц Вьетнама, накопленных за последние десятилетия (Калякин, 2013, *в печати*). Объемный и многоплановый вопрос об экологии лесных птиц в тропических лесных экосистемах Юго-Восточной Азии, включающий как оценку роли птиц в функционировании этих экосистем, так и выявление основных факторов, влияющих на их существование в этих насыщенных биоценозах, можно рассматривать с различных точек зрения, применяя различные варианты анализа. В данном сообщении обсуждаются особенности экологии нескольких модельных видов и/или групп видов, «модельность» которых определяется их хорошей изученностью. Это представители различных трофических гильдий, различных таксономических групп, населяющие разные подъярусы лесной растительности и отличающиеся многими другими особенностями биологии. Анализ накопленных данных о их биологической специфике и о реализуемых ими стратегиях существования в отличающихся чрезвычайно высоким уровнем биологического разнообразия равнинных и горных муссонных тропических лесах позволяет сделать выводы о роли и положении птиц в лесных тропических экосистемах, дополняющие и конкретизирующие известные представления о роли птиц в экосистемах. Нам представляется важным обсуждение и другой стороны экологии птиц, а именно выявление важнейших особенностей конкретных экосистем, определяющих устойчивое существование тех или иных видов в определённых условиях, характерных именно для данных экосистем. Предлагаемый подход к рассмотрению вопросов экологии лесных птиц, как и наши предыдущие публикации, служит этапом подготовки монографии, в которой будут подведены основные итоги орнитологических исследований, выполненных в Российско-Вьетнамском Тропическом центре к настоящему времени.

Материалы и методы. В качестве модельных групп для выявления важных аспектов экологии тропических лесных птиц выбраны представители нескольких семейств воробьиных птиц: кричащие воробьиные из семейств Питты (Pittidae) и Рогоклювы (Eurylaimidae), певчие воробьиные из семейств Мухоловковые (шама-дрозды, род *Copsychus*; Muscicapidae), Бюль-бюли (семейство Рупонотиды) и Тимелии (семейство Тималииды). Используются также данные о предста-

вителях неворобьиных птиц, в первую очередь семейств Бородастики (*Megalaimidae*; *Piciformes*) и Птицы-носороги (*Bucerotidae*; *Urupiformes*), а также отдельные сведения, относящиеся к представителям других отрядов и семейств воробьиных и неворобьиных лесных птиц Вьетнама – региона, в котором наши исследования проводятся с 1989 г. по настоящее время.

Материалы полевых наблюдений, выполненных в указанный период более чем в 15 лесных районах Вьетнама с использованием традиционных методов полевых наблюдений на маршрутах, у гнёзд птиц и около кормовых деревьев (в случаях наблюдений за питанием фруктоядных птиц), были дополнены выборочным коллектированием, что позволило не только описать фенологию основных этапов жизненного цикла более чем 500 видов лесных птиц, но и получить дополнительные сведения об их рационе. Кроме того, широко применялся метод морфо-функционального анализа ротового аппарата птиц (Дзержинский, 1972), что позволило составить представление о ключевых трофических адаптациях перечисленных выше и ещё нескольких семейств воробьиных и неворобьиных лесных птиц Вьетнама (Дзержинский, 1994, 1997; Корзун, 1996, 1998; Трунов и др., 1996; Калякин, Дзержинский, 1997; Корзун, Трунов, 1997; Калякин, 2002, 2007, 2011; Зубкова, Корзун, 2006, 2014; Калякин, Корзун, 2007; Kalyakin, 2011, *in press*). В настоящем сообщении обсуждаются основные аспекты экологии модельных групп; базой для предпринятого анализа стали опубликованные авторами и их коллегами работы, посвящённые обсуждению биологии и трофики соответствующих семейств и видов (Калякин, 2002, 2007; Palko et al., 2011, 2014; Палько, Калякин, 2012; Zubkova, 2013; Gogoleva, Palko, 2014; Зубкова, *подг. к печати*); использованы также неопубликованные пока собственные сведения. Существенную роль в анализе экологии лесных птиц сыграли также наши регулярные обсуждения вопросов функционирования лесных экосистем Вьетнама с А.Н. Кузнецовым и использование его публикаций по данной теме (Кузнецов, 2003), выполненных по материалам комплексных исследований Тропического центра.

Методологической основой приведённого ниже анализа стали представления о том, что птицы являются одним из множества элементов сложно организованных тропических лесных экосистем. Как и другие их элементы, они, с одной стороны, зависят от конкретных условий существования в этих экосистемах, определяемых абиотическим и биотическими факторами, а с другой – вносят собственный вклад в функционирование лесных тропических экосистем (Калякин,

2013, и др.). Рассмотрение двух указанных аспектов взаимоотношений птиц с другими элементами соответствующих экосистем с привлечением в первую очередь сведений о наиболее полно изученных нами групп птиц и является главной целью настоящего сообщения.

Экология модельных групп лесных птиц. Наиболее полно интересующие нас вопросы изучены для видов из семейства Бюльбюли (*Rusponotidae*). В авифауне Вьетнама представлены 20 видов данного семейства (Robson, 2008), большинство из них – обычные, а иногда многочисленные обитатели равнинных, предгорных и в меньшей степени горных лесов – как сомкнутых первичных, так и, нередко, осветлённых или нарушенных, а также опушечных местообитаний. По крайней мере, три вида из рода *Rusponotus* представляют обитателей открытых местообитаний с отдельными деревьями, визуально напоминающих саванны. Это воробьиные птицы средних для данного отряда размеров (масса от 25 до 100 г), с относительно короткими ногами (синоним названия семейства – «короткопалые дрозды») и относительно закруглёнными крыльями. Древесные птицы, обычные варианты локомоции – перелёты в кронах, редко – присаживания на кустарниковую растительность или на прочные травянистые стебли; перемещения по присадам за счёт работы задних конечностей относительно редки, на землю почти не спускаются. Способны к ловле летающих насекомых (например, термитов в момент их вылета), однако специализация в этом отношении у разных видов выражена в разной степени и никогда не является ведущей. Большинство видов оседлы, один вид, гнездящийся в горных лесах (*Hypsipetes leucocephalus*) – дальний мигрант.

Трофические адаптации всесторонне изучены (Калякин, 2002) и могут быть охарактеризованы как различные варианты факультативной фруктоядности, у некоторых видов дополненная факультативной нектароядностью, с сохранением первичной для представителей семейства насекомоядности. Это наиболее типичные представители гильдии фруктоядных воробьиных птиц Вьетнама, т.е. птиц, в рационе которых мякоть плодов составляет значительную долю и дополнена членистоногими, а у ряда видов – нектаром. Морфологические адаптации к потреблению мелких прикреплённых плодов, в основном проглатываемых целиком, достаточно глубоки и, очевидно, имеют давнее происхождение, однако сформировались они на основе исходных адаптаций к потреблению мелкого корма, не требующего значительного усиления челюстной и подъязычной мускулатуры для обработки и проглатывания. У видов, дополняющих рацион нектаром, такой ва-

риант трофической адаптации обеспечивают удлинение и изменение формы языка и соответствующая морфологическая специализация подъязычного аппарата (Kalyakin, *in press*). Стратегию кормодобывания можно охарактеризовать как регулярное посещение плодоносящих растений, чередующееся со сбором или ловлей членистоногих и, у некоторых видов, с посещением цветущих растений. Мякоть плодов у изученных в этом отношении видов присутствует в рационе на протяжении всего годового цикла, в том числе в период размножения при кормлении птенцов (такие данные имеются не для всех видов).

Размножение приурочено к определённом, но относительно протяжённому периоду, на юге страны у некоторых видов (*Alophoixus ochraceus*) оно может начинаться в декабре и заканчиваться в августе, у большинства происходит в марте – июле, в более северных районах общая протяжённость периода размножения в целом несколько укорачивается, но данных для выводов по конкретным видам недостаточно. Пары на период размножения сохраняются, степень участия самца и самки в насиживании и выкармливании птенцов, очевидно, варьирует, нередки случаи длительного сохранения семейных связей между молодыми птицами и родителями, для представителей семейства известны случаи помощничества (Ivanov, Grimes, 1985). Гнездо непропорционально маленькое, ажурное, из растительных материалов, помещается почти всегда на растениях: чаще всего на невысоких деревьях (подрост), иногда высоко в кронах (*Iole propinqua*) или на стеблях травянистых растений (*Pycnonotus jocosus*), нередко относительно открыто. Стратегию размещения гнёзд с точки зрения их незаметности для хищников, помимо традиционного для птиц тропических лесов Вьетнама полного нежелания птиц приближаться к своим гнёздам в присутствии наблюдателей, составляет размещение очень небольших чашевидных построек в относительно однородной с точки зрения загущенности среде без каких-либо визуальных маркёров. Такую стратегию мы склонны определять как попытку «раствориться среди однообразного субстрата», как у зяблика (*Fringilla coelebs*).

Перейдём от «классического» описания биологических особенностей буюль-буюлей, выполненного гораздо подробнее Калякиным (2002), к их экологической характеристике.

С точки зрения трофических связей, которые, конечно, непосредственно указывают на место и роль конкретной группы в цепях питания, т.е. в прямых взаимодействиях с другими элементами экосистем, буюль-буюли – типичные представители факультативно-фруктоядных птиц, на их примере можно (и это отчасти было сделано) изучать ва-

рианты участия птиц в разносе семян растений, плодами которых они питаются. Варианты взаимодействия птиц и расселяемых ими, или, будем точнее, потенциально расселяемых ими растений за последние десятилетия рассматривались уже в сотнях работ. Суть этих взаимодействий, состоящую в первую очередь в позитивном (расселение) влиянии на соответствующие растения со стороны потребителей их плодов и в формировании положительной обратной связи между такими растениями и разносчиками их семян, впервые сформулировали Барбара и Дэвид Сноу, основываясь на собственном опыте многолетних наблюдений за такими взаимодействиями в Центральной Америке (Snow, Snow, 1971, 1981; Snow, Snow, 1971). Описание всех вариантов, типов и аспектов этих взаимодействий, выявленных к настоящему времени, заслуживает отдельной монографии, здесь мы остановимся только на некоторых из них.

Бюль-бюли представляют собой относительно мелких потребителей плодов, тоже, в свою очередь, относительно мелких и очень мелких. Размеры определяют спектр доступных для потребления плодов, поскольку в подавляющем большинстве случаев птицы проглатывают их целиком. В каждом конкретном районе формируется система сетевого взаимодействия растений, имеющих съедобные для птиц плоды, и птиц – потребителей сочного перикарпа или ариллюсов (семенных придатков) и разносчиков семян, которые они не переваривают. Более того, по некоторым данным прохождение семян через пищеварительную систему птиц даже увеличивает их всхожесть у некоторых видов за счёт химического и/или механического воздействия на оболочку семени (Augspurger, 1981). На юге Вьетнама нам удалось выявить более 30 видов птиц (бюль-бюли, скворцы, цветоеды Dicaeidae, листовки *Chloropsis*, ирена *Irena puella*, некоторые тимелии Timaliidae из воробьиных птиц, а также бородастики, птицы-носороги, голуби из родов *Ducula* и *Treron*), участвующих в таких сетевых взаимодействиях с более чем 40 видами растений, однако очевидно, что последних, конечно, значительно больше. Следует подчеркнуть, что характер этих взаимодействий на самом деле сложнее, чем прямая, «простая» помощь в разносе семян. Детальные работы, выполненные опять же в Центральной Америке и нацеленные на выяснение эффекта, оказываемого на расселение небольшого пионерного растения со съедобными плодами шестью видами птиц-потребителей, показал, что лишь один из 6 видов действительно вносил вклад в расселение соответствующего вида растений, 3 вида не оказывали существенного влияния на процесс, а 2 даже снижали выживаемость семян, повреждая их

(Murray, 1988). Можно сказать, что «за спиной» агента по расселению семян сформировалась группа нахлебников, не обеспечивающих их расселение и даже снижающих его эффективность. Детальное изучение всех вариантов взаимодействий по принципу «каждый с каждым», требующее долговременных экспериментов, позволит в будущем выявить и описать огромное разнообразие таких историй и, вероятно, уточнит представления о коэволюции между растениями и их расселителями, к числу которых в тропических лесах относятся не только несколько сотен видов птиц, но и млекопитающие, рептилии и даже рыбы (Snow, 1980), а по нашим данным – иногда и муравьи. Для целей этого обзора важно, что потребление плодов делает фруктоядных птиц участниками очень сложных, многообразных и совершенно непосредственных взаимодействий с растительностью конкретных лесных участков, превращает их в своего рода «садоводов», чью роль в поддержании определённого состава растений разных подъярусов тропического леса и в выселении пионерных видов на вырубки, гари и опушки ещё предстоит оценить. Бюль-бюли, будучи самыми массовыми представителями гильдии фруктоядных птиц в равнинных лесах юга Вьетнама, безусловно представляют собой активных участников таких сетевых взаимодействий.

