



ТРУДЫ

Мензбировского орнитологического общества

Том 3

Zoological Museum of Moscow State University
The Menzbier Ornithological Society

ARCHIVES
of the Menzbier
Ornithological Society

Volume 3

Debatable Questions
of Ornithology

To the 100-years of A.K. Rustamov (1917–2005)

KMK Scientific Press Ltd.

Moscow ❖ 2017

Зоологический музей МГУ имени М.В. Ломоносова
Мензбирова орнитологическое общество

ТРУДЫ
Мензбирова
орнитологического общества

Том 3

Дискуссионные вопросы
орнитологии

К 100-летию А.К. Рустамова (1917–2005)

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2017

УДК 598.2(066)+598.2(47+57)Рустамов А.К.
ББК 28.693.35я434+28.693.35д(2)Рустамов А.К.
Д48

Составители и ответственные редакторы:

М.В. Калякин, д.б.н., вице-президент МОО

А.В. Белоусова, к.б.н., секретарь МОО

Дискуссионные вопросы орнитологии. К 100-летию А.К. Рустамова (1917–2005). Труды Мензбирова орнитологического общества, том 3. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2017. 254 с.

Третий том Трудов МОО посвящён столетию Анвера Кеюшевича Рустамова — выдающегося учёного и организатора науки. В этом томе собраны статьи по актуальным и дискуссионным вопросам современной орнитологии, включая эволюцию, макро- и микросистематику, методические подходы к фаунистическим исследованиям и др.

Debatable Questions of Ornithology. To the 100-years of A.K. Rustamov (1917–2005). Archives of the Menzbier Ornithological Society, Volume 3. Moscow: KMK Scientific Press. 2017. 254 p.

The third volume of MOS Archives is dedicated to the 100-years jubilee of Anver Keyushevich Rustamov — outstanding scientist and science's facilitator. The papers that gathered at this volume presented the actual and debatable questions of modern ornithology, including evolution, micro- and macrosystematics, methodology approach to the faunistic researches and others.

Содержание

Contents

Предисловие	7
Preface	7
Зеленков Н.В. К истории авифаун аридного пояса Азии	9
Zelenkov N.V. On the history of the Asian arid belt avifaunas.....	9
Зиновьев А.В. Опыт морфо-экологической реконструкции локомоторного аппарата ископаемых птиц	29
Zinoviev A.V. To the morpho-ecological reconstruction of the locomotor apparatus of the extinct birds	29
Михайлов К.Е. Сложность дивергенции и структура вида у птиц.....	40
Mikhailov K.E. Dimensions of divergence and species concept in birds	40
Панов Е.Н. Оперение птиц и доктрина полового отбора.....	68
Panov E.N. Bird plumage and the sexual selection doctrine	68
Мосалов А.А., Коблик Е.А. Окрасочные признаки, как маркёры базальных групп певчих воробьиных (Oscines, Passeriformes, Aves).....	96
Mosalov A.A., Koblik E.A. Plumage patterns as markers of songbird (Oscines, Passeriformes, Aves) basal groups	96
Редькин Я.А., Лукьянчук О.А. Копетдагский ополовник <i>Aegithalos caudatus rustamovi</i> subsp. nova	112
Red'kin Ya.A., Lukyanchuk O.A. The Kopetdagh Long-tailed Tit <i>Aegithalos caudatus rustamovi</i> subsp. Nova	112
Марова И.М., Антипов В.А., Иваницкий В.В. Популяционно-географическая изменчивость песни птиц	121
Marova I.M., Antipov V.A., Ivanitskii V.V. Population and geographic variation in avian song	121
Калякин М.В., Волцит О.В. Атлас гнездящихся птиц Европейской России и вечные вопросы фаунистики	138
Kalyakin M.V., Voltzit O.V. Atlas of breeding birds of European Russia and general themes of bird fauna researches	138

Соколов Л.В. Связь сроков прилёта птиц в разных регионах России с температурным режимом	157
Sokolov L.V. Relationship between arrival times of birds in different regions of Russia and temperature regimen	157
Паевский В.А. Этимологический анализ латинских названий птиц Палеарктики: факты и история.....	181
Paevsky V.A. Ethymological analysis of latin names of Palearctic birds: the data and history	181
Белоусова А.В. По каким критериям виды птиц попадают в Красную книгу России...	200
Belousova A.V. By what criteria birds are included in Russian Red Book.....	200
Галушин В.М., Дроздов Н.Н. Блистательный успех А.К. Рустамова — великолепная организация XIV Генеральной Ассамблеи Международного союза охраны природы	209
Galushin V.M., Drozdov N.N. Brilliant success of A.K. Rustamov — excellent organization of the XIV General Assembly of the International Union for Conservation of Nature	209
Рустамов Э.А., Белоусова А.В. О научном наследии академика Анвера Кеюшевича Рустамова (1917–2005).....	215
Rustamov E.A., Belousova A.V. About scientific inheritance of acad. Anver Keyushevich Rustamov (1917–2005).....	215

Предисловие

Preface

В настоящий сборник вошли статьи учёных, в работах которых отражены быстро развивающиеся направления научных исследований — горячие точки современной орнитологии. Идея составителей — собрать в одном томе статьи по самым животрепещущим и обсуждаемым вопросам, — принесла свои плоды. В сборнике представлены следующие дискуссионные вопросы: куда ведёт нас современное увлечение геносистематикой (К.Е. Михайлов), каким образом из накопившегося большого числа данных по фаунистике можно выйти на новый уровень научного синтеза (М.В. Калякин, О.В. Волцит), в чём слабость доктрины полового отбора (Е.Н. Панов), как по-новому можно интерпретировать географические и популяционные вариации в пении птиц (И.М. Марова, В.А. Антипов, В.В. Иваницкий). Интересный подход продемонстрирован в исследованиях близкородственных связей у сестринских клад *Corvides* и *Passerides* (А.А. Мосалов, Е.А. Коблик). Приятно отметить, что активно развиваются новые подходы в палеонтологических исследованиях, в чём безусловная заслуга учеников корифея в этой области — Е.Н. Курочкина (1940–2011): в сборнике безупречным классическим языком изложены результаты изучения ископаемых фаун аридного пояса (Н.В. Зеленков) и описан подход к детальной реконструкции мягких тканей ископаемых птиц (А.В. Зиновьев). Кроме того, в сборнике представлены обобщённые результаты длительного мониторинга фенологии прилёта мигрирующих видов

(Л.В. Соколов), которые проливают новый свет на такой сложный и животрепещущий вопрос, как влияние изменений климата на различные стороны биологии птиц. Следует отметить, что связь, перекличка и даже наличие контраргументов в разных статьях свидетельствует о том, что выбор авторов оказался, по крайней мере, интересным. В сборнике планировалось представить концептуальные вопросы, и можно надеяться, что это удалось: авторы любезно согласились поделиться наиболее важными идеями из, возможно, их будущих книг, и таким образом привлечь к этим идеям внимание их будущих читателей.

Надеемся, что в этом и состоит преемственность в науке: нам трудно спрогнозировать, какими путями она будет развиваться, но важные и интересные публикации могут определять направление её развития на много лет вперёд... Так же, как определяли будущее науки такие учёные, как Г.П. Дементьев, а за ним и его многочисленные ученики, в том числе А.К. Рустамов.

Сборник посвящён светлой памяти академика Анвера Кеюшевича Рустамова — крупного учёного и организатора науки, труды которого до сих пор не потеряли своего значения. Две статьи сборника (В.М. Галушина и Н.Н. Дроздова, а также Э.А. Рустамова и А.В. Белоусовой) посвящены научному наследию Анвера Кеюшевича, они стали своеобразным мостиком между нашим недавним замечательным прошлым и живым, активно действующим настоящим. Прекрасным

продолжением традиций отечественной орнитологии явилась статья с описанием нового подвида ополовника из Туркменистана (Я.А. Редькин, О.А. Лукьянчук), получившего имя в честь А.К. Рустамова, что для памяти любого учёного важно как признание его заслуг и своеобразный памятник.

Отрадно отметить, что сборник вышел под логотипами Зоологического музея МГУ, в стенах которого во второй половине 1940-х и в 1950-х гг. происходило

научное становление Анвера Кеюшевича Рустамова, а также Мензбиревского орнитологического общества, вице-президентом которого он был в 1980-х гг.

Поскольку в статьях сборника нашли отражение некоторые передовые идеи и вызовы современной орнитологии, мы надеемся, что он будет востребован и интересен читателям в ближайшие 5–10 лет.

*М.В. Калякин,
А.В. Белоусова*

Дискуссионные вопросы орнитологии. К 100-летию А.К. Рустамова (1917–2005).

Труды Мензбировского орнитологического общества, том 3. С. 9–28.

Debatable Questions of Ornithology. To the 100-years of A.K. Rustamov (1917–2005).

Archives of the Menzbier Ornithological Society, Volume 3. Moscow: KMK Scientific Press. 2017. P. 9–28.

К истории авифаун аридного пояса Азии

Н.В. Зеленков

*Палеонтологический институт имени А.А. Борисьяка РАН,
ул. Профсоюзная, 123, Москва, 117647, Россия
e-mail: nzelen@paleo.ru*

Предпринята попытка анализа истории становления современных авифаун аридных ландшафтов Внутренней Азии на основе современных представлений из области геологии, молекулярной филогенетики и палеонтологии птиц. История современного пояса аридных ландшафтов Азиатского континента восходит к позднему эоцену, при этом обширные опустыненные участки должны были существовать в Центральной Азии, как минимум, с олигоцена (25 млн. л. н.). Тем не менее, древнейшие этапы дивергенции современных таксонов птиц, населяющих эту территорию, датированы верхами среднего – поздним миоценом (13–9 млн. л. н.), при этом все древнейшие эволюционные линии птиц имеют, по-видимому, африканское происхождение. Предполагается, что автохтонные палеогеновые обитатели аридных ландшафтов Внутренней Азии могли не пережить эпоху гумидизации климата во время климатического оптимума миоцена (17–15 млн. л. н.). Дальнейшая диверсификация птиц аридных ландшафтов Внутренней Азии и становление современных таксонов родового и видового уровня могла быть приурочена к нескольким этапам аридизации климата в позднейшем миоцене, плиоцене и плейстоцене.

On the history of the Asian arid belt avifaunas

N.V. Zelenkov

*Borissiak Paleontological institute of Russian Academy of Science,
Profsoyuznaya Str., 123, Moscow, 117647, Russia
e-mail: nzelen@paleo.ru*

This paper represents an attempt to analyze the evolutionary history of modern avifaunas of the inner Asian arid landscapes based on new geological and paleontological data, as well as achievements of molecular phylogenetics. The history of modern Asian arid belt can be traced at least to the late Eocene, and wide-ranged deserts have been existing in Central Asia at least since Oligocene (~25 MYA). Nevertheless, the oldest diversification events within taxa, currently inhabiting this territory, are dated to the late Middle – late Miocene (13–9 MYA), and the oldest evolutionary lines of birds are likely of African origin. It is suggested here, that ancient Asian autochthonous arid

landscapes inhabitants (of Paleogene origin) likely generally did not survive the humid climate episode of the Miocene climatic optimum (17–15 MYA). The subsequent diversifications of the inner Asian arid landscape birds and the origin of modern genera and species might have been associated with several stages of climate aridization in the latest Miocene, Pliocene and Pleistocene.

История становления современных фаун птиц аридных ландшафтов Передней и Центральной Азии интересовала многих советских и российских орнитологов (например, Мензбир, 1914; Штегман, 1938; Козлова, 1975; Леонович, 1983), в том числе А.К. Рустамова (1954, 1968). Однако до 1960-х гг. данные по ископаемым птицам этих регионов практически отсутствовали, и поэтому все ранние попытки реконструкции эволюции авифаун были основаны почти исключительно на сочетании биогеографических и геологических данных. Начиная с 1960-х гг., в первую очередь благодаря работам Е.Н. Курочкина, началось накопление палеонтологических данных по птицам Передней и Центральной Азии, и к настоящему времени с этой территории описано уже довольно большое число ископаемых птиц (Зеленков, Курочкин, 2015). Опираясь на эти находки, а также учитывая новейшие данные молекулярной филогенетики и филогеографии отдельных таксонов, можно по-новому рассмотреть историю становления современных авифаун аридного пояса Азии.

Аридные ландшафты формировались на территории современной Азии ещё в мезозойское время (Зоогеография..., 1974), однако палеонтологическая летопись птиц показывает, что происхождение современных семейств — относительно недавнее по геологическим меркам событие. Вплоть до позднего эоцена авифауны различных регионов Земного Шара составлены почти исключительно из представителей архаичных, ныне вымерших групп (Maug, 2009; Зеленков, 2014). Современные семейства неворобьиных птиц появляются в летописи в ос-

новном в позднем эоцене или олигоцене, а семейства воробьиных — только в миоцене. Таким образом, историю становления современных фаун птиц аридных территорий Азии нужно рассматривать, начиная с позднего эоцена-олигоцена. Примечательно, что именно с этим временным интервалом связано становление аридных климатов Азии.

В статье предпринята попытка предварительного анализа истории становления авифаун аридных ландшафтов Центральной Азии на основе современных представлений из области геологии, молекулярной филогенетики и палеонтологии. Термин «Центральная Азия» используется в традиционном отечественном понимании, в то время как понятие «Внутренняя Азия» используется для более обширного региона, охватывающего как Центральную, так и Среднюю Азию.

История аридных ландшафтов Азии по геологическим данным

Поздний эоцен был эпохой нарастающего глобального похолодания климата (Zachos et al., 2001), сопровождавшегося во внутренней Азии заметными климатическими колебаниями (Xiao et al., 2010; Zhang, Guo, 2014). Изменения климата в Азии в конце эоцена, по-видимому, в значительной мере связаны со вздыманием внутриконтинентальных горных поясов (Альпийско-Гималайского и Центрально-Азиатского), что, в свою очередь, обусловлено начавшейся в это время коллизией Азиатского и Индийского континента (Зыкин, 2012). В позднем эоцене уже существовала зона с относительно аридным климатом, при-

уроченная к Центральной и Юго-Западной Азии (Guo et al., 2008), однако вся северная часть континента (условно к северу от хребта Карагау) находилась в области гумидных климатов (Зоогеография..., 1974). На территории современного Казахстана в позднем эоцене произрастали преимущественно дубово-лавровые леса, которые южнее, в Узбекистане и Туркменистане, сменялись кустарниковой растительностью, составленной мелколистными лавровыми и сумахом (Velichko, 2005). В южных районах Северной Евразии годовой уровень осадков достигал значений 200–600 мм (Velichko, 2005), что, в целом, соответствует современному семиаридному климату.