Отметим, что помимо размеров (увеличение последних существенно расширяет кормовой спектр фруктоядов) весьма важна степень развития морфологических адаптаций птиц к потреблению плодов. С точки зрения биомеханики их ротовой аппарат должен решать две главные механические задачи – обеспечивать отделение, нередко даже отрывание прикреплённого корма за счёт специального усиления ретракции надклювья, испытывающего при этом повышенные нагрузки, и его проглатывание, т.е. протискивание между ветвями нижней челюсти. Относительно некрупный *Iole propinqua* представляет пример малоспециализированного фруктояда, уступающего по ряду параметров остальным изученным видам данного семейства – и именно он чаще других бюль-бюлей кормится членистоногими, активно дополняет свой рацион нектаром, а в качестве фруктоядной птицы ориентирован на потребление самых мелких и/или мягких плодов, в частности – мелкоплодных фикусов.

Для изучения процессов лесовосстановления или, шире, динамики развития и смены растительных ассоциаций необходимы детальные исследования взаимодействия каждого из потребителей плодов с каждым из видов кормовых растений. Пока можно отметить, что для некоторых пионерных растений, например – для небольших, быстро

растущих и обычно появляющихся на хорошо освещённых участках, лишённых другой растительности, деревьев из рода *Trema* (Ulmaceae), показано, что их семена сохраняют всхожесть при прохождении через пищеварительную систему птиц и действительно разносятся ими в такие места, куда иными путями они попасть не могут (рис. 1 А). Населяя опушечные местообитания, имея значительные показатели численности, а также проводя относительно мало времени на плодоносящих растениях в силу регулярного переключения на сбор животного корма и/или нектара, бьюль-бюли, с нашей точки зрения, играют ключевую роль в постепенном выносе части семян опушечных растений на прилегающие открытые участки, а значит – в постепенном зарастании таких территорий (рис. 1 Б). И это лишь одна из нескольких проблем, «завязанных» на участие птиц в разnose семян растений.

Можно отметить и такой аспект, как концентрация больших запасов семян, в том числе принадлежащих растениям с относительно крупными плодами, под деревьями, в которых гнездятся птицы-носороги. Размножение, при котором самка, а затем и птенец или птенцы находятся в дупле, где их кормит самец, даже у самого мелкого из них, *Anthracoeros albirostris*, длится примерно полтора месяца, а самец может одновременно приносить в гнездо до 90 плодов (В.Л. Трунов, личн. сообщ.). В результате под гнездом, если оно находится в неглубоком дупле, могут накапливаться сотни, а с учётом мелких семян фикусов – тысячи семян. Другой важный аспект сложных взаимодействий между ансамблем потребителей мякоти плодов и растениями, которые они в той или иной мере расселяют, составляет образование своеобразной сети из деревьев разных видов, плодоносящих одновременно. Перемещаясь от одного кормового дерева к другому, птицы переносят часть семян под кроны других плодоносящих в те же сроки кормовых деревьев, что определяет неслучайный характер размещения таких видов в пространстве. Варианты взаимодействий двух этих блоков биоты можно множить и множить. Отметим лишь, что система эта неразрывно связана с множеством других «цепей взаимодействия» между элементами лесной биоты – например, с млекопитающими, подбирающими упавшие на землю плоды, или с хищными птицами, для которых концентрация множества фруктоядных птиц на кормовых деревьях служит очевидным сигналом о местах регулярного скопления потенциальных жертв.

Кратко обсудив участие бьюль-бюлей в функционировании лесной экосистемы, ещё более кратко перечислим параметры последней, в первую очередь влияющие на успешное питание бьюль-бюлей и их

стабильное размножение. Это, конечно, наличие растений, продуцирующих съедобные плоды, среди различных жизненных форм – в тропических лесах это не только деревья всех растительных подъярусов и всех выделов от сомкнутых древостоев до полян и опушек, но и лианы, эпифиты, паразиты (экологические аналоги омелы). Отдельное, но очень важное место занимают фикусы-душители, мягкие плоды которых заполнены сотнями очень мелких семян, попадающих при дефекации птиц на ветви и кору деревьев и успешно прорастающих там. Это и механические свойства плодов, определяющие их доступность для потребителей: можно выделить два главных типа – округлые или продолговатые плоды с гладкой оболочкой, проглатываемые целиком (подавляющее большинство съедобных плодов во Вьетнаме; рис. 1 Б) и «вариант фикуса» с уже указанными свойствами, хорошо знакомыми нам по плодам инжира. Это и сроки плодоношения наиболее популярных у птиц-потребителей растений, пик которого в целом приурочен на юге Вьетнама к окончанию сухого сезона (март и апрель, прорастание семян в этом случае приходится на начало дождливого сезона), за счёт длительного плодоношения нескольких видов рода *Ficus*, появления в дождливый сезон большого числа относительно мелких плодов на некрupных древесных растениях, а также наличия растений нижнего подъяруса, плодоносящих круглогодично, в целом «растянутого» на все сезоны. В связи с тем, что на территории Вьетнама хорошо выражена высотная поясность в распределении различных типов лесов по горным поднятиям и хребтам, ландшафт также в существенной степени определяет структуру и разнообразие гильдий как растений со съедобными плодами, так и потребителей плодов. В целом можно отметить постепенное снижение общего числа фруктоядных птиц по мере перехода от нижних к верхним горным поясам, а также подчеркнуть относительно быструю смену их состава при таком переходе, соответствующем таким же значительным изменениям в общем составе птиц, населяющих различные высотные выделы. Вместе с тем, на высотах от 1 до 2.5–2.8 тыс. м над уровнем моря можно отметить доминирование среди растений со съедобными плодами мелкоплодных вариантов, потребителями которых становятся, помимо нескольких видов буюль-буюлей, также дроздовые, мухоловковые и десятки видов тимелий – самых типичных факультативных фруктоядных птиц горных сообществ Юго-Восточной Азии.

Потребление буюль-буюлями нектара также представляет собой вариант непосредственного участия их в функционировании лесных и опушечных экосистем, однако реальным изучением их вклада в про-

цессы опыления или, что гораздо более вероятно, в прямое повреждение цветов (такие факты отмечены и нами, и коллегами, в частности П.В. Квартальновым – устное сообщ.), мы не занимались. В целом же гильдия нектароядных птиц в равнинных и горных лесах Вьетнама хотя и уступает по разнообразию образующих её видов гильдии фруктоядных птиц, однако включает всё-таки 20 видов нектарниц Nectariniidae, отчасти занимающих экологическую нишу колибри в Старом Свете, а также 5 видов бюль-бюлей, 3 вида листовок *Chloropsis*, некоторых врановых и скворцов. Роль нектароядных птиц в экосистемах также многогранна и многократно обсуждалась в литературе. Соответствующих исследований во Вьетнаме и в целом в Юго-Восточной Азии пока фактически не проводилось.

Изучение биологии и экологии бюль-бюлей как представителей гильдии фруктоядных птиц было предпринято нами целенаправленно (Калякин, 2002), его итоги могут пока считаться «ориентационными», а само оно требует продолжения и значительного расширения как спектра используемых методов, так и числа исследователей с привлечением ботаников. Результаты изучения биологии других групп, выбранных нами в качестве модельных именно в силу их хорошей изученности, позволило выявить ряд других вариантов участия птиц в функционировании лесных тропических экосистем, на перечне которых мы остановимся значительно более кратко.

На протяжении нескольких сезонов наше пристальное внимание было приковано к вопросам гнездовой биологии представителей кричащих воробьиных птиц Старого Света – питт (*Pittidae*) и Рогоклювов (*Eurylaimidae*), 6 видов которых (по 3 из каждого семейства) обитают в равнинных лесах юга Вьетнама. Их биология ранее была изучена фрагментарно (Lambert, Woodcock, 1996), наши данные позволили существенно дополнить представления об их размножении, устройстве гнёзд, поведении, вокализации и фенологии (Zubkova, 2013; Gogoleva, Palko, 2014; Palko et al., 2014 и неопубл. данные), а также о специфике строения и функционирования ротового аппарата (Зубкова, Корзун, 2006, 2014). Это животоядные птицы, рогоклювы осваивают кроны, питты кормятся на земле, а крупные шарообразные гнёзда располагают или на земле под прикрытием трав (*Pitta moluccensis*), или в приземном растительном подъярусе, чаще всего на колючих ротанговых пальмах *P. soros*, *P. elliotti* (рис. 2). Рогоклювы строят крупные закрытые гнёзда, подвешенные над поверхностью земли или воды на тонких наклонных или вертикально свисающих побегах бамбука, акаций или на нитях калямуса, усеянных колючками (Zubkova, 2013; Зубкова,

в печати) (рис. 3). Мы специально обращаем ваше внимание на то, что это птицы, гнёзда которых имеют значительно более крупные размеры, чем у других представителей отряда (кроме врановых, способных, очевидно, защищать их от некоторых хищников). Наши исследования обсуждаемых видов заставляют обратить внимание на такой аспект их экологии, как зависимость от обилия хищников, т.е. от высокого уровня биологического разнообразия, характерного для тропических лесных экосистем.

Многие млекопитающие, и не только хищные, но и грызуны, тупайи, обезьяны, многие рептилии, легко перемещающиеся по стволам и ветвям деревьев, наконец птицы, способные перемещаться в трёхмерном лесном пространстве, – вот неполный перечень основных хищников, способных разорять гнёзда птиц, к тому же достаточно заметных в силу их размеров. Мы располагаем видеозаписями более чем десятка случаев разорения гнёзд питт или посещения их ещё только строящихся гнёзд (материалы И.В. Палько и С.С. Гоголевой), непосредственно фиксирующие охотничью деятельность варанов, мангустов и птиц. Кроме того, из более чем 40 гнёзд трёх видов питт нам к началу полевого сезона 2015 г. удалось целиком отследить весь цикл размножения, т.е. дожждаться успешного вылета птенцов, только в трёх гнёздах двух видов, а для *P. ellioti* таких удачных попыток гнездования пока не отмечено. Близкая и столь же удручающая статистика имеется и для более чем 50 гнёзд рогоклювов двух видов: лишь в единичных случаях их размножение завершалось успешно. Эти данные вкупе с имеющимися у нас и многих других исследователей (Степанян, 1991, Zubkova, 2013) сведениями о значительном прессе хищников, влияющим на успех гнездования ряда относительно подробно изученных видов лесных птиц, позволяет считать «проблему хищников» одной из важнейших для птиц тропических лесов юга Вьетнама. Мы планируем в ближайшие сезоны сконцентрировать внимание на анализе адаптаций птиц к описанным условиям, и попытаться выявить механизмы, позволяющим им существовать в крайне насыщенных хищниками лесных биотопах.

Одним из вариантов стратегий размещения гнёзд, явно повышающим их выживаемость, можно после пятилетнего цикла изучения его гнездовой биологии назвать вариант использования укрытий, характерный для одного из самых многочисленных воробьиных птиц периодически заливаемых равнинных лесов в национальном парке Кат Тиен на юге Вьетнама – шамы-дрозда (*Copsychus malabaricus*) (Palko et al., 2011; Палько, Калякин, 2013). Это некрупный представитель му-

холовковых (масса тела около 35 г), в отличие от некоторых других воробьиных птиц-дуплогнёздников населяющий приземный растительный ярус, кормящийся на земле и гнездящийся в дуплах и любых других нишах и полостях. Наше исследование было основано на использовании искусственных гнездовий (рис. 4), в которых за несколько сезонов описаны почти 300 гнёзд, выявлена высокая выживаемость кладок и птенцов, соответствующая уровню, известному для воробьиных птиц-дуплогнёздников умеренных широт, и отмечена несколько необычная на первый взгляд стратегия гнездования, названная нами неофилией. Она заключается в том, что самец, выбирая в начале сезона размножения место для постройки гнезда, никогда не занимает ниши или дуплянки, в которых он (широко использовалось также индивидуальное мечение), пусть и успешно, гнезвился в прошлом сезоне. При этом на протяжении одного гнездового сезона птицы могли по 2 и даже 3 раза использовать одно и то же укрытие в случае, если предыдущая попытка размножения была успешной. Единственным удовлетворительным объяснением приведённым фактам служит неофилия, т.е. стремление выбирать новые места гнездования, причём в специальном эксперименте показана также тенденция занимать вновь образовавшиеся укрытия. А объяснить склонность этих мелких дуплогнёздников в неофилии мы можем только тем, что любые укрытия, прежде всего дупла, образующиеся в нижних растительных подъярусах муссонных тропических лесов, привлекают в первую очередь не птиц, а самых разнообразных членистоногих, рептилий и мелких млекопитающих. Всего выявлены представители более чем 40 видов «гнездовых конкурентов», некоторые из которых составляют прямую опасность для птиц, кроме того, хищничество «на гнёздах» зарегистрировано и по отношению к этому виду дуплогнёздников (Palko et al., *in press*) (рис. 5). Необходимо отметить, что в ходе наших работ мы целенаправленно очищали искусственные гнездовья от конкурентов; в естественных же условиях укрытия, очевидно, быстро оказываются захваченными членистоногими или другими «поселенцами», что, очевидно, и служит основой для описанной стратегии, состоящей в ориентации на новые, а лучше – недавно образовавшиеся укрытия.

Данный пример заставляет нас обратить внимание на «проблему дуплогнёздников» в целом, так как очевидно, что птицы, гнездящиеся в естественных укрытиях в средних и верхних частях крон, также испытывают как пресс со стороны хищников, интересующихся дуплами, так и конкурентные отношения с другими обитателями таких укрытий. Бородастики, дятлы, птицы-носороги, попугаи, совы, трогоны,

поползни и скворцы – вот неполный список видов птиц равнинных лесов юга Вьетнама, гнездящихся в дуплах и вступающих в соответствующие непростые отношения и между собой, и с хищниками, и с конкурентами. Вопрос, как и ряд уже затронутых в этом сообщении, нуждается в дополнительных исследованиях, более того – совершенно очевидно, что сеть взаимодействий между различными участниками и в данном случае окажется сложно-структурированной и заслуживающей пристального внимания к каждому парному взаимодействию, а на следующем этапе – и к анализу всей сети. Не будем останавливаться здесь на очевидно важной роли в жизни сообщества дуплогнёздящих тех птиц, которые способны самостоятельно строить дупла – дятлов и бородастиков, а также на том, что накопление в дуплах органики и гнездового материала создаёт в них условия как для поселения разнообразных представителей флоры и фауны, так и для дополнительного увлажнения в дождливый сезон и для ускорения процессов гниения и разрушения древесины, падения частей крон, образования окон в пологе и запуске важного для динамики лесной растительности процесса зарастания образовавшихся «гэпов» (gapes), или полян.

Кратко остановимся на ещё двух вариантах участия птиц в сложных динамических процессах, присущих тропическим лесным экосистемам. Первая состоит в участии видов, кормящихся на земле, в перемещении и перемешивании листового и веточного опада, что приводит к созданию небольших по размеру, но различающихся по условиям для их обитателей участков с различной глубиной этого субстрата, – кустарниц из рода *Garrulax*, того же шамы-дрозда и куриных птиц. Опад в тропических лесных экосистемах создаёт своеобразный «подъярус», населённый членистоногими и другими беспозвоночными, в том числе утилизирующим его на протяжении сухого, а затем влажного сезона таким образом, что к началу следующего сухого сезона почва (или, лучше, грунт) в равнинных лесах обычно оказывается полностью очищенной. Перемещение опада влияет не только на обитающих в нём беспозвоночных, но и на судьбу семенного материала, его перезахоронение и возможность прорастания. Поскольку попавшие на землю семена представляют собой кормовой ресурс для грызунов и ряда беспозвоночных, их судьба в значительной степени влияет на процессы самовосстановления лесной растительности, и их захоронение под слоем опада может играть и наверняка играет существенную роль в процессах возобновления лесных пород (Кузнецов, 2003). В данном случае, как, впрочем, и при изучении остальных уже упоминавшихся вариантов взаимодействий птиц с другими блоками

и элементами лесных экосистем, необходимы, конечно, конкретные цифровые параметры, характеризующие интенсивность этих взаимодействий. В частности, важно понимать плотность населения кормящихся на земле птиц (эти данные у нас есть), знать размеры их участков, интенсивность перемещения субстрата, общую скорость и дальность кормовых перемещений и ряд других параметров, меняющихся на протяжении года. Однако уже сейчас очевидно, что в равнинных лесах интенсивность указанного перемещения опада весьма высока.

Последний из вариантов взаимодействий птиц с другими обитателями лесных экосистем, который хотелось бы упомянуть, относится к области поведения и затрагивает межвидовые взаимодействия птиц между собой и с млекопитающими, складывающиеся при образовании смешанных стай. Феномен смешанных стаяк многократно обсуждался, в тропических лесах такие объединения по ряду признаков отличаются от смешанных стаяк, характерных для лесов умеренных широт, сохраняя, конечно, и ряд общих с ними особенностей. В частности, для тропиков характерна круглогодичная встречаемость смешанных стай, а для ряда видов «стайный» образ жизни оказывается фактически единственным (кустарницы и ряд других). Стаи с постоянным составом, приуроченные к различным подъярусам лесной растительности, представляют характерный элемент равнинных и горных муссонных лесов. Это ядро, к которому периодически присоединяются представители нескольких десятков видов, в различной степени склонных к таким объединениям, в т.ч. – наземные (тупайи, оленьки) и древесные (мелкие белки из рода *Tamiops*) млекопитающие (Квартальнов, 2007, 2009; наши данные). Эти объединения настолько стабильны, что становятся атрибутом такого интересного элемента поведения птиц, как «провоцирование ложной тревоги»: для ракетохвостого дронго *Dicrurus paradiseus* (Dicruridae; Passeriformes) оно показано на о. Шри Ланка (Satischandra et al., 2007), а для веерохвостой мухоловки *Rhipidura albicollis* (Rhipiduridae; Passeriformes) обнаружено нами. Перечисленные виды, как и представители соответствующих семейств в целом, относятся к числу мухоловов, охотящихся на летающих насекомых с присад. Веерохвостки, кроме того, склонны сами «выгонять» или «вытрясать» насекомых из субстрата, прежде всего – за счёт активных перемещений и встряхивания листвы на тонких веточках, по которым они передвигаются. И те и другие представляют собой типичных участников смешанных стаяк, их роль в этих объединениях состоит в подкарауливании насекомых, которых вспугивают другие члены стайки, а «ложные тревоги», которые

они периодически вызывают с помощью соответствующих звуковых сигналов, заставляют всех остальных членов стайки начать быстрые перемещения и вспугивать таким образом летающих насекомых.

Итак, подробное изучение биологии ряда групп птиц тропических муссонных лесов Вьетнама позволило выделить для каждой из них те или иные аспекты, важные с точки зрения взаимодействия этих птиц с другими элементами и блоками соответствующих экосистем и обнаружить несколько областей взаимодействий, важных и для птиц, и для других обитателей этих сообществ. Представлена, конечно, далеко не исчерпывающая картина таких взаимодействий – мы, например, почти ничего не добавили к анализу отношений птиц и вероятно опыляемых ими растений, не упомянули хищных птиц, играющих, безусловно, важную роль в лесных биоценозах Юго-Восточной Азии, птиц-норников и, наверное, исполнителей ещё некоторых «ролей».

Кажется важным вновь подчеркнуть необходимость детального изучения всех звеньев и цепочек перечисленных взаимодействий, переход от качественного их описания к «оцифровке», т.е. к численному выражению параметров этих взаимодействий, важность «персонального» подхода к каждому виду – имеющиеся у нас данные уже неоднократно позволяли обнаружить значительные различия в экологии даже близких родственников. Кроме того, мы поневоле уделили недостаточно внимания обсуждению того, какие параметры среды влияют на самих птиц, на выбор ими тех или иных вариантов лесных биотопов, мест гнездования и кормёжки, приурочивание определённых этапов годового цикла (линьки, размножения, локальных и дальних перемещений и др.) к определённым периодам года. Приведённые примеры призваны были обратить внимание на некоторые важные аспекты экологии лесных птиц Вьетнама, которые будут учтены при подготовке итоговых обзоров данного вопроса.

Благодарности. Авторы признательны многочисленным коллегам по полевым исследованиям, выполненным во Вьетнаме на протяжении почти 25 лет, руководству Российско-Вьетнамского Тропического центра, лично Ф.Я. Дзержинскому, благодаря руководству которого стало возможным существенное дополнение полученных нами полевых материалов результатами морфо-функционального анализа ротового аппарата ряда групп птиц Юго-Восточной Азии. Мы также очень благодарны организаторам орнитологической конференции Северной Евразии и лично А.Ф. Ковшарю за помощь в подготовке материалов к докладу и за предложение представить на конференции данный доклад.

Наши исследования были поддержаны грантами РФФИ №№ 06-04-49715-а, 09-04-01661-а и 12-04-01440-а, а на завершающей стадии – и грантом РНФ № 14-50-00029.

Литература

Дзержинский Ф.Я. 1972. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. М. 155 с. **Дзержинский** Ф.Я. 1994. Особенности трофической адаптации хохлатого аргуса *Rheinartia ocellata* из южного Вьетнама в свете морфологии челюстного аппарата//Биология, экология, биотехнология и почвоведение. Программа «Университеты России». М., с. 92–105. **Дзержинский** Ф.Я. 1997. Морфология челюстного аппарата и трофические адаптации птиц (о морфологических подходах к изучению экологии птиц)//Бюлл. МОИП, отд. биол., Т. 102, Вып. 5, с. 5–12.

Зубкова Е.Н. Гнёзда и гнездостроение у двух видов рококлювов (Eurylaimides: *Symbirhynchus macrorhynchos*, *Corydon sumatranus*) на юге Вьетнама. (подготовлена к печати). **Зубкова** Е.Н., **Корзун** Л.П. 2006. Морфофункциональные особенности ротового аппарата азиатских примитивных воробьиных птиц (Eurylaimidae и Pittidae)//Развитие современной орнитологии в Северной Евразии: Тр. XII Международной орнитол. конф. Северной Евразии (Ставрополь, 31 января – 5 февраля 2006 г.), Ставрополь, с. 648–669. **Зубкова** Е.Н., **Корзун** Л.П. 2014. Морфофункциональные аспекты пищевой специализации фруктоядного рококлюва *Calypotomena viridis* (Passeriformes, Eurylaimidae), сравнительный анализ//Зоол. журн., т. 93, № 6, с. 754–767.

Калякин М.В. 2002. Трофические адаптации и экология бьюль-бюлей (Rusponotidae, Aves) фауны Вьетнама//Исследования по фауне. Сб. трудов Зоологического музея МГУ. Т. 44. М. 256 с. **Калякин** М.В. 2007. О ключевой трофической адаптации птиц семейства Тимелиевых (Timaliidae; Passeriformes; Aves)//Доклады АН, Т. 417, № 5, с. 617–620. **Калякин** М.В. 2011. Морфофункциональные особенности ротового аппарата певчих воробьинообразных птиц (Passeriformes)//Зоол. журн., Т. 90, вып. 7, с. 811–834. **Калякин** М.В. 2013. Введение в экологию тропических лесных птиц//Пробл. эволюции птиц: систематика, морфология, экология, поведение. М., с. 104–110. **Калякин** М.В. Предварительные итоги изучения экологии птиц тропических муссонных равнинных и горных лесов Вьетнама//Зоол. журн. (в печати). **Калякин** М.В., **Дзержинский** Ф.Я. 1997. Некоторые аспекты трофических адаптаций бьюльбюлей (Passeriformes, Rusponotidae) в свете функциональной морфологии челюстного аппарата//Зоол. журн., Т. 76, № 7, с. 836–844. **Калякин** М.В., **Корзун** Л.П. 2007. О специфике трофической адаптации белошейной веерохвостой мухоловки *Rhipidura albicollis* (Rhipiduridae; Passeriformes, Aves)//Бюлл. МОИП, отдел биол., Т. 112, № 5, с. 9–15.

Квартальнов П.В. 2007. Млекопитающие в стаях тимелий//Териофауна России и сопред. территорий (VIII съезд Териологического общества). Матл. междунардн. совещания. М, с. 191. **Квартальнов** П.В. 2009. Следование

млекопитающих за птицами в тропических лесах//Беркут, Т. 18, Вып. 1–2, с. 173–187.

Корзун Л.П. 1996. Ключевая трофическая адаптация трогонов (Trogoniformes) и морфофункциональные особенности их челюстного аппарата//Зоол. журн., Т. 75. Вып. 9, с. 1382–1393. **Корзун** Л.П. 1998. Эволюция трофических адаптаций лесных древесных птиц. Дисс. ... доктора биол. наук. М., 445 с. **Корзун** Л.П., **Трунов** В.Л. 1997. Трофическая адаптация птиц-носорогов в свете морфобиологического анализа челюстного аппарата (Viscerotidae) //Тропцентр-98. Книга 1. Биологическое разнообразие и современное состояние тропических экосистем Вьетнама. Москва-Ханой. с. 114–133.

Кузнецов А.Н. 2003. Тропический диптерокарповый лес. М.: ГЕОС, 138 с.

Палько И.В., **Калякин** М.В. 2012. Гнездовая биология белопопсничного шама-дрозда (*Copsychus malabaricus*, Turdidae) на юге Вьетнама//Зоол. журн., Т. 91, № 10, с. 1219–1230.

Степанян Л.С. 1991. Некоторые замечания о плодовитости и возрастном составе популяций птиц первичного влажного тропического леса Восточного Индокитая//Изв. АН СССР. Сер. биол. Т. 5, с. 791–793.

Трунов В.Л., **Корзун** Л.П., **Дзержинский** Ф.Я. 1996. Морфофункциональные особенности трофической адаптации бородастиков (*Megalaima*, Capitonidae)//Бюлл. МОИП. отд. биол., Т. 101, Вып. 5, с. 39–49.

Augsburger С.К. 1981. Reproductive synchrony of a tropical sebrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae)//Ecology, Vol. 62, p. 775–788.