Заметная аридизация климатов Внутренней Азии, сопровождавшаяся появлением открытых ландшафтов, происходит на границе эоцена и олигоцена (34 млн. л. н.). На северо-западе Китая и на Монгольском плато для этого интервала отмечено резкое изменение фауны млекопитающих: на смену лесным копытным, доминировавшим в эоцене, приходят олигоценовые ассоциации зайцеобразных и грызунов лесостепного экологического облика (Meng, McKenna, 1998; Sun et al., 2014). На границе эоцена и олигоцена в Долине Озёр в Монголии начинается накопление эоловых отложений, предположительно горных лёссов (Sun, Windley, 2015). Несколько этапов существенной аридизации отмечаются на границе эоцена и олигоцена в Западном Китае (36–34 млн. л. н.; Abels et al., 2011). Аридизация отмечена на границе олигоцена и эоцена на северо-западных рубежах тибетского плато (Dupont-Nivet et al., 2007). На рубеже эоцена и олигоцена уже существовали возвышенные участки тибетского плато (до 4000 м; Rowley, Currie, 2006), что позволяет предполагать наличие и здесь высокогорных опустыненных ландшафтов.

Формирование настоящих обширных пустынь в Азии, по-видимому, началось

только в олигоцене. Аридизация охватила значительные территории современного Казахстана во второй половине раннего олигоцена (Akhmetiev et al., 2005), а в середине олигоцена в Центральной Азии возникает экстрааридная зона, охватывавшая территории современной Таримской впадины и пустыни Алашань (Зоогеография..., 1974). В центральной Монголии (Долина Озёр) в интервале 25,6–24 млн. л. н. регистрируется эпизод заметного сокращения разнообразия млекопитающих (падение до 48%), коррелирующий с нарастанием аридизации (Harzhauser et al., 2016), связанной, по всей видимости, с начавшимся в это время вздыманием Хангайских гор (Caves et al., 2014). Несомненные геологические свидетельства обширного опустынивания регионов внутренней Азии примерно в это же время (в самом конце олигоцена, около 24 млн. л. н.) обнаружены в Джунгарии (Sun et al., 2010). Эоловые (субаэральные) отложения в этом регионе, по-видимому, были принесены с территории современного Казахстана и датируются двумя продолжительными периодами, с 24 по 17,5 млн. л. (поздний олигоцен – ранний миоцен) и с 13,5 по 8 млн. л. н. (средний – поздний миоцен). На протяжении олигоцена и всего неогена на юге Джунгарской впадины отмечается постепенное нарастание аридизации климата, при этом начало сухих условий датируется также терминальным олигоценом (23,8–23,3 млн. л. н.), но ещё один пик аридизации отмечен в среднемиоценовое время, в интервале 16,2–13,5 млн. л. н. (Tang et al., 2011). В раннем миоцене начинается формирование лессового плато в Восточном Китае, материалом для которого служила пыль из пустынь в районе современной Гоби (Guo et al., 2002). В центральном Китае зафиксировано непрерывное накопление эоловых отложений в интервале с 22 по 6,2 млн. л. н., то есть практически на протяжении всего миоцена (Guo et al., 2002).

Таким образом, палеонтологические и геологические данные убедительно свидетельствуют о том, что достаточно обширные пустынные ландшафты непрерывно существовали во внутренней Азии, начиная как минимум с конца олигоцена (25–24 млн. л. н.), а возможно, появились в отдельных регионах и раньше. Обширная аридная зона существовала в течение всего неогена (в миоцене и плиоцене) на территории Таримской и Цайдамской впадин в Западном Китае, к северу она захватывала западную Гоби (Caves et al., 2016). К западу от этой зоны в раннем-среднем миоцене реконструируется отчётливое возрастание гумидности климата, что указывает на то, что Тянь-Шань и южный Алтай к этому времени уже были достаточно возвышенными, чтобы ограничивать приток влаги (Caves et al., 2016). Нарастание аридности климата в западных регионах Китая и Монголии, по-видимому, во многом обусловлено именно вздыманием Тянь-Шаня и Алтая, поскольку приток влаги в эти области, начиная с эоцена, осуществлялся в основном с запада (Caves et al., 2015). К концу плиоцена вздымание Алтая и Саян отгородило от западных влажных циклонов также западное Забайкалье и близлежащие регионы северной Монголии, что привело к аридизации климата этого региона (см. Алексеева, 2005). К Западу от Тянь-Шаня и Алтая климат долгое время оставался более гумидным, и формирование обширных пустынь в этом регионе началось позднее. Позднемиоценовые (сармат-понтические) отложения Заунгузских Каракумов в Туркменистане накапливались в условиях, аналогичных современным субтропическим саваннам (Бабаев, Курбанов, 2013).

Сокращение (скорее всего, существенное в рамках всего континента) области аридных ландшафтов должно было иметь место в конце раннего – начале среднего

миоцена, соответствующего миоценовому климатическому оптимуму (Zachos et al., 2001). Фауны млекопитающих Евразии этого времени указывают на общую гумидность климата на обширных пространствах Евразии (Mirzaie Attaabadi et al., 2013). Именно к этой эпохе относится фауна птиц Тагайского местонахождения на Байкале, имеющая в целом лесной субтропический облик с характерным присутствием попугаев (Zelenkov, 2016a). В середине среднего миоцена (около 15 млн. л. н.) начинаются заметные колебания климата, после которых наступает эпоха резкого похолодания, сопровождавшаяся ростом климатического градиента и возникновением аридного пояса в Центральной Азии (Flower, Kennett, 1994). Это событие отчётливо прослеживается на фаунах млекопитающих как Центральной, так и Передней Азии, показывающих нарастающую специализацию к жизни в аридной обстановке (Liu et al., 2009; Mirzaie Attaabadi et al., 2013).