Ivanov A.I., **Grimes** L.G. 1985. Bulbul//A dictionary of birds. В. Campbell, E. Lack (eds.). Calton, p. 71–72.

Kalyakin M.V. 2011. Morpho-functional analysis of the jaw apparatus supplements knowledge on ecology of SE Asian tropical forest timaliid birds//Tropical Vertebrates in a changing World. K.-L. Schuchmann (ed.). Bonner Zoologische Monographien, Nr. 57, p. 193–208.

Gogoleva S.S., **Palko** I.V. 2014. Breeding biology and life history traits of three Pitta species in southern Vietnam. – 26th International Ornithological Congress, Tokyo, Japan, 18–24 August 2014. Abstracts. SA01//Behavior & behavioral ecology. P. 28.

Lambert F., **Woodcock** M. 1996. Pittas, Broadbills, and Asities. Sussex, England: Pica Press.

Murray Y.K.G. 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants//Ecol. Monogr., Vol. 58, No. 4, p. 271–298.

Palko I.V., **Gogoleva** S.S., **Tran Minh Tien**, **Kalyakin** M.V. Interactions between birds and other animals in nest boxes in tropical forests of Southern Vietnam//Biotropica. (in press). **Palko** I.V., **Kalyakin** M.V., **Gogoleva** S.S. 2014. Breeding biology of White-rumped Shama (*Copsychus malabaricus*) in southern Vietnam: the avoidance of high predation pressure. – 26th International

Ornithological Congress, Tokyo, Japan, 18–24 August 2014. Abstracts. SA12// Population & individual ecology. P. 425. **Palko I.V., Kalyakin M.V., Nguyen Van Thinh.** 2011. Nesting of the White-rumped Shama (*Copsychus malabaricus*) in Southern Vietnam//Tropical Vertebrates in a changing World. K.-L. Schuchmann (ed.). Bonner Zoologische Monographien. Nr. 57, p. 185–191

Robson C. 2008. A field guide to the birds of Thailand and South-East Asia. Bangkok: Asia Books. 544 p.

Satischandra S.H.K., Kudavidanage E.P., Kotagama S.W., Goodale E. 2007. The benefits of joining mixed-species flocks for Greater Racket-tailed Drongos *Dicrurus paradiseus*//Forktail, No. 23, p. 145–148.

Snow D.W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds//Ibis, Vol. 113, p. 194–202. **Snow D.W.** 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: A world survey//Biotropica, Vol. 13, No. 1, p. 1–14. **Snow B.K., Snow D.W.** 1971. The feeding ecology of tanagers and honeycreepers in Trinidad//Auk, Vol. 88, No. 2, p. 291–322.

Zubkova E. 2013. Nest and nest-building in two species of broadbills from South Vietnam (Eurylaimides: *Cymbirhynchus macrorhynchos*, *Corydon sumatranus*)//Programme & Abstracts of the 9th Conference of the European Ornithologists' Union, August 27–31, University of East Anglia, Norwich, p. 262.

Summary

Mikhail V. Kalyakin, Igor V. Palko, Svetlana S. Gogoleva, Ekaterina N. Zubkova, Leonid P. Korzoun. **To the ecology of tropical forest birds of SA Asia: the role of selected groups and species in ecosystem.**

The ecology of birds is a global question, here one its aspect is discussed on a base of rather detail data on biology of several groups of forest birds of Vietnam from families Eurylaimidae, Pittidae, Pycnonotidae, Timaliidae and Turdidae (Passeriformes; Aves) and some other Passeres and Non-Passeres birds. Several examples allowing to discuss such kinds of bird participation in functioning of ecosystem as throphic links including frugivory, insectivory and nectarivory as well as habitat preferences, participating in mowing of leaf-litter, hole constructing, behavioral interactions with birds with birds and with other animals and some other. The main problem for birds in condition of height level of biodiversity typical to tropical forest ecosystems is a height pressure from predator during a nesting period. Kinds of interactions between birds and several other groups of plants and animals mentioned above are discussed in terms of revelation of quality of these processes, but using of quantity is necessary on a next stage of its investigations.

**Ecological crisis in East Asia and the role
of international cooperation in halting avian declines**

Judit K. Szabo, PhD

*Republic of Korea, Incheon 406-840, Yeonsu-gu, 175 Art center-daero
(24-4 Songdo-dong),*

*3F G-Tower, East Asian – Australasian Flyway Partnership (EAAFP) Secretariat
e-mail: science@eaaflyway.net*

Migratory animals connect distant countries by covering immense distances during their annual migration. This mobility makes their conservation particularly challenging, especially when the same individuals have to cope with a variety of different pressures at all stages of migration – breeding, staging and wintering sites. Many waterbirds (ducks, geese, storks, cranes, waders and seabirds) migrate between wetlands in northern breeding areas and southern non-breeding areas and in doing so, regularly cross international borders. Others move locally, within or across national boundaries largely in response to the availability of water. Both long-distance and short-distance migratory waterbirds depend on a large network of wetlands throughout their range to complete their annual cycle. It presents a unique and complex conservation challenge. In addition to addressing threats that are not site specific, such as hunting, pollution or disease, a species-specific network of protected sites is necessary that considers unique ecological requirements of individual species at all stages of migration: breeding, stopover and non-breeding. Besides sustaining biodiversity, wetlands provide provisioning, regulating, cultural and supporting ecosystem services to billions of people worldwide (Millennium Ecosystem Assessment 2005, McInnes 2013). Although many uses and values of wetlands are evident, historically wetlands have been regarded as wastelands and whenever possible turned into something more ‘useful’ (Daryadel and Talaei 2014). As a result, wetlands have been drained and converted into agricultural land or into commercial and residential developments all around the world. In the last three centuries, global wetland loss is estimated to be 54–57%, but it might have been as high as 87% (Davidson 2014). Due to past and ongoing human demands on water and land, wetlands are one of most threatened habitats in the world. For instance, the area of the Yellow Sea tidal flat ecosystem loss to reclamation in the last 50 years is between 50 and 80%, which qualifies it as Endangered according to the International Union for Conservation of Nature Red List of Ecosystems criteria (Murray et al. in press). As a result, declines in specialist intertidal shorebirds depending on Yellow Sea mudflats as critical staging areas have been staggering: for instance, data

suggest a decline in the total number of shorebirds in tidal-flat areas of the Republic of Korea of about 50% on northward migration and about 75% on southward migration during the 2000s (MacKinnon et al. 2012).

Wetlands are usually discrete and separated from each other by vast areas of non-wetland habitats. Their high productivity means that relatively small areas can support large concentrations of resident or non-breeding waterbirds. Given that wetlands are among the most threatened habitats, species that depend on them are among the most endangered taxa. In fact, drainage of wetlands has caused extinction of avian taxa, such as Sooty Crake *Porzana tabulensis* and Polynesian Duck *Anas poecilorhyncha superciliosa* in French Polynesia (Seitre and Seitre 1992). Habitat destruction has also contributed to the demise of Pink-headed Duck *Rhodonessa caryophyllacea* in India (Bucknill 1924).

Quantifying and monitoring wetland biodiversity is vital for conservation, restoration and management, and often relies on the use of surrogate taxa. Waterbirds are commonly used as flagships of biodiversity and are the subject of major conservation initiatives. As wetlands are usually highly productive, relatively small areas can support large concentrations of waterbirds. This dependence may be so strong, that population dynamics of waterbirds are often used as indicators of wetland conservation status (Péron et al. 2013).

The routes that migratory waterbirds traverse on an annual basis are known as flyways. Flyways are defined as “the entire range of a migratory bird species (or groups of related species or distinct populations of a single species), through which it moves on an annual basis from the breeding grounds to non-breeding areas, including intermediate resting and feeding places, as well as the area within which the birds migrate” (Boere and Stroud 2006).

There are nine major flyways around the world (Fig. 1).

Central Asian and East Asian – Australasian Flyways

Central Asian Flyway (CAF) covers a large continental area of Eurasia between the Arctic and Indian Oceans and the associated inland chains. The Flyway comprises several important migration routes of water birds, most of which extend from the northernmost breeding grounds in Russia (Siberia) to the southernmost wintering grounds in West and South Asia, which are mostly coastal intertidal wetlands from the Indus Delta (Pakistan) eastward to deltas on the coast of Myanmar through north-western Indian coast, south-western Indian and northern Sri Lankan coast and Bangladesh coast. Some birds possibly continue to the Maldives and British Indian Ocean Territory. Staging areas for long and medium distance migrants are

poorly known, but are believed to be chiefly inland freshwater and saline wetlands in Central Asian countries. CAF encompasses 30 countries of North, Central and South Asia and Trans-Caucasus. At least 279 migratory water bird populations of 182 species use this flyway, including 29 globally threatened and near threatened species. Under current population delimitations there is overlap of migratory populations with West Asian – East African Flyway and some with East Asian – Australasian Flyway (EAAF).

EAAF is located east of CAF, embracing 22 countries. Arctic Far East Russia and Alaska are breeding areas of many waterbird species that migrate through East and South-east Asia to non-breeding grounds in Australia and New Zealand. Among 207 waterbird species that inhabit this flyway, 33 are globally threatened and 13 Near Threatened often facing multiple hazards in different countries.

The highest number of threatened inland-breeding waterbirds in the world are in Eastern Asia, India and Kazakhstan (Williamson et al. 2013). Among long-distance migrants, several shorebirds have declined precipitously in recent years, mainly because of the loss of intertidal mudflat habitat in critical staging areas. For instance, studies suggest a decline in the total number of shorebirds in tidal-flat areas of the Republic of Korea of about 50% on northward migration and about 75% on southward migration during the 2000s. Breeding ranges of Critically Endangered Slender-billed Curlew *Numenius tenuirostris* and Near Threatened Asian Dowitcher *Limnodromus semipalmatus* are largely restricted to Central Asia although their non-breeding ranges overlap with adjoining flyways (Mundkur 2005). Some examples among threatened waders that occur in both CAF and EAAF include Spotted Greenshank *Tringa guttifer* (Endangered), Great Knot *Calidris tenuirostris* (Vulnerable), Eurasian Curlew *Numenius arquata* (Near Threatened), and Black-tailed Godwit *Limosa limosa* (Near Threatened). Critically Endangered Spoon-billed Sandpiper *Calidris pygmaea* breeds in Chukotka and passes through Japan, North Korea, South Korea, mainland China, Hong Kong, Taiwan and Vietnam to reach non-breeding sites in Bangladesh, Thailand and Myanmar, covering over 8000 km each way. Vulnerable Far Eastern Curlew *Numenius madagascariensis* is restricted to EAAF and has been declining steadily in the last few decades. All of these species depend on intertidal mudflats and are in trouble because of habitat loss (Chowdhury et al. 2011).

After shorebirds, Anatidae is the second most threatened group, negatively affected by loss of wetland habitats and direct human persecution from hunting. For instance, Lesser White-fronted Goose *Anser erythropus*

that was a common species a century ago, but became globally threatened with extinction and now is listed as Vulnerable (Yerokhov 2013). In EAAF Baer's Pochard *Aythya baeri* (Critically Endangered) is on the brink of extinction and many others are threatened too, such as Endangered Scaly-sided Merganser *Mergus squamatus* or Vulnerable Swan Goose *Anser cygnoides*, Long-tailed Duck *Clangula hyemalis* and Steller's Eider *Polysticta stelleri*.

Along with shorebirds, other mudflat-specialist waterbirds that are endemic to the Yellow Sea region are also under threat, including Saunders's gull *Saundersilarus saundersi*, a species currently classified by IUCN as Vulnerable (Cao et al. 2008, Jiang et al. 2010) and Black-faced spoonbill *Platalea minor*, which is Endangered (Takano and Henmi 2012, Wood et al. 2013).

Cranes are among the most threatened group globally, and Asian cranes are no exception (Harris and Mirande 2013). Of two populations of Critically Endangered Siberian Crane *Leucogeranus leucogeranus*, central population that used to spend the non-breeding period in Bharatpur, has not been recorded for the last decade, while western population, that used migrate to Iran for winter is down to one individual. It appears that these populations have been pushed to the brink of extinction by the loss and degradation of wetlands, that birds used either as stopover sites during migration or during their non-breeding season (Meine and Archibald 1996). These wetlands have been destroyed by diversion of water for human use, agricultural development, development of oil fields and other human utilization. In Iran, hunting on passage and during wintering is also hindering recovery of population (BirdLife International 2015). Eastern population of EAAF is concentrated during winter at one principal key site, Poyang Lake in the lower Yangtze Valley of eastern China, which faces a variety of threats related to maintaining key water levels suitable for the species (Lai et al. 2014, Shao and Jiang 2014). Black-necked Crane *Grus nigricollis* (Vulnerable) is shared between the two flyways. East Asian cranes are also in trouble, Some cranes, such as Endangered Red-crowned Crane *Grus japonensis* also depends on intertidal mudflats in the Yellow Sea (Li et al. 2014). Other cranes, such as Hooded Crane *Grus monacha* and White-naped Crane *Grus vipio* (both Vulnerable) are threatened by habitat loss, but appear more adaptable than other crane species. As for storks, Greater Adjutant *Leptoptilos dubius* was previously widespread and common in across south and south-east Asia but their numbers have drastically declined and the species is now listed as Endangered. Breeding success has been extremely poor in Assam, and many breeding sites have

been abandoned (BirdLife International 2015). Similarly, Oriental Stork *Ciconia boyciana* is an Endangered species.

Among seabirds, Critically Endangered Chinese Crested Tern *Thalasseus bernsteini* has an estimated population of less than 50 (Chan et al. 2010). Black-bellied Tern *Sterna acuticauda* (Endangered), Relict Gull *Larus relictus* (Vulnerable), Dalmatian Pelican *Pelecanus crispus* (Vulnerable), Japanese Night-heron *Gorsachius goisagi* and White-eared Night-heron *Gorsachius magnificus* (both Endangered), Chinese Egret *Egretta eulophotes* and Swinhoe's Rail *Coturnicops exquisitus* (both Vulnerable) and Masked Finfoot *Heliopais personatus* (Endangered) are also threatened.

Status and monitoring of waterbirds

Monitoring of waterbirds across the region has been undertaken through a number of programs, most notably Asian Waterbird Census (AWC). This census was initiated in 1987 in India (under the name of Asian Waterfowl Census), and was later extended to other parts of South Asia, Southeast and East Asia and Australasia, coordinated by Wetlands International (van der Van 1987). This volunteer-based or citizen science program has been able to stimulate gathering of basic information on distribution and abundance of waterbird species across the region, identification of important wetlands and promoting waterbird and wetland conservation. Where the program has been undertaken diligently over the last decades, such as in the states of Andhra Pradesh and Kerala in south India, more detailed analysis of the information is possible, providing new knowledge about distribution and changes in abundance of waterbirds (Pittie and Taher 2004, Nammeer et al. 2015). Nevertheless, detailed information on the bulk of migratory waterbird distribution, abundance, and use of resources is rudimentary at best (Namgail et al. 2011) and provides opportunities for future research.

Asian Waterbird Census, and other national and local waterbird monitoring programs provide data to feed into periodical updates of estimates and trends of waterbird populations summarised in Waterbird Population Estimates (Li et al. 2009). This information is crucial to prioritize conservation actions. However, compared to other flyways, both CAF and EAAF are poorly investigated, and information on status and trends of their waterbirds is limited (Mundkur 2005). In the most recent dataset, WPE5 (Wetlands International 2012), most population status and trends are of high uncertainty, and much of available information is at least 10-15 years old for migratory bird populations found in south Asian countries. Lack of information is not only a problem for migratory species; the current status and trends of many resident populations are also poorly known. As shown

below for a subset of birds (Asian migratory ducks and geese), not only rare, but common species are declining, and our uncertainty about population sizes is substantial not only for species with large population sizes, but also for those on the brink of extinction (Fig. 2). Action to promote collection of data and their analysis is an urgent need for ensuring survival of species and habitats.

Threats to wetlands and waterbirds

Major threats to migratory waterbirds in Asia include wetland loss and degradation, pollutants and pesticides, invasive species, hunting and disease.

Wetlands, especially the ones not fed by rivers, are often discrete and separated from each other by vast areas of non-wetland habitat. Wetland resources are spatially and temporally variable, which means that birds need to move between them frequently and sometimes travel over large distances of unsuitable habitat. Because of physiological constraints, some species are very sensitive to loss or degradation of this patchy resource. Loss and degradation of wetlands is primarily caused by human activities, such as wetland reclamation, agriculture, pollution, land development, transportation corridors and energy production (Sutherland et al. 2012). In addition, effects of climate change, such as increased occurrence of droughts or natural disasters (earthquakes, tsunamis and other) are also accelerated by human development activities (Daryadel and Talaei 2014).

Urban and industrial waste water, agricultural activities, combustion of fossil fuels, mining and smelting, processing and manufacturing industries, waste disposal are primary anthropogenic sources of pollution that affect flora and fauna of wetlands. Increased nutrient input causes eutrophication and encourages nutrient-loving invasive alien plants (Kaushik and Gupta 2014). Compared to other habitat types, wetlands are disproportionately invaded by alien species: even though they only cover 6% of surface of the Earth, they host 24% of the most invasive species on the planet (Zedler and Kercher 2004). One of the most problematic species is Water Hyacinth *Eichhornia crassipes*, native to the Amazon Basin, which now affects countless wetlands in over 50 countries. This fast growing invader restricts open water, impacts water flow, blocks sunlight from native aquatic plants and starves fish from oxygen (Lowe et al. 2000).

Some pollutants, such as mercury, are bioaccumulated by animals and plants, meaning that effects on living organisms are much higher up the food chain, for example, the highest to be for fish-eating birds (Eagles-Smith and Ackerman 2014). Reclaimed and cultivated wetlands have been shown to contain considerable amounts of heavy metals (Ghabour et al.

2013). Animals congregate in wetlands for water, food, and shelter, thereby potentially allowing deleterious accumulations of persistent organic pollutants in small areas to have broader effects on wildlife populations (Tran et al. 2014). Birds that feed in agricultural areas are also often exposed to pesticides. Even though acutely toxic organophosphates are being phased out in many parts of the world, they are still used in some countries. Legal and illegal use have resulted in poisonings, especially when birds consume seeds treated with this type of pesticides (Pain et al. 2004). Pesticide use in open rubbish dumps in India has led to several mortalities of Greater Adjutant (Lowe et al. 2000).

Many wetlands have suffered irrevocable changes through trophic cascades. For example, in addition to the increase of fisheries in the Yangtze (Chen et al. 2011), the river's floodplain shows signs of local collapse of submerged macrophytes (Fox et al. 2011). There is a decrease in submerged vegetation, particularly tuber-producing *Vallisneria* that has been caused by introduction of intensive aquaculture. Changes in lake hydrology following construction of the Three Gorges Dam may also have adversely affected submerged vegetation productivity (Zhang et al. 2011), leading to a decline in food source of Swan Goose that spends its non-breeding season at Shengjin Lake.

Wind farms placed near wetlands have been reported to cause avian mortalities and disrupting feeding and breeding of birds (Grodsky et al. 2013). In some countries, there is still an agricultural policy in place that encourages wetland drainage and expansion of row-crop agriculture into grasslands (Hagy et al. 2014).

Waterbirds are also frequently hunted, for subsistence as well as sport, and they provide a primary source of protein in some regions (Kanstrup 2006). Although killing of migratory waterbirds is officially banned in Bhutan, India and Nepal with legal provisions for hunting selected species in Afghanistan, Iran and Pakistan, illegal hunting of waterbirds is still a problem in many countries of CAF, for instance in Afghanistan (Ostrowski et al. 2008), India (Ahmed 1996, Ahmed and Rahmani 2002, Lahkar et al. 2013), and Iran (Tayefeh et al. 2011). Hunting decreases population viability by killing birds directly, but it also causes substantial disturbance. During breeding season, human disturbance increases nest trampling, jeopardizing successful breeding (Crossland et al. 2014). Urban expansion also results in increases of unauthorised access by people and feral animals to sensitive wetland areas, causing disturbance (Antos et al. 2007). In Bar-headed Geese *Anser indicus* anthropogenic disturbance and predation has

been affecting the breeding population of the Mongolian Plateau (Batbayar et al. 2014).

Similar to other birds, waterbirds carry a range of viral, bacterial and fungal organisms, some which sometimes cause disease. Low pathogenic forms of Avian Influenza virus are often isolated from Anatidae (ducks, geese and swans) and Charadriidae (waders) (FAO 2007). Avian Influenza has been an issue of increased regional and global concern, particularly over the last decade. Even though highly pathogenic avian influenza (H5N1) has not been detected at any of major wetland complexes in central or southern parts of Central Asia where bird use is heavy and agriculture is most extensive (Iverson et al. 2011), it has caused mortality in other parts of Asia (Cappelle et al. 2014). Large scale and intensification of poultry production, including domestic ducks in wetlands in South Asia facilitates virus transmission between wild and domestic birds and spill-over of highly pathogenic virus from domestic birds back to the wild. Routine and regular surveillance of wild birds can help in monitoring virus movements, more stringent biosecurity measures of domestic poultry facilities are necessary.

Increasing pressures, particularly in coastal areas due to urbanization, industrialisation and port facilities across the region, as well as climate change related effects are negatively impacting on intertidal mudflats and associated mangrove wetlands and coral reefs that result in reduction of the suitable habitats for migratory waterbirds.

Conservation and international cooperation

Highly mobile organisms, such as waterbirds have a complex migratory system and therefore face a significant and problematic conservation challenge. Typically, these species have population dynamics that require using multiple wetlands, but this aspect of their life history has often been ignored in planning their conservation (Haig et al. 1998).

One way of protecting highly mobile species is protecting and managing their habitats (Runge et al. 2014). In response to on-going degradation of wetlands and to prevent their further destruction, the Ramsar Convention on Wetlands was established in 1971 (Ramsar Convention Secretariat 2013). The Convention recognises that wetlands need to be protected due to their important economic, cultural, scientific, biodiversity and recreational values. Key areas are designated and managed as Wetlands of International Importance (“Ramsar Sites”). A wetland is considered internationally important for waterbirds if it regularly supports 20 000 or more waterbirds (Criterion 5) or 1% of individuals in a population of one species or subspecies of waterbirds (Criterion 6). The listing criteria also allow recognising internationally important sites based upon the movement

of significant numbers of birds through a site during migration (termed staging criterion). Under criteria developed by Birdlife International, wetlands can also be recognised as Important Bird Areas (IBAs), if they support significant numbers of globally threatened species, hold restricted-range species, or have a high proportion of migratory species (BirdLife International 2015). Many of important wetlands in South Asia have already been designated under national legislation and as Ramsar sites, while a large number is still not designated or adequately managed, although they have been identified as IBAs. For instance, among East Asian coastal and marine IBAs the majority has no, partial or unknown protected status (Table 1).

Table 1. Number of marine and coastal IBAs (those important for waterbirds) with different protection status in some East Asian countries

country/protection	little/none	some	most	unknown	whole
China (mainland)	33				18
Hong Kong		1			
Taiwan	18	3	1	1	5
Japan	30	6	2	3	36
North Korea	4	4	3		4
South Korea	16	1	1	4	5
Russia (Asian)	34	3	4	4	11

It is especially important to identify and protect “bottleneck” sites where very high proportions of some populations pass through one particular area (Iwamura et al. 2013). Conservation of such key areas is essential, if we wish to maintain migration and continued existence of these species. However, important sites are often difficult to identify, limited by data availability, because of characteristics of bird species (cryptic, non-flocking or in habitats difficult to count), or a site (in areas that are difficult and expensive to access).

Another important international convention is the Convention on Migratory Species (CMS, Bonn Convention) with its Central Asian Flyway Action Plan. This Action Plan, adopted in New Delhi in 2005, aims at a better protection of waterbirds and their habitats in CAF, based on sound ecological knowledge, and enhancing regional environmental cooperation among the CAF states. It calls for a wide range of actions at flyway and national levels, including improved legislation for species, regulations on hunting, habitat management, training, education and awareness, and species monitoring. In addition, it calls for establishment of a network of internationally important sites. In addition to the CAF Action Plan that provides an overall framework for conservation action,

recognising the special needs of threatened species, a number of flyway-level conservation action plans have been developed. These plans prioritise research and conservation for Siberian Crane (UNEP/CMS/ICF 2011), Eurasian Spoonbill *Platalea leucorodia* (Triplet et al. 2008), Spoon-billed Sandpiper (Zöckler et al. 2010), Lesser Flamingo *Phoeniconaias minor* (Childress et al. 2008), White-headed Duck *Oxyura leucocephala* (Hughes et al. 2006), Ferruginous Duck *Aythya nyroca* (Robinson and Hughes 2006) and Sociable Lapwing (*Vanellus gregarius*) (Sheldon et al. 2012). Proper implementation of these plans should achieve improvement in status of these threatened species and also improve conditions for other waterbirds.

In addition, the Convention on Biological Diversity (CBD), to which all countries in the region are signatories, provides a global mandate for conservation of all biodiversity, including waterbirds.

Along CAF, current network of protected areas and managed sites provides inadequate coverage for threatened and non-threatened waterbirds (Williamson et al. 2013). West/Central Asian Site Network established under CMS in 2007 (UNEP/CMS/ICF 2011) provides a framework for conservation of some important sites, although there is a need to enhance a geographic coverage of the network to include the whole south Asian region and the rest of the Central Asian Flyway.

It is important to involve local communities in conservation and encourage wise use of wetlands (Bosselmann et al. 2008), trying to balance needs of people and wild species. Awareness raising on importance of wetland habitats and threats to them is vital for their protection and continued existence. Involving local communities in coordinated training and large-scale monitoring can enhance their awareness of wetlands and wetland birds. It is also important to enhance public knowledge of the situation and involvement in solutions, as well as to gain support from multinational organisations in order to enact international protection measures. Many awareness raising efforts, such as World Wetland Day in February and World Migratory Bird Day in May are being actively implemented by government, NGO and local groups and communities. Wetland centers can help with CEPA (Wetland Link International 2012).