Эпоха существенной аридизации климата Внутренней Азии, сопровождавшаяся накоплением красноцветных эоловых осадков, интенсифицировалась в конце миоцена (7–8 млн. л. н.) и закончилась на рубеже миоцена и плиоцена (около 2,6 млн. л. н.; Зыкин, 2012). Пик миоценовой аридизации климата пришёлся на мессинское время (7,2–5,3 млн. л. н.). На юге Западно-Сибирской равнины и в Казахстане этот этап сильнейшей аридизации климата предположительно соответствует павлодарскому горизонту в Прииртышье, датировка которого, однако, неоднозначна (Зыкин, 2012). Весь обозначенный интервал пустыни Центральной Азии продолжали существовать, что следует из распространения эоловых отложений возрастом с 6,2 до 2,6 млн. лет в восточной части лессового плато в Китае (Guo et al., 2001). Колебания в размерах частиц указывают на два эпизода расши-

рения территорий пустынь, соответствующих 3,6 и 2,7 млн. л. (середина и конец плиоцена). Отметка 3,6 млн. л. также маркирует резкий прирост пылевых отложений в Северной Пацифике (Rea et al., 1998). Отметка 2,6 млн. л. соответствует эпизоду аридизации, отмечаемому примерно в это время в Северной Монголии и Прибайкалье (Алексеева, 2005). В этот период на смену лесам в западном Забайкалье пришли сухие степи и саванны (Алексеева, 2005). Аридизация климата усиливалась в плиоцене и в западных регионах передней Азии. В Туркменистане в конце плиоцена уже должны были существовать пустыни (Atamuradov, 1994). К сожалению, плиоценовая история ландшафтов и биомов Казахстана и прилегающих территорий остаётся очень плохо изученной (Akhmetiev et al., 2005). Есекартканская фауна млекопитающих (ранний плиоцен) из Текесской впадины (самый юго-восток Казахстана) существовала в условиях умеренно влажного климата (Тлеубердина, 1982).

В четвертичное время границы аридной зоны внутренней Азии сильно пульсировали, и в периоды максимальной аридизации климатов размеры этой зоны были максимальными для всей кайнозойской истории пустынных биотопов (Caves et al., 2016). В климатические оптимумы плейстоцена (например, в последнее межледниковье, около 125 000 л. н., а также в климатический оптимум голоцена) во внутренней Азии существовало два пустынных центра (Гричук, Борисова, 2009; Новенко, 2009): один центральноазиатский, охватывавший восток Казахстана (Забалхашье), Гоби, Таримскую и Цайдамскую впадины и прилегающие территории, второй — переднеазиатский, покрывающий Арало-Каспийский регион (главным образом, Узбекистан и северный Туркменистан). В плейстоцене пустыни также существовали на Аравийском п-ове и в Южной Азии,

однако территория современной северной Сахары ещё не была опустыненной (там же). В эпохи похолодания картина менялась: так, в период максимального похолодания позднего плейстоцена (20 000–18 000 л. н.) сухие степи и пустыни занимали обширные территории от Дальнего Востока до Каспия, при этом через Джунгарию центральноазиатские пустыни соединялись со среднеазиатскими. Эти биомы через южную Азию и Аравию соединялись с тропическими степями и пустынями северной Африки (там же). Относительно хорошо изученные фауны млекопитающих ледникового максимума формировали ряд пустынных и полупустынных комплексов: монгольский пустынно-степной, ирано-туркестанский полупустынный, сахаро-аравийский пустынный (Барышников, Маркова, 2009).

Ископаемые фауны птиц Внутренней Азии

На территории Азии известно небольшое число местонахождений олигоценового возраста с остатками птиц, однако во всех них представлены либо ныне вымершие группы, либо примитивные роды, систематическое положение которых установить (по имеющимся фрагментарным материалам) обычно весьма затруднительно (Maug, 2009; Зеленков, Курочкин, 2015). Раннемиоценовые птицы Азии остаются, в целом, также практически не изученными (Zelenkov, 2016b), однако из раннего миоцена Западного Казахстана (Карху, 1997) описан *Urmiornis brodkorbi* — представитель автохтонной азиатской клады *Ergilronithinae*, по-видимому нелетающих журавлеобразных, несомненно населявших открытые пространства. Связь эргильорнитин с аридными ландшафтами отчётливо прослеживается из их распространения, которое оказывается наибольшим во время максимальной фазы ари-

дизации климата в позднейшем миоцене (Zelenkov et al., 2016a). Кроме этой находки, представительная фауна раннемиоценовых птиц известна из Тагайского местонахождения на Байкале (Зеленков, Мартынович, 2012, 2013; Тесаков и др., 2014). Тагайская фауна, имеющая лесной облик, примерно соответствует миоценовому климатическому оптимуму и характеризуется рядом общих с Европой форм, в том числе попугаев (Тесаков и др., 2014; Zelenkov, 2016a).

Среднемиоценовые фауны птиц до недавнего времени с территории Азии известны не были. Недавние исследования (Зажигин, Лопатин, 2001) показали, что к верхам среднего миоцена относится местонахождение Шарга в Западной Монголии, откуда известна богатейшая фауна птиц (Zelenkov, 2016b). Предполагаемый возраст Шарги и её географическое положение крайне удобны для понимания эволюции фаун аридных ландшафтов Центральной Азии, поскольку конец среднего миоцена знаменует начало сильной фазы аридизации климата внутренних регионов Азии (см. выше). Фауна птиц Шарги имеет смешанный облик и включает как околородные виды (например, многочисленных гусеобразных), так и представителей современных семейств Otididae и Pteroclididae — древнейших для Центральной Азии (Zelenkov, 2016b). В близком по возрасту местонахождении Ошин-Боро присутствует скорлупа яиц страуса (Михайлов, Курочкин, 1988) — самая древняя для Азии в целом. В Шарге также присутствуют нелетающие журавлеобразные эргильорнитины. Богатое сообщество воробьиных птиц Шарги представлено только околородными птицами, по-видимому, родственными современным камышевкам.

Длительный эпизод развития фаун птиц Внутренней Азии, соответствующий нарастанию аридизации климата на

протяжении почти всего позднего миоцена, практически не охарактеризован палеонтологической летописью. К первой половине позднего миоцена в Азии относится только небогатая фауна формации Нагри (группа Сивалик) в северном Пакистане, представленная, в основном, околородными видами (Harrison, Walker, 1982). Примечательно присутствие в фауне Нагри сугубо африканского элемента — китоглава, наряду с центральноазиатским — урмиорнисом (Zelenkov, 2016b).

Эпизод максимальной аридизации климата в самом конце миоцена отражен в сообществе птиц из местонахождения Павлодар («Гусиный перелёт») 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 трёхперстки (впервые для неогена Евразии), тиркушки и несколько групп воробьеобразных (Волкова, Зеленков, 2015; Zelenkov et al., 2016b). В Восточном Казахстане известно ещё одно птичье местонахождение близкого возраста — Калмакпай — откуда описаны только остатки эргильорнитиды *Urmiornis orientalis* (Курочкин, 1981).

Наиболее представительная фауна птиц конца позднего миоцена в Азии происходит из отложений свиты хиргис-нур в Котловине Больших Озёр (Западная Монголия) — в первую очередь, из богатейшего местонахождения позвоночных Хиргис-Нур 2. Эпизод аридизации, хронологически соответствующий таковому в Павлодаре, не охарактеризован фауной птиц в местонахождении Хиргис-Нур 2, и вся авифауна из этого монгольского местонахождения представляет последующий

этап гумидизации климата. Сообщество птиц Хиргис-Нура 2 очень сильно отличается от такового Шарги и представляет собой качественно иной этап развития фауны птиц Центральной Азии в неогене. Значительное число таксонов птиц, известных из Хиргис-Нура 2, можно отнести к современным родам (Курочкин, 1985; Zelenkov, 2016b) — это придаёт данной фауне заметно более современный облик. Несмотря на внушительное таксономическое богатство (более 20 форм), фауна Хиргис-Нура 2 составлена, в основном, из водных и околоводных птиц, однако присутствуют и элементы аридных фаун — саджа, страусы, эргильорнитиды.

Плиоценовая летопись птиц в Азии остаётся очень скудной (Zelenkov, 2016b). Только из Монголии известны представительные фауны этой эпохи (Курочкин, 1985; Zelenkov, Kurochkin, 2012; Zelenkov, 2013). За пределами Монголии находки пока единичны, однако показательны находки очень крупного ископаемого марабу *Leptoptilos falconeri* в плиоцене Индии, Чада и Эфиопии (Louchart et al., 2005a). Наиболее представительная во всей Азии раннеплиоценовая фауна птиц известна из нескольких местонахождений в Котловине Больших Озёр в Западной Монголии (в первую очередь, Чоно-Хариах 1 и 2). Отложения этих местонахождений относят к верхам свиты хиргис-нур, а содержащаяся в них фауна птиц весьма сходна с таковой из позднемииоценового местонахождения Хиргис-Нур 2 (Курочкин, 1985). Общими для двух фаун является ряд околоводных и водных птиц, а также фазан *Syrnaticus kozlovae*, эргильорнитид *Urmionis dzabghanensis* и саджа. Систематическое положение ряда раннеплиоценовых птиц из Западной Монголии недавно было пересмотрено (Zelenkov, 2013; Zelenkov, Kurochkin, 2015), а новые материалы позволили определить, в том числе, дрофу

(Otididae gen.), чибиса, очень близко-го современной белохвостой пугалице (*Vanellus cf. leucurus*), а также какого-то дневного хищника из подсемейства Gypaetinae (Zelenkov, 2013). Находка обитателя пустынных ландшафтов *Vanellus cf. leucurus* — единственное пока указание на современный вид птиц (или очень близкую форму) в раннем плиоцене Азии.

Сведения о разнообразии птиц позднего плиоцена Азии ограничены фаунами местонахождений Шамар в Северной Монголии и Береговая в южном Забайкалье (Курочкин, 1985; Zelenkov, Kurochkin, 2012; Zelenkov, Kurochkin, 2015). 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: так, мелкая фазановая птица *Plioperdix pontica* была в плиоцене распространена на запад вплоть до Молдовы (Курочкин, 1985).

Интересна фауна воробьеобразных птиц Шамара и Береговой (Zelenkov, Kurochkin, 2012), при этом наиболее показательны 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 остаётся неясным, но не исключено, что эта не крупная 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 Центральной Азии в

формировании фаунистического комплекса воробьиных птиц открытых ландшафтов Евразии (Zelenkov, Kurochkin, 2012).

К сожалению, более молодая палеонтологическая летопись птиц Азии относится почти исключительно к позднему плейстоцену (обычно неоплейстоцену) и голоцену (Зеленков, 2013). Немногочисленные кости птиц конца среднего плейстоцена известны из Денисовой пещеры, откуда определены, в том числе, *Eremophila alpestris*, *Calandrella rufescens*, виды родов *Anthus* и *Oenanthe*, а также ряд горных таксонов (Пантелеев, 2002; Мартынович, 2004). Примечательно широкое распространение на север по Алтаю видов аридных ландшафтов в отдельные эпохи неоплейстоцена (Мартынович, 2010). По плейстоцену Монголии пока имеется только одно местонахождение, Цаган-Ануй, относящееся также к неоплейстоцену (Martynovich, 2002; Мартынович, 2014).

История отдельных современных таксонов

Ниже приведён краткий обзор молекулярных и палеонтологических данных по отдельным таксонам. Объём статьи не позволяет рассмотреть всю фауну целиком, да и палеонтологические данные по многим группам весьма ограничены. Оценки дивергенции по молекулярным данным (особенно внушающие доверие) также имеются далеко не всегда. Поэтому здесь будут в качестве примеров рассмотрены только несколько таксонов, иллюстрирующих крайне неоднородную историю формирования современной авифауны аридных ландшафтов Внутренней Азии.

Falco cherrug. Молекулярные данные (Nittinger et al., 2005, 2007; Fuchs et al., 2015) свидетельствуют о немонофилетичности современного средиземно-

морского сокола (*F. biarmicus*), который, по-видимому, является предком для кречета *F. rusticolus*, а также группы балобанов: *F. cherrug*, *F. jugger* и *F. subniger*. Дивергенция *F. biarmicus* относительно сапсана и *F. fasciinucha* — событие недавнее, и датируется оно только ранним плейстоценом (Fuchs et al., 2015). Соответственно, формирование *F. cherrug* вообще может быть приурочено к среднему или позднему плейстоцену (сходные представления развивала Козлова (1975)), хотя Ниттингер с соавторами (Nittinger et al. 2005, 2007) полагают, что экспансия предков балобана в Евразию — доледниковое событие. При этом сам по себе морфологический тип балобанов, очевидно, представляет собой эволюционно довольно устойчивую форму, дивергенция которой оценивается поздним миоценом — ранним плиоценом (Fuchs et al., 2015). Сестринская группа к балобанам s. l. (включая *F. rusticolus*, *F. peregrinus*, *F. fasciinucha*) — *F. chiquiera* и *F. ruficollis*, сейчас населяющие Индию и Африку. Одна из важных дихотомий внутри балобанов — отделение североамериканского *F. mexicanus* — датируется поздним плиоценом (Fuchs et al., 2015).

Общая приуроченность балобанов к открытым, зачастую аридным ландшафтам позволяет предполагать, что становление этой группы имело место на семиаридных или аридных территориях. По всей видимости, группа произошла в Старом Свете, где сейчас обитает сестринский таксон — *F. chiquiera* и *F. ruficollis*. Характерный ареал *F. chiquiera* и *F. ruficollis* указывает на то, что эти виды могут представлять собой остатки туролийского-русцинийского этапа эволюции соколов этой группы. По всей видимости, именно сокола этой эволюционной линии могли иметь самое широкое распространение в Евразии в конце миоцена и в начале плиоцена, входя в состав гиппарионовой фауны. Вполне

вероятно, что к этой группе относится *Psushkinia pliocaena* из позднего миоцена Казахстана.

Дивергенция более продвинутых балобанов, судя по молекулярным оценкам, имела место в середине плиоцена и, таким образом, может соответствовать среднеплиоценовому пику аридизации (3,6 млн. л. н.). В конце плиоцена удаётся уловить первую дивергенцию внутри группы современных балобанов — это ответвление мексиканского сокола. Очевидно, предки мексиканского сокола попали в Северную Америку через Берингию во время позднеплиоценового этапа аридизации климата (2,6 млн. л. н.). Молекулярные данные, таким образом, подтверждают версию Козловой (1975) о доледниковом вселении балобанов в Северную Америку, реликтом которого являются современные мексиканские сокола. Вся дальнейшая история диверсификации, судя по генетическим данным, относится к плейстоцену и, по-видимому, может быть связана с колебаниями климата.

Палеонтологическая летопись в целом не противоречит молекулярным представлениям. Сокола этой группы (указанные как aff. *cherrug* или cf. *cherrug*) известны с раннего плейстоцена (Tyrberg, 1998), хотя их точное видовое определение может оказаться невозможным. Древнейшие в палеонтологической летописи находки представителей этой группы происходят из восточной Европы, однако нужно иметь в виду, что ранне- и среднеплейстоценовых фаун птиц с территории Азии практически не известно. По-видимому, именно к этой группе относятся описанные вымершие виды *F. chowi* из верхов среднего плейстоцена Китая (Hou, 1993) и *F. antiquus* из среднего плейстоцена Западной Европы (Tyrberg, 1998).