With increasing affluence in the region and the availability of high quality equipment, there is a growing interest in bird photography. While photographing waterbirds can increase awareness and engagement with conservation, there is also a growing pressure from photographers by disturbing feeding and resting birds, possibly negatively impacting survival, migration and breeding potential of birds. Similarly, wetland tourism can provide positive opportunities along with pressures (Fernando

et al. 2013). Strategically placed visitor centres can play a pivotal role in public education and awareness about wetlands and waterbirds (Do et al. 2015). However, buffer zones between tourists and sensitive areas are very important to protect birds from human and other disturbance (Weston et al. 2009).

Management actions

For management to be effective, we need to understand what species use the habitat and how they interact to form ecosystems, natural processes that sustain them and threats to these processes (Chatterjee et al. 2008). For many species, we need to understand more about their ecological status (particularly changes and threats) of breeding and staging areas, and major coastal wintering areas. Further studies about the role of increasing drought in Central Asia in changing breeding and staging area suitability are necessary. Also, in a region of large coast-dwelling human populations, there are questions of to what extent are coastal wintering areas under pressure from land-claim, mangrove destruction and other wetland habitat degradation and how these effects can be mitigated (Hua et al. 2015).

Management of wetlands requires coordinated multi-sectoral planning and implementation for realising needs of biodiversity conservation and local people (Mundkur 2005).

Habitat management is commonly used to maintain and enhance the value of semi-natural habitats where natural processes no longer create suitable conditions for desired species. Habitat restoration and creation is increasingly being used to increase the extent of ecologically important habitats in order to mitigate the impacts of anthropogenic development. Modification of past management techniques and introduction of new ones can provide additional benefits. In wetlands such techniques include manipulation of water levels or water quality, i.e. nutrient levels that are too high or too low, pH, pesticide residues or salinity (Ausden 2008). Other management actions for waterbirds can include control of invasive alien plant or animal species or exclusion of grazing animals.

Creating a diverse and heterogeneous complex of water bodies will support more waterbird species than a single lake of the same total surface area (Sebastian-Gonzales and Green 2014). Tidal Freshwater wetlands (Beauchard et al. 2013) as well as floodplains (Bartha et al. 2014) have been successfully restored. However, restoration might take a long time, for instance, in the case of salt marshes, it was estimated that 20 years are necessary to fully restore all ecological functions (Warren et al. 2002).

For some species artificial wetlands are believed to compensate for the loss of natural wetlands (Márquez-Ferrando et al. 2014). For instance,

saltpans have been found very important for migratory waders in India (Pandiyan et al. 2014). In a study in Spain it was found that while larger species used saltpans during winter and southward migration, smaller species were still dependent on mudflats for feeding (Dias et al. 2014). Others studies have not found alternative habitats satisfactory (Bellio et al. 2009), reinforcing that artificial wetlands provide only secondary habitat, most species are dependent on natural wetlands (Li et al. 2013). However, when found close to natural habitats, even aquaculture ponds can provide alternative roosting and supplemental foraging habitat (Choi et al. 2014).

Monitoring the outcomes of management

Monitoring of wildlife populations is essential if they, and sites on which they depend, are to be managed and conserved effectively. Monitoring is also required to assess the fulfilment of objectives of the Ramsar and Bonn Conventions. However, as both time and resources available for conservation are finite, actions need to be prioritised and monitoring schemes designed accordingly to identify sites or species for which conservation action is needed. For large-scale national monitoring schemes, it is necessary to collect and analyse count data at a range of spatial scales, relating population changes to established thresholds for conservation action (Greenwood et al. 1994).

Monitoring waterbird populations is important to evaluate the success of conservation and restoration activities. For instance, breeding colonial waterbirds have been used as indicators to evaluate the success of adaptive management of river flows (Kingsford and Auld 2003). In the case of Kissimmee River Restoration Project Pelecaniform, Ciconiiform and Anseriform species were integral components of the river-floodplain ecosystem before the river channel got straightened and deepened. However, after channelization these species have declined substantially. Restoration was expected to attract wading birds and waterfowl by reintroducing naturally fluctuating water levels, seasonal hydroperiods, and historic vegetation communities (Cheek et al. 2014). The authors found that evaluating wetland restoration success by monitoring wading birds and waterfowl relative to historical conditions is a practical means to measure the return of ecological integrity to a system. However, this relies on the availability of historical (reference) data. Cheek et al. (2014) advise that choosing species for monitoring which are of great interest to the public can be beneficial for communicating restoration goals and measures of success. However, restoration expectation targets should be formulated with multi-year running averages appropriate to the study site and study

species to help buffer against climatic or other stochastic events that can significantly affect monitoring data among years and seasons.

Balancing the needs of an expanding human population with the needs of wild species is currently one of the biggest challenges for conservation. As climate change is expected to affect the distribution and availability of suitable wetland habitats, these sites need to be created for the future as well as for the present (Bellisario et al. 2014). However, protection and management do work: waterbird species richness and abundance increased more rapidly in Ramsar wetlands than in non-designated wetlands (Kleijn et al. 2014). Over 70% of threatened migratory Anatidae are recorded in Ramsar sites, however only 10% of threatened non-migratory Anatidae are protected at the same level (Green 1996).

EAAFP

East Asian-Australasian Flyway Partnership (EAAFP) was formed in 2006 to protect migratory waterbirds and their habitats in this flyway. The partnership is informal and voluntary, consisting of 34 entities: 17 national governments, six inter-governmental organisations (Convention of Migratory Species Secretariat, Ramsar Convention Secretariat, Food & Agriculture Organisation UN, Convention of Arctic Flora and Fauna, Convention of Biological Diversity Secretariat and ASEAN Centre for Biodiversity) as well as 10 international non-governmental organizations and one international private enterprise.

The Partnership has specialist Working Groups and Task Forces that focus on particular species (Black-faced Spoonbill, Scaly-sided Merganser, Spoon-billed Sandpiper) and species groups (Anatidae, Cranes, Seabirds, Shorebirds), areas (Yellow Sea Ecoregion, Amur-Heilong) and threats (Avian Influenza). Additionally, there are task forces for the coordination of Colour marking, Monitoring populations and sites and a very successful CEPA (Communication, Education, Participation and Awareness) Working Group. CEPA activities include celebrating World Migratory Bird Day every year in many countries, providing educational material and maintaining communication among interest groups.

One of the aims of EAAFP is to identify key sites along the Flyway which, if conserved and effectively managed, can support the continued migration of different waterbird species in the Flyway. Currently there are 125 designated sites and another 900 potential sites (Fig. 3). All of these sites host migratory waterbirds in internationally important numbers, but unfortunately only some of them are formally protected. There is also a sister site program, pairing sites from different countries that share similar species or threats.

In collaboration with the Ramsar regional office, EAAFP provides training in wetland management and waterbird monitoring to site managers and promotes improved communication between scientists, site managers and policy makers. Currently, considerable monitoring is conducted at Flyway Network Sites, but limited amounts of data are being contributed to national and flyway level databases, such as Asian Waterbird Census. Greater waterbird count data sharing would provide a more informed understanding of changes in numbers and seasonal distribution. There are examples of international research collaboration (through tracking migratory shorebirds and ducks) and success stories from partners, such as examples of local community action for protection of wintering geese in Japan.

Conclusion and recommendations

It is crucial to identify species and sites at greatest risk, collect, analyse and share data across the flyway. New protected areas need to be created at all stages of migration, at breeding, stopover and non-breeding sites as a network of wetlands. Wetland habitats need to be adaptively managed under an overarching influence of climate change, considering the needs of people. Legislation and its enforcement need to be improved. For instance, hunting outside the legal period and/or inside protected areas is a common practice in various countries, and strengthening law enforcement will benefit waterbird populations. Conservation of long-distance migrants is an international matter, which depends on co-ordination of conservation activities and co-operation between countries.

References

- Ahmed**, A. 1996. Live bird trade in northern India., TRAFFIC-India report, New Delhi. **Ahmed**, A., and A. **Rahmani**. 2002. Illegal trade of waterbirds. Pages 65-68. *in* A. R. Rahmani and G. Ugra, editors. Birds of Wetlands and Grasslands: Proceedings of the Salim Ali Centenary Seminar on Conservation of Avifauna of Wetlands and Grasslands. Bombay Natural History Society, Mumbai, India.
- Antos**, M.J., G.C. **Ehmke**, C. L. **Tzaros**, and M.A. **Weston**. 2007. Unauthorised human use of an urban coastal wetland sanctuary: Current and future patterns. *Landscape and Urban Planning* **80**:173-183.
- Ausden**, M. 2008. Habitat Management for Conservation: A Handbook of Techniques. Oxford University Press.
- Bartha**, J., L.M. **Vlad**, D. **Toma**, D. **Toacă**, and D. **Cotiuşcă-Zaucă**. 2014. Rehabilitation and extension of wetlands within floodplains of embanked rivers. *Environmental Engineering and Management Journal* **13**:3143-3152.
- Batbayar**, N., J.Y. **Takekawa**, T. **Natsagdorj**, K.A. **Spragens**, and X. **Xiao**. 2014. Site Selection and Nest Survival of the Bar-Headed Goose (*Anser indicus*) on the Mongolian Plateau. *Waterbirds* **37**:381-393.

Beauchard, O., S. Jacobs, T. Ysebaert, and P. Meire. 2013. Avian response to tidal freshwater habitat creation by controlled reduced tide system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **131**:12-23.

Bellio, M. G., R. T. Kingsford, and S. W. Kotagama. 2009. Natural versus artificial – wetlands and their waterbirds in Sri Lanka. *Biological Conservation* **142**:3076-3085.

Bellisario, B., F. Cerfolli, and G. Nascetti. 2014. Climate effects on the distribution of wetland habitats and connectivity in networks of migratory waterbirds. *Acta Oecologica* **58**:5-11.

BirdLife International. 2015. IUCN Red List for birds. <http://www.birdlife.org>. Accessed 20 Feb 2015.

Boere, G. C., and D. A. Stroud. 2006. The flyway concept: what it is and what it isn't. Pages 40-47. *in* G. C. Boere, C. A. Galbraith, and D. A. Stroud, editors. *Waterbirds around the world*. The Stationery Office, Edinburgh, UK.

Bosselmann, K., R. Engel, and P. Taylor. 2008. Governance for Sustainability – Issues, Challenges, Successes., IUCN Environmental Policy and Law Paper No. 70., Gland, Switzerland.

Bucknill, J. A. 1924. The disappearance of of the Pink-headed Duck (*Rhodonessa caryophyllacea* Lath.). *Ibis* **66**:146-151.

Cao, L., M. A. Barter, and X. Wang. 2008. Saunders's Gull: a new population estimate. *Bird Conservation International* **18**:301-306.

Cappelle, J., D. Zhao, M. Gilbert, M. I. Nelson, S. H. Newman, J. Y. Takekawa, N. Gaidet, D. J. Prosser, Y. Liu, P. Li, Y. Shu, and X. Xiao. 2014. Risks of Avian Influenza Transmission in Areas of Intensive Free-Ranging Duck Production with Wild Waterfowl. *EcoHealth* **11**:109-119.

Chan, S., S. Chen, and H.-w. Yuan. 2010. International Single Species Action Plan for the Conservation of the Chinese Crested Tern (*Sterna bernsteini*). BirdLife International Asia Division, Tokyo, Japan and CMS Secretariat, Bonn, Germany.

Chatterjee, A., B. Phillips, and D. A. Stroud. 2008. *Wetland Management Planning. A guide for site managers.*, WWF, Wetlands International, IUCN & Ramsar Convention.

Cheek, M.D., G. E. Williams, S.G. Bousquin, J. Colee, and S. L. Melvin. 2014. Interim Response of Wading Birds (Pelecaniformes and Ciconiiformes) and Waterfowl (Anseriformes) to the Kissimmee River Restoration Project, Florida, U.S.A. *Restoration Ecology* **22**:426-434.

Chen, J., L. Zhou, B. Zhou, R. Xu, W. Zhu, and W. Xu. 2011. Seasonal dynamics of wintering waterbirds in two shallow lakes along Yangtze River in Anhui Province. *Zoological Research* **32**:540-548.

Childress, B., S. Nagy, and B. Hughes. 2008. International Single Species Action Plan for the Conservation of the Lesser Flamingo (*Phoeniconaias minor*). CMS Technical Series No. 18, AEW Technical Series No. 34., Bonn, Germany.

Choi, C., X. Gan, N. Hua, Y. Wang, and Z. Ma. 2014. The Habitat Use and Home Range Analysis of Dunlin (*Calidris alpina*) in Chongming Dongtan, China and their Conservation Implications. *Wetlands* **34**:255-266.