***Aquila nipalensis*.** Происхождение *Aquila* датируется поздним миоценом (Helbig et al., 2005). Дивергенция беркута

(одного из внешних таксонов по отношению к степному орлу) датируется плиоценом (Nagy, Tökölyi, 2014), а дивергенция степного орла — концом плиоцена/плейстоценом (1,6–3,5 млн. л. н.; Nagy, Tökölyi, 2014). Соответствует этой гипотезе и современное распространение орлов — дивергировавший в плиоцене беркут есть в Северной Америке, а более поздние таксоны (плейстоценовые) — только в Старом Свете. Это подтверждает молодость степного орла и его плейстоценовое происхождение. Козлова (1975) предполагает африканское происхождение комплекса *nipalensis-rapax*. Орлы, близкие к *nipalensis-rapax*, известны в палеонтологической летописи с раннего плейстоцена (Африка, юг европейской части Евразии; Tyrberg, 1998). Из плейстоцена островов Средиземноморья описан близкий к современному степному орлу вымерший вид *A. nipaloides* (Louchart et al., 2005b).

***Buteo hemilasius*.** Филогенетически продвинутые представители рода *Buteo*, обитающие в старом свете (*lagopus*, *buteo*, *hemilasius*, *rufinus* и др.) представляют собой кладу внутри обширной группы канюков, все примитивные представители которой населяют Америку (do Amaral et al., 2009). Дивергенция всей обсуждаемой ветви относительно остальных американских канюков датируется плиоценом. Дивергенция евразийских видов — концом плиоцена (do Amaral et al., 2009). Эта дата фактически маркирует возникновение европейских видов (кроме *lagopus*, который вторично пришёл в Евразию в ледниковье) от американских предков. Почти наверняка этот эпизод в эволюции канюков соответствует отметке 2,6 млн. л. н. Показательно, что все эти канюки, пришедшие в Евразию в конце плиоцена — обитатели открытых пространств. Дивергенция внутри этой линии — несомненно плейстоцен по молекулярным данным (do Amaral et al., 2009), так что

возникновение *hemilasius* как вида аридных ландшафтов — также недавнее событие. Козлова (1975) предполагала, что североамериканский *B. regalis* — это эволюционный аналог мексиканского сокола, и также представляет доледниковый акт вселения в Америку, что, однако, противоречит современным филогенетическим данным.

Род *Buteo* известен в Евразии с миоцена, однако все находки требуют подтверждения ввиду очень генерализованной остеологии канюков. В частности, для таксонов, описанных с территории бывшего СССР и Монголии, принадлежность к роду *Buteo* не подтверждается (Зеленков, Курочкин, 2015). *Buteo* известен из позднего плиоцена Тувы (Пантелеев и др., 2006). Представители рода также известны в Евразии с раннего плейстоцена (Tyrberg, 1998), а *B. lagopus* — только с позднего (Tyrberg, 1998).

***Calandrella sensu lato* / *Eremophila*.**

Козлова (1975) предполагает африканское происхождение евразийских жаворонков из рода *Calandrella* s. l., причём расселение предковых форм в степи Евразии, по её мнению, должно было иметь место ещё в начале неогена. Современные *C. rufescens* s. l. (включая *C. cheleensis*), по мнению Козловой (1975), представляют собой потомков первичной миграции из Африки, в то время как *C. cinerea* (в современной трактовке это *C. cinerea* + *C. brachydactyla*) долгое время развивались в Африке и лишь относительно недавно заселили Азию. Современные молекулярные исследования (Alström et al., 2013) в целом соответствуют взглядам Козловой и подтверждают немонафилетичность рода *Calandrella* в классической трактовке, свидетельствуя о давней дивергенции обсуждаемых видов. По молекулярным данным (Alström et al., 2013), евразийская ветвь *C. rufescens* s. l. дивергировала относительно своих африканских предков

в позднем миоцене, а дивергенция современных палеарктических видов должна была иметь место во второй половине плиоцена – начале плейстоцена. Скорее всего, эта дивергенция имела место на территории Палеарктики. Древнейший известный ископаемый представитель этой группы — *Calandrella* cf. *rufescens* из позднего плиоцена Забайкалья (Zelenkov, Kurochkin, 2012).

Представители рода *Calandrella* в узком смысле, *C. cinerea*, *C. brachydactyla* и *C. acutirostris*, по молекулярным данным оказываются близкими родственниками рогатых жаворонков *Eremophila* (Alström et al., 2013). Козлова (1975) не смогла найти близких родственников рогатых жаворонков в современной фауне, однако близкое родство *Eremophila* и *Calandrella* ранее было предложено нами на основании остеологии (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Эволюционная ветвь *Calandrella* s. l. + *Eremophila* должна была обособиться ещё в среднем миоцене, а в конце среднего миоцена – начале позднего должна была произойти дивергенция двух современных родов (Alström et al., 2013). По другим данным, дивергенция *Calandrella* s. l. + *Eremophila* относится к первой половине плиоцена (Drovetski et al., 2014), что представляется гораздо более правдоподобной оценкой. Существование в настоящее время *C. cinerea* s. str. в Африке, наряду с отсутствием ископаемых остатков этой группы в Евразии до плейстоцена, подтверждает высказанные Козловой взгляды о недавнем (по-видимому, плейстоценовом) проникновении *Calandrella* s.s. в Евразию. В соответствии с этими представлениями, *C. cinerea* и *C. brachydactyla* известны в палеонтологической летописи в Южной Европе со среднего плейстоцена (Tyrberg, 1998).

Молекулярные данные не позволяют уверенно судить о месте происхождения рогатых жаворонков (*Eremophila*), одна-

ко Козлова (1975), по морфологическим данным, считает регионом их становления Центральную Азию, где и сейчас живут самые примитивные представители данной группы. Базальность тибетских рогатых жаворонков, ответвившихся от остальных подвидов, возможно, в раннем плейстоцене (1,8–1,1 млн. л. н.; Drovetski et al., 2014), недавно была показана по молекулярным данным (Drovetski et al., 2014). Ольстром с соавторами (Alström et al., 2013) датируют базальную дивергенцию современных подвидов *E. alpestris* поздним плиоценом. Действительно, древнейшая находка рода *Eremophila* в палеонтологической летописи относится к позднему плиоцену (~2,6 млн. л. н.) Монголии и Забайкалья, причём эта центральноазиатская форма ещё демонстрирует в некотором роде промежуточную морфологию между *Eremophila* и *Calandrella* (Zelenkov, Kurochkin, 2012). В самом начале плейстоцена (~2,2 млн. л. н.) эти жаворонки (*E. prealpestris*) уже известны из Восточной Европы (Воев, 2012). А.А. Кищинский (1974) по комплексу биогеографических данных предполагал, что на рубеже плиоцена и плейстоцена предки современных совероамериканских популяций *Eremophila alpestris* распространились на север Голарктики из аридных регионов Центральной Азии. В то же время в раннеплейстоценовой фауне пещеры Дикобраза в Колорадо этот вид не найден, несмотря на то, что в отложениях доминируют представители тундровой и луговой фауны (Emslie, 2004). Древнейшие известные находки *Eremophila alpestris* в Северной Америке датированы только средним плиоценом (Emslie, 2004).

Galerida cristata. Род хохлатых жаворонков, несомненно, имеет африканское происхождение, и дивергенция его современных видов, по-видимому, началась в позднем миоцене (Alström et al., 2013) ещё на Африканском континенте. По мне-

нию Козловой (1975), вид *G. cristata* s. l. (включая *G. macrorhyncha*) также обособился в Африке и позднее распространился по семиаридным и аридным ландшафтам Евразии. По молекулярным данным, *G. cristata* s.l. отделился от *G. theklae* ещё в позднем миоцене – раннем плиоцене, а дивергенция *G. cristata* s. str. могла иметь место в позднем плиоцене – раннем плейстоцене (Alström et al., 2013). При этом, действительно, наиболее базальным представителем вида оказывается африканский *G. c. somaliensis* (Alström et al., 2013). Таким образом, история расселения современных подвидов *G. cristata* s. str. в Евразии оказывается довольно недавним плейстоценовым событием (Alström et al., 2013). Этим представлениям не противоречит и палеонтологическая летопись: в позднем плиоцене Центральной Азии род *Galerida* не найден. Древнейшая находка — *G. bulgarica* из раннего плейстоцена (~2,2–2,4 млн. л. н.) Болгарии (Воев, 2012).

Melanocorypha. Козлова (1975) полагала, что общий предок современных видов *Melanocorypha* жил на обширных пространствах Евразии. Это, по-видимому, изначально палеарктическая группа, которая, по молекулярным данным, отделилась от *Alaudala* (часть традиционных *Calandrella*) в конце среднего – начале позднего миоцена (Alström et al., 2013). Таким образом, становление палеарктического таксона *Melanocorypha* может соответствовать эпизоду экспансии африканских таксонов в аридные ландшафты Евразии в конце среднего миоцена. Базальная диверсификация современных таксонов *Melanocorypha* относится к концу миоцена и, видимо, соответствует мессинскому эпизоду аридификации климата Евразии. Действительно, древнейший представитель рода (*M. serdicensis*) описан из отложений позднейшего миоцена Болгарии (Воев, 2012). Дальнейшая

диверсификация азиатских видов может быть датирована плиоценом (Alström et al., 2013). При этом белокрылый жаворонок (*M. leucoptera*) к данной радиации не относится и может быть близок роду *Alauda* (Alström et al., 2013). Современные *M. calandra* указаны из раннего плейстоцена Израиля, откуда также описан ископаемый раннеплейстоценовый вид *M. gracilis*. Из раннего плейстоцена Болгарии описан ещё один ископаемый вид — *M. donchevi* (Boev, 2012). В неогене Центральной Азии данный род пока не известен.

Rhodospiza obsoleta. Козлова (1975) предполагает давнее происхождение буланого вьюрка в Центральной Азии и его последующее расселение в Среднюю Азию. Она отрицает возможность близкого родства буланого вьюрка с родом *Rhodopechys*, что теперь подтверждается молекулярными исследованиями (Zusson et al., 2012; Arnaiz-Villena et al., 2014). Буланный вьюрок, по молекулярным оценкам, отделился от близкородственных ему зеленушек в конце миоцена, около 6,5–6 млн. л. н. (Zamora et al., 2006; Arnaiz-Villena et al., 2014). Такая датировка, впрочем, предполагает олигоценовое расхождение базальных Fringillidae, что противоречит более новым молекулярным работам, датирующим происхождение всей клады Passerida концом олигоцена — ранним миоценом, а расхождение современных семейств Passerida — только серединой миоцена (Prum et al., 2015; Moyle et al., 2016). Впрочем, за среднемиоценовым происхождением Fringillidae, в целом не противоречащим палеонтологической летописи (все более ранние находки требуют подтверждения), могла следовать бурная диверсификация, сопровождавшаяся расхождением основных клад внутри семейства в конце среднего — начале позднего миоцена (Selvatti et al., 2015). По всей видимости, становление *Rhodospiza*,

датированное самым концом миоцена, соответствует мессинскому эпизоду глобальной аридизации. Однако обращает на себя внимание тот факт, что за предполагаемую долгую историю существования в пустынях региона этот таксон не сформировал никакого таксономического разнообразия. Это, в свою очередь, может свидетельствовать в пользу более недавнего происхождения *Rhodospiza*. В летописи род *Rhodospiza* появляется только в позднем плиоцене (Zelenkov, Kurochkin, 2012), однако нужно иметь в виду, что неопределённые пока остатки Fringillidae также известны из аридной по экологическому составу фауны воробьиных мессинского времени из Казахстана (Волкова, Зеленков, 2015).

Bucanetes. Молекулярные данные предполагают расхождение *Bucanetes mongolicus* и *B. githagineus* в самом конце миоцена, а расхождение *Bucanetes* и *Rhodopechys* датируют серединой позднего миоцена (Arnaiz-Villena et al., 2014). Эти очень древние датировки, предполагающие очень давнюю историю этих вьюрков во внутренней Азии, пока не подтверждаются палеонтологической летописью — древнейшие представители группы известны только из позднего плейстоцена Монголии (Martynovich, 2002; Мартынович, 2014). Козлова (1975) предполагает азиатское происхождение *Bucanetes* и считает, что заселение *B. githagineus* Канарских о-вов должно было произойти в неогене, ещё до отделения островов от материка. Наличие сухопутного моста между континентальной Африкой и Канарами в конце среднего или позднем миоцене, действительно, подтверждается находками на Канарах скорлупы нелетающих страусов и крупных сухопутных черепах, однако продолжительное существование морфологически стабильного вида *B. githagineus* с позднего миоцена по современность выглядит, в свете па-

леонтологической летописи птиц в целом (Зеленков, 2014), совершенно невероятным явлением. Более вероятно заселение Канар пустынными снегирями уже в плейстоценовую эпоху.

Petronia petronia. Козлова (1975) предполагала неогеновое обособление предков *Petronia* от африканских родственников в засушливых районах Западной Азии с последующим (плиоценовым) расселением на запад и в Центральную Азию. Автору не известно молекулярных оценок времени дивергенции каменных воробьёв. Кы с соавторами (Qu et al., 2006) на основании презумпции о 2% изменении гена цитохрома b за миллион лет датируют расхождение *Petronia* и *Montifringilla* 2,5–3 млн. л. н., однако эти авторы использовали ограниченное таксономическое разнообразие (в частности, не было данных по *Gymnoris*). В другой работе также было показано сестринские отношения *Petronia* и *Montifringilla*, но *Gymnoris* также не были вовлечены в анализ (Fjeldsa et al., 2010). В палеонтологической летописи *Petronia petronia* известен со среднего плейстоцена Европы, похожая форма — из раннего плейстоцена Франции. Ископаемый вид *P. brevirostris* описан из раннего плейстоцена Израиля (Turberg, 1998). Во внутренней Азии вид пока известен только из позднего плейстоцена Монголии (Martynovich, 2002; Мартынович, 2014).

Обсуждение

Приведённый выше краткий обзор геологических и палеогеографических данных свидетельствует о том, что существование полупустынных и пустынных ландшафтов во внутренних регионах Азии имеет длительную историю. Впервые открытые ландшафты степного типа появились в Центральной Азии на рубеже эоцена и олигоцена, а в олигоцене на об-

суждаемой территории уже существовали обширные очаги опустынивания. Как минимум с конца олигоцена (24 млн. л. н.) в Центральной Азии, по-видимому, непрерывно существует пояс экстрааридных ландшафтов, с которым могли бы быть связаны предполагаемые древнейшие (палеогеновые по Штегману, 1938) этапы формирования современной авифауны аридной зоны. Немаловажно, что именно в олигоценное время в палеонтологической летописи появляется значительное число современных семейств птиц (Зеленков, 2014), поэтому можно было бы ожидать формирования в Азии специализированных надродовых группировок, адаптированных к жизни в аридных ландшафтах.

В действительности единственной древней, высокоспециализированной и, по-видимому, эволюционно относительно успешной группой птиц открытых ландшафтов, возникшей в Азии, являются очень крупные бегающие журавлеобразные *Ergilornithinae*, известные в Центральной Азии с эоцена (Козлова, 1960; Курочкин, 1981; Зеленков, Курочкин, 2015). Эргильорнитиды широко расселились в Евразии в эпоху подзднемиоценового этапа аридизации климата и наибольшего за всю историю неогена распространения открытых ландшафтов. Самая западная находка группы происходит из позднего миоцена континентальной Греции (Zelenkov et al., 2016a). Конвергентно сходные со страусами, эргильорнитиды сосуществовали со *Struthionidae* в Азии как минимум с конца среднего миоцена (в это время в Азии впервые появляется скорлупа яиц страусов) и до середины плиоцена (может быть, и позднее). Таким образом, эргильорнитиды можно считать характерным компонентом авифауны современного типа, по каким-то причинам не дожившим до наших дней. Самая молодая находка эргильорнитид —

Urmionis dzabghanensis — происходит из раннего плиоцена Монголии (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2015). В более поздних позднеплиоценовых и плейстоценовых местонахождениях эти птицы не известны, однако нужно иметь в виду, что птичья фауна позднего плиоцена и раннего плейстоцена в Азии пока единичны. И хотя эргильорнитины могли сохраняться в отдельных регионах внутренней Азии ещё долгое время, на рубеже неогена и плейстоцена они несомненно уступили пальму первенства страусам, которые в это время (судя по скрूपе) в Азии были представлены формой, очень сходной с современным *Struthio camelus*. Едва ли причиной исчезновения эргильорнитин было только нарастание аридности климата в позднем плиоцене, поскольку они известны из самых аридных фаун позднего миоцена (например, в Павлодаре; Курочкин, 1985).

История эргильорнитин может в некотором смысле отражать более или менее общую закономерность в эволюции фаун аридной зоны Внутренней Азии. Давняя история существования на этой территории аридных ландшафтов несомненно способствовала формированию здесь очагов формирования в прошлом, однако комплекс современных данных позволяет заключить, что ни одна из возможных древних (олигоценевого возраста) форм азиатского происхождения не дожила до современности (и даже до четвертичного времени). Самые древние семейства, приспособленные к жизни в аридных условиях — Pteroclididae и Otidae — имеют африканское происхождение и появляются во внутренней Азии только в конце среднего миоцена (Zelenkov, 2016a). В это же время в Азии появляются страусы и, по-видимому, жаворонки из группы *Calandrella* — *Eremophila*, а также, возможно, предки журавлей-красавок и ряд других таксонов. Можно заключить, что в конце среднего или начале позднего миоцена (13–9 млн. л. н.) открытые ландшаф-

ты внутренней Азии оказались успешно заселёнными различными иммигрантами с африканского континента. Примечательно, что африканские фауны крупных млекопитающих начала позднего миоцена (9,5 млн. л. н.) имеют наибольшее число общих таксонов с евразийскими фаунами (Bibi, 2011). Таким образом, упомянутые выше группы птиц — мигрантов из Африки, представляют древнейший компонент и поэтому могут считаться ядром современных авифаун аридных ландшафтов внутренней Азии.

По всей видимости, основная причина того, что корни современной аридной авифауны Азии прослеживаются только до второй половины среднего миоцена, заключается в деградации аридного пояса в эпоху миоценового климатического оптимума (конец раннего – начало среднего миоцена). В это время Евразия была населена фаунами, адаптированными к гумидному климату (Mirzaie Attaabadi et al., 2013), а ареал эремофильных форм должен был очень существенно сократиться (многие формы могли полностью вымереть). Низкая продуктивность экстремально аридных экосистем подвергает риску длительное существование малых изолятов, поэтому весьма вероятно, что угнетённые популяции древних автохтонных обитателей аридных ландшафтов Азии (даже если таковые оставались в локальных очагах аридности) попросту не пережили эпоху значительных климатических колебаний в середине среднего миоцена (16–15 млн. л. н.; Flower, Kennett, 1993). Подобный сценарий может объяснить кажущееся противоречие между древностью пустынь Центральной Азии и относительной молодостью их современной авифауны.

Во второй половине позднего миоцена и на рубеже миоцена и плиоцена (7,5–5 млн. л. н.) зоогеографическая связь Африки и Евразии не прекращалась, однако была существенно слабее выраженной, чем в начале позднего миоцена — в это время

начинается формирование независимой эфиопской зоогеографической провинции (Bibi, 2011). В конце миоцена в Евразии получают самое широкое распространение фауны открытых местообитаний, во внутренних регионах нарастает аридность климата, к самому концу миоцена (мессиний) «аридные» фауны млекопитающих достигают Западной Европы (Mirzaie Attaabadi et al., 2013). Примечательно, что именно этим временем молекулярными биологами датируется возникновение ряда таксонов птиц аридных ландшафтов — например, жаворонков *Melanocorypha* и *Galerida*, которые также имеют африканское происхождение. По-видимому, изначальная диверсификация ряда групп птиц (кроме жаворонков, ещё, например, *Rhodopechys* и *Bucanetes*), распространившихся в Азии в среднем — позднем миоцене, может быть так или иначе связана именно с эпизодом аридификации в мессинии. Связь евразийских фаун птиц позднего миоцена с современными африканскими очевидна: достаточно упомянуть широкое распространение страусов (Михайлов, Курочкин, 1988; Зеленков, Курочкин, 2015), а также недавние находки трёхперсток из рода *Ortyxelos* в Венгрии, Украине и Казахстане (Zelenkov et al., 2016b) и птиц-носорогов — в Восточной Европе (Voev, Kovachev, 2007). В то же время африканское происхождение каждого таксона (кроме страусов) не очевидно и требует специального рассмотрения. Часть форм может иметь североамериканское происхождение, поскольку в Северной Америке фауны аридного типа в миоцене и плиоцене формировались на несколько миллионов лет раньше, чем в Евразии (Eronen et al., 2012).

Многие группы видов или даже роды птиц — характерных обитателей аридных