Chowdhury, S.U., M. Foysal, D.K. Das, S. Mohsanin, M.A. Abu Diyan, and A. B.M.S. Alam. 2011. Seasonal occurrence and site use by shorebirds at Sonadia Island, Cox's Bazar, Bangladesh. Wader Study Group Bulletin **118**:77-81.

Crossland, A. C., A. W. Sitorus, and A. S. Sitorus. 2014. Land use change impacts shorebird habitat at an important site for Javan Plover *Charadrius javanicus* and Sanderling *Calidris alba* in Java, Indonesia. Stilt **66**:30-36.

Daryadel, E., and F. Talaei. 2014. Analytical Study on Threats to Wetland Ecosystems and their Solutions in the Framework of the Ramsar Convention. International Journal of Social, Management, Economics and Business Engineering **8**:1970-1980.

Davidson, N. C. 2014. How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. Marine and Freshwater Research **65**:934-941.

Dias, M. P., M. Lecoq, F. Moniz, and J. Rabaca. 2014. Can Human-made Salt pans Represent an Alternative Habitat for Shorebirds? Implications for a Predictable Loss of Estuarine Sediment Flats. Environmental Management **53**:163-171.

Do, Y., J. Y. Kim, M. Lineman, D.-K. Kim, and G.-J. Joo. 2015. Using internet search behavior to assess public awareness of protected wetlands. Conservation Biology **29**:271-279.

Eagles-Smith, C.A., and J.T. Ackerman. 2014. Mercury bioaccumulation in estuarine wetland fishes: Evaluating habitats and risk to coastal wildlife. Environmental Pollution **193**:147-155.

FAO, editor. 2007. Wild Birds and Avian Influenza: an introduction to applied field research and disease sampling techniques. FAO, Rome.

Fernando, S., L. Jothirathna, and N. M. Shariff. 2013. Wetland ecotourism in Sri Lanka: Issues and challenges. Geografia. Malaysian Journal of Society and Space **9**:99-105.

Fox, A.D., L. Cao, Y. Zhang, M.A. Barter, M. Zhao, F. Meng, and S. Wang. 2011. Declines in the tuber-feeding waterbird guild at Shengjin Lake National Nature Reserve, China – a barometer of submerged macrophyte collapse. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems **21**:82-91.

Ghabour, T. K., I. S. Rahim, and R. S. Morgan. 2013. Heavy Metals Status of some Wetlands of Egypt. Journal of Applied Sciences Research **9**:4345-4350.

Green, A. J. 1996. Analysis of globally threatened Anatidae in relation to threats, distribution, migration patterns, and habitat use. Conservation Biology **10**:1435-1445.

Greenwood, J. J. D., S. R. Baillie, R. D. Gregory, W. J. Peach, and R. J. Fuller. 1994. Some new approaches to conservation monitoring of British breeding birds. Ibis **137**:S16-S28.

Grodsky, S. M., C. S. Jennelle, and D. Drake. 2013. Bird Mortality at a Wind-Energy Facility Near a Wetland of International Importance. The Condor **115**:700-711.

Hagy, H. M., S. C. Yaich, J. W. Simpson, E. Carrera, D. A. Haukos, W. C. Johnson, C. R. Loesch, F. A. Reid, S. E. Stephens, R. W. Tiner, B. A. Werner,

and G. S. Yarris. 2014. Wetland issues affecting waterfowl conservation in North America. *Wildfowl* 4:343-367.

Haig, S. M., D. W. Mehlman, and L. W. Oring. 1998. Avian movements and wetland connectivity in landscape conservation. *Conservation Biology* 12:749-758.

Harris, D.J., and C. Mirande. 2013. A global overview of cranes: status, threats and conservation priorities. *Chinese Birds* 4:189-209.

Hua, N., K. Tan, Y. Chen, and Z. Ma. 2015. Key research issues concerning the conservation of migratory shorebirds in the Yellow Sea region. *Bird Conservation International* 25:38-52.

Hughes, B., J. A. Robinson, A. J. Green, Z. W. D. Li, and T. Mundkur. 2006. International Single Species Action Plan for the Conservation of the White-headed Duck *Oxyura leucocephala.*, CMS Technical Series No. 13, AEW Technical Series No. 8., Bonn, Germany.

Iverson, S.A., A. Gavrillov, T.E. Katzner, J.Y. Takekawa, T.A. Miller, W. Hagemeijer, T. Mundkur, B. Sivananinthaperumal, C.C. Demattos, L. a. S. Ahmed, and S.H. Newman. 2011. Migratory movements of waterfowl in Central Asia and avian influenza emergence: sporadic transmission of H5N1 from east to west. *Ibis* 153:279–292.

Iwamura, T., H. P. Possingham, I. Chadès, C. D. T. Minton, N. J. Murray, D. I. Rogers, E. A. Treml, and R. A. Fuller. 2013. Migratory connectivity magnifies the consequences of habitat loss from sea-level rise for shorebird populations. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 280:20130325.

Jiang, H.X., Y.Q. Hou, G.Z. Chu, F.W. Qian, H. Wang, G.G. Zhang, and Z. G. M. 2010. Breeding population dynamics and habitat transition of Saunders's Gull *Larus saundersi* in Yangcheng National Nature Reserve, China. *Bird Conservation International* 20:13-24.

Kanstrup, N. 2006. Sustainable harvest of waterbirds: a global review. Pages 98-106. *in* G. C. Boere, C. A. Galbraith, and D. A. Stroud, editors. *Waterbirds around the world.* The Stationery Office, Edinburgh.

Kaushik, T. K., and R. C. Gupta. 2014. Deteriorating rural ponds : A threat to overseas migratory wetland birds in Kurukshetra suburbs, Haryana, India. *Journal of Applied and Natural Science* 6:570-577.

Kingsford, R. T., and K. Auld. 2003. *Waterbird breeding in the Macquarie Marshes – a guide to river health.*, National Parks and Wildlife Service (NSW).

Kleijn, D., I. Cherkaoui, P. W. Goedhart, J. van der Hout, and D. Lammertsma. 2014. Waterbirds increase more rapidly in Ramsar-designated wetlands than in unprotected wetlands. *Journal of Applied Ecology* 51:289-298.

Lahkar, D., H. K. Sahu, and S. Rahman. 2013. Status of the waterbirds of Sunabeda Wildlife Sanctuary, Odisha, India. *Indian Forester* 139:906-911.

Lai, X., D. Shankman, C. Huber, H. Yesou, Q. Huang, and J. Jiang. 2014. Sand mining and increasing Poyang Lake's discharge ability: A reassessment of causes for lake decline in China. *Journal of Hydrology* 519:1698-1706.

Li, D., S. Chen, H. Lloyd, S. Zhu, K. Shan, and Z.-W. Zhang. 2013. The importance of artificial habitats to migratory waterbirds within a natural/artificial

wetland mosaic, Yellow River Delta, China. *Bird Conservation International* **23**:184-198. **Li, D., Y. Ding, Y. Yuan, H. Lloyd, and Z.-W. Zhang.** 2014. Female tidal mudflat crabs represent a critical food resource for migratory Red-crowned Cranes in the Yellow River Delta, China. *Bird Conservation International* **24**:416-428. **Li, D., Z. Wei, A. Bloem, S. Delany, G. Martakis, and J. O. Quintero.** 2009. Status of Waterbirds in Asia – Results of the Asian Waterbird Census: 1987-2007. Wetlands International, Kuala Lumpur, Malaysia.

Lowe, S., M. Browne, S. Boudjelas, and M.De Poorter. 2000. 100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database. Invasive Species Specialist Group, Auckland, New Zealand.

Mackinnon, J., Y.I. Verkuil, and N. Murray. 2012. IUCN situation analysis on East and Southeast Asian intertidal habitats, with particular reference to the Yellow Sea (including the Bohai Sea). IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.

Márquez-Ferrando, R., J. Figuerola, J. C. E. W. Hooijmeijer, and T. Piersma. 2014. Recently created man-made habitats in Doñana provide alternative wintering space for the threatened Continental European black-tailed godwit population. *Biological Conservation* **171**:127-135.

McInnes, R. J. 2013. Recognizing Ecosystem Services from Wetlands of International Importance: An Example from Sussex, UK. *Wetlands* **33**:1001-1017.

Meine, C. D., and G.W. Archibald. 1996. The cranes – Status survey and conservation action plan. IUCN, Gland, Switzerland.

Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends*. Island Press, Washington.

Mundkur, T. 2005. Building bridges for migratory waterbird conservation in the Central Asian Flyway. *Indian Birds* **1**:46-47.

Murray, N. J., Z. Ma, and R. A. Fuller. in press. Tidal flats of the Yellow Sea: A review of ecosystem status and anthropogenic threats. *Austral Ecology*.

Namgail, T., J. Y. Takekawa, B. Sivananthaperumal, G. Arendran, P. Sathiyaselvam, T. Mundkur, T. McCracken, and S. H. Newman. 2011. Ruddy Shelduck *Tadorna ferruginea* home range and habitat use during the non-breeding season in Assam, India. *Wildfowl* **61**:182-193.

Nammeer, P. O., J. Praveen, T. George, B. Sreekumar, and C. Sashikumar. 2015. Long-term population trends of Waterbirds in Kerala (1987-2014). *ENVIS*.

Ostrowski, S., A. M. Rajabi, and H. Noori. 2008. Birds and mammals in Dasht-e Nawar, Afghanistan: occurrence and hunting pressure, 2007 surveys., Unpublished report. Wildlife Conservation Society, New York.

Pain, D. J., R. Gargi, A. A. Cunningham, A. Jones, and V. Prakash. 2004. Mortality of globally threatened Sarus cranes *Grus antigone* from monocrotophos poisoning in India. *Science of the Total Environment* **326**:55-61.

Pandiyan, J., B. Naresh, and R. Nagarajan. 2014. Temporal variations of shorebirds and benthic community, traditional salt pans of east coast of southern India. *International Journal of Pure and Applied Zoology* **2**:14-25.

Péron, G., Y. Ferrand, G. Leray, and O. Gimenez. 2013. Waterbird demography as indicator of wetland health: The French-wintering common snipe population. *Biological Conservation* **164**:123-128.

Pittie, A., and S. Taher. 2004. Mid-winter Waterfowl Census in Andhra Pradesh: 1987-1996., BSAP, Hyderabad, India.

Ramsar Convention Secretariat. 2013. The Ramsar Convention Manual: a guide to the Convention on Wetlands (Ramsar, Iran, 1971). Ramsar Convention Secretariat, Gland, Switzerland.

Robinson, J. A., and B. Hughes. 2006. International Single Species Action Plan for the Conservation of the Ferruginous Duck *Aythya nyroca.*, CMS Technical Series No. 12, AEWA Technical Series No. 7., Bonn, Germany.

Runge, C.A., T. G. Martin, H. P. Possingham, S. G. Willis, and R. A. Fuller. 2014. Conserving mobile species. *Frontiers in Ecology and the Environment* **12**:395-402.

Sebastian-Gonzales, E., and A. J. Green. 2014. Habitat Use by Waterbirds in Relation to Pond Size, Water Depth, and Isolation: Lessons from a Restoration in Southern Spain. *Restoration Ecology* **22**:311-318.

Seitre, R., and J. Seitre. 1992. Causes of land-bird extinctions in French Polynesia. *Oryx* **26**:215-222.

Shao, M., and J. Jiang. 2014. Population sizes and group characteristics of Siberian Crane *Leucogeranus leucogeranus* and Hooded Crane *Grus monacha* in Poyang Lake Wetland. *Zoological Research* **35**:1-7.

Sheldon, R. D., M. A. Koshkin, J. Kamp, S. Dereliev, P. F. Donald, and S. Jbour. 2012. International Single Species Action Plan for the Conservation of the Sociable Lapwing (*Vanellus gregarius*). CMS Technical Series No. 28, AEWA Technical Series No. 47., Bonn, Germany.

Sutherland, W. J., J. A. Alves, T. Amano, C. H. Chang, N. C. Davidson, C. M. Finlayson, J. A. Gill, R. E. Gill Jr, P. M. Gonzalez, T. G. Gunnarsson, D. Kleijn, C. J. Spray, T. Székely, and D. B. A. Thompson. 2012. A horizon scanning assessment of current and potential future threats to migratory shorebirds. *Ibis* **154**:663-679.

Takano, S., and Y. Henmi. 2012. The influence of constructing a Shinkansen bridge on Black-faced Spoonbills *Platalea minor* wintering in Kyushu, Japan. *Ornithological Science* **11**:21-28.

Tayefeh, F. H., M. Zakaria, H. Amini, S. Ghasemi, and M. Ghasemi. 2011. Breeding waterbird populations of the islands of the Northern Persian Gulf, Iran. *Podoces* **6**:49-58.

Tran, T., J. A. Barzen, S. Choowaew, J. M. Engels, V. N. Duong, A. M. Nguyen, K. Inkhavilay, S. Kim, S. Rath, B. Gomotean, X. T. Le, K. Aung, H. D. Nguyen, R. Nordheim, H. S. T. Lam, D. M. Moore, and S. Wilson. 2014. Persistent organic pollutants in wetlands of the Mekong Basin: U.S. Geological Survey Scientific Investigations Report 2013–5196.

Triplet, P., O. Overdijk, M. Smart, S. Nagy, M. Schneider-Jacoby, E. S. Karauz, C. Pigniczki, S. Baha El Din, J. Kralj, A. Sandor, and J.G. Navedo.

2008. International Single Species Action Plan for the Conservation of the Eurasian Spoonbill *Platalea leucorodia*., AEW Technical Series No.35., Bonn, Germany.

UNEP/CMS/ICF. 2011. Conservation measures for the Siberian Crane, Fifth Edition. Technical Report Series No 23., UNEP/CMS Secretariat, Bonn, Germany.

van der **Van**, J. 1987. Asian Waterfowl 1987. Midwinter bird observations in some Asian countries., IWRB, Slimbridge.

Warren, R.S., P.E. **Fell**, R. **Rozsa**, A.H. **Brawley**, A.C. **Orsted**, E.T. **Olson**, V. **Swamy**, and W.A. **Niering**. 2002. Salt Marsh Restoration in Connecticut: 20 Years of Science and Management. Restoration Ecology **10**:497-513.

Weston, M.A., M.J. **Antos**, and H.K. **Glover**. 2009. Birds, buffers and bicycles: a review and case study of wetland buffers. The Victorian Naturalist **126**:79-86.

Wetland Link International. 2012. Developing a wetland centre.

Wetlands International. 2012. Waterbird Population Estimates., Wetlands International, Wageningen, The Netherlands.

Williamson, L., M. **Hudson**, M. **O'Connell**, N. C. **Davidson**, R. **Young**, T. **Amano**, and T. **Székely**. 2013. Areas of high diversity for the world's inland-breeding waterbirds. Biodiversity and Conservation **22**:1501-1512.

Wood, C., H. **Tomida**, K. **Jin-Han**, K.-S. **Lee**, H.-J. **Cho**, S. **Nishida**, J. **Ibrahim**, W.-H. **Hur**, H.-J. **Kim**, S.-H. **Kim**, H. **Koike**, G. **Fujita**, H. **Higuchi**, and T. **Yahara**. 2013. New perspectives on habitat selection by the Black-faced Spoonbill *Platalea minor* based upon satellite telemetry. Bird Conservation International **23**:495-501.

Yerokhov, S. 2013. The current status of the Lesser White-fronted Goose *Anser erythropus* in Kazakhstan: monitoring, threats and conservation measures. Ornis Norvegica **36**:47-51.

Zedler, J.B., and S. **Kercher**. 2004. Causes and consequences of invasive plants in wetlands: opportunities, opportunists, and outcomes. Critical Reviews in Plant Science **23**:431-452.

Zhang, Y., L. **Cao**, M.A. **Barter**, A.D. **Fox**, M. **Zhao**, F. **Meng**, H. **Shi**, Y. **Jiang**, and W. **Zhu**. 2011. Changing distribution and abundance of Swan Goose *Anser cygnoides* in the Yangtze River floodplain: the likely loss of a very important wintering site. Bird Conservation International **21**:36-48.

Zöckler, C., E.E. **Syroechkovskiy**, and G. **Bunting**. 2010. International Single Species Action Plan for the Conservation of the Spoon-billed Sandpiper (*Eurynorhynchus pygmeus*). BirdLife International Asia Division, Tokyo, Japan; CMS Secretariat, Bonn, Germany.

Резюме

Юдит К. Шабо. Экологический кризис в Восточной Азии и роль международной кооперации в предотвращении падения численности птиц

Приливно-отливные зоны восточных побережий Азии – самые угрожаемые местообитания перелетных птиц. За последние 50 лет только вдоль побережий Желтого моря было осушено 50-80% таких территорий, что привело к существенному сокращению численности мигрирующих здесь

птиц в Южной Корее. Рассмотрены два из 9 выделяемых на Земле пролетных путей (схема) – Восточно-Азиатский (ВА; 30 стран, 182 вида водоплавающих и околоводных птиц, в т.ч. 29 глобально-угрожаемых и около-угрожаемых видов) и Центральнo-Азиатский (ЦА; 22 страны, включая российский Дальний Восток; 270 видов мигрантов, в т.ч. 33 глобально-угрожаемых и 13 около-угрожаемых видов). Перечень 32 видов ВА и ЦА, численность которых падает из-за потери мест зимовки и остановок во время миграций, включая характеристику причин сокращения западной и восточной популяций стерха. Созданная в Индии в 1987 г. волонтерская организация, охватывающая ряд стран Южной Азии, реализует программу мониторинга состояния водно-болотных угодий ЦА и популяционных трендов останавливающихся и зимующих здесь птиц, а также выявляет современные для них угрозы (потеря и загрязнение водоемов, плотины, ветровые электрогенераторы, инвазии водяного гиацинта и других чуждых видов, распространение патогенных организмов, охота и браконьерство, фактор беспокойства, в т.ч. от фотографов и экотуристов). Характеристика деятельности учрежденной в 2006 г. специализированной международной организации – «Партнерства ВА», в которую объединились правительственные департаменты 17 стран, 6 межгосударственных и 10 международных общественных организаций. Партнерство координирует мониторинг и меры по сохранению водно-болотных угодий и населяющих их птиц. Рабочими группами Партнерства на обширной территории ВА определены 125 ключевых точек мониторинга и особой охраны мигрирующих водных птиц и их местообитаний и еще около 700 таких мест намечено учредить в будущем (картосхема). Организовано обучение специалистов и волонтеров для реализации этого масштабного проекта. Предложены меры по усилению международного сотрудничества, направленного на предотвращение дальнейшего сокращения численности мигрирующих водных птиц и их местообитаний.

Содержание

<i>А.Ф. Ковшарь, Я.А. Вискне, В.М. Галушин.</i> Хроника орнитологических конференций Северной Евразии (1956-2010).....	5
<i>Н.В. Зеленков.</i> Авифауны Азии в мезозое и кайнозое (история становления современных сообществ птиц).....	37
<i>Е.А. Коблик, Н.В. Зеленков.</i> Что происходит с макросистематикой птиц? Четверть века после системы Сибли.....	74
<i>Редькин Я.А., Архипов В.Ю., Волков С.В., Мосалов А.А., Коблик Е.А.</i> Вид или не вид? Спорные таксономические трактовки птиц Северной Евразии.....	104
<i>Н.В. Зеленков.</i> Методы филогенетики и эволюционной биологии: достижения и ограничения.....	138
<i>Ф.Я. Дзержинский.</i> Морфофункциональные индикаторы как опора при составлении обновленных характеристик видов и таксонов птиц.....	165
<i>К.Е. Михайлов.</i> Морфогенез и экогенез в эволюции птиц: их нетождественность и её последствия.....	8 1
<i>В.Ю. Ильяшенко.</i> Эволюция пуховых покровов птенцов.....	204
<i>В.А. Паевский.</i> Современная систематика вьюрковых птиц: соотношение результатов молекулярных и морфологических исследований.....	227
<i>В.К. Рябицев.</i> Стратегии и тактики авифаунистики.....	242
<i>В.М. Галушин, Авданин В.О., Бабушкин М.В., Глазов П.М., Захарова Н.Ю., Кузнецов А.В.</i> Адаптационный потенциал птиц и современные условия его реализации.....	252
<i>В.А. Зубакин.</i> Развитие колониальности в отряде Ржанкообразных.....	282
<i>Г.А. Носков, Т.А. Рымкевич.</i> Анализ механизмов внутривидовой изменчивости сезонных явлений и структур годовых циклов птиц на пространстве ареала.....	304
<i>А.Ф. Ковшарь.</i> Орнитология в Казахстане за последние 50 лет (1965-2015).....	326
<i>А.А. Романов.</i> Итоги и перспективы изучения фауны и населения птиц гор Азиатской Субарктики.....	359
<i>И.М. Марова, Д.А. Шипилина.</i> Гибридные зоны у птиц: морфологические, биоакустические и генетические аспекты.....	373
<i>И.Р. Бёме, М.Я. Горецкая.</i> Вокальная коммуникация птиц: новые проблемы, загадки, поиски решений.....	396

<i>В.В. Иваницкий.</i> Песня птиц как микрокосм современной науки: между биоакустикой и лингвистикой.....	418
<i>Ю.И. Мельников.</i> Сопряженный анализ динамики авифауны и климата континентальных озер Северной Азии в XX – начале XXI ст. (на примере озера Байкал).....	436
<i>А.В. Давыгора.</i> Актуальные проблемы изучения генезиса региональных авифаун.....	458
<i>И.В. Карякин, А.С. Левин, А.В. Мошкин, Э.Г. Николенко.</i> Балобан в России и Казахстане.....	473
<i>М.В. Калякин, И.В. Палько, С.С. Гоголева, Е.Н. Зубкова, Л.П. Корзун.</i> К экологии тропических лесных птиц Юго-Восточной Азии: роль и место отдельных видов в экосистеме.....	531
<i>Judit K Szabo.</i> Ecological crisis in East Asia and the role of international cooperation in halting avian declines [Ю.К. Шабо. Экологический кризис в Восточной Азии и роль международной кооперации в предотвращении падения численности птиц].....	548
Содержание.....	569

Contents

<i>A.F. Kovshar, Ja.A. Viksne, VM Galushin.</i> Survey of ornithological conferences of Northern Eurasia (1956-2010).....	5
<i>N.V. Zelenkov.</i> Mesozoic and Cenozoic avian faunas of Asia (the history the formation of the modern communities).....	37
<i>E.A. Koblik, N.V. Zelenkov.</i> What is happening with the macrosystematics of birds? 25 years after the system of Sibley	74
<i>Ya.A. Red'kin, V.Yu. Arkhipov, S.V. Volkov, A.A. Mosalov, E.A. Koblik.</i> Species or non species? Controversial taxonomic treatments of birds of Northern Eurasia.....	104
<i>N.V. Zelenkov.</i> Modern methods of systematics and evolutionary biology: advances and limitations	138
<i>F.Ya. Dzerzhinsky.</i> Morpho-functional indicators as a support in working out renewed synopses of avian species and groups	165
<i>K.E. Mikhailov.</i> Non-congruence of morphogenesis and ecogenesis in the evolution of birds and its consequences.....	181
<i>V.Yu. Ilyashenko.</i> Evolution of downy nestling covers	204
<i>V.A. Payevsky.</i> Present-day systematics of true finches (Fringillidae): the relation of morphological and molecular studies.....	227
<i>V.K. Ryabitsev.</i> Avifaunistic: Strategies and Tactics	242

<i>V.M. Galushin, V.O. Avdanin, M.V. Babushkin, P.M. Glazov, N.Ju. Zakharova, A.V. Kuznetsov.</i> Adaptive capacity of birds and recent conditions for its effectiveness	252
<i>V.A. Zubakin.</i> Development of coloniality in Charadriiformes.....	282
<i>G.A. Noskov. T.A.Rymkevich.</i> Analysis of the mechanisms of the intraspecies variability of seasonal events and annual cycle structures in birds across the species distribution range.....	304
<i>A.F. Kovshar.</i> Ornithology in Kazakhstan in the last 50 years (1965-2015)	326
<i>A.A. Romanov.</i> Results and prospects for study of bird fauna and populations along mountain Asiatic Subarctic.....	359
<i>I.M. Marova, D.A. Shipilina.</i> Hybrid zones in birds: morphological, bioacoustics and genetic aspects	373
<i>I.R. Boeme, M.Y. Goretskaya.</i> Vocal communication of birds: new problems, puzzles, solutions search.....	396
<i>V.V. Ivanitskii.</i> Bird songs as a microcosm of modern science: between bioacoustics and linguistics.....	418
<i>Y.I. Mel'nikov.</i> Involving analysis of dynamics of Bird fauna and climate on continental Lakes of North Asia in the 20th – early 21st Centuries (as an example of Lake Baikal)	436
<i>A.V. Davygora.</i> Vital problems of genesis of regional avifauna	458
<i>I.V. Karyakin, A.S. Levin, A.V. Moshkin, E.G. Nikolenko.</i> Saker Falcon in Russia and Kazakhstan.....	473
<i>M.V. Kalyakin, I.V. Palko, S.S. Gogoleva, E.N. Zubkova, L.P. Korzoun.</i> To the ecology of tropical forest birds of SA Asia: the role of selected groups and species in ecosystem.....	531
<i>Judit K. Szabo.</i> Ecological crisis in East Asia and the role of international cooperation in halting avian declines.....	548
Contents	569

**XIV МЕЖДУНАРОДНАЯ
ОРНИТОЛОГИЧЕСКАЯ
КОНФЕРЕНЦИЯ
СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ
(Алматы, 18-24 августа 2015 г.)**

II. Доклады

Ответственный редактор

А.Ф. Ковшарь

Формат 60x84/16 Бумага офсетная. Печать офсетная.
Объем 32,32 усл. п. л. Тираж 500 экз.
Отпечатано в ТОО «BTS Print» Алматы, ул. Римского-Корсакова, 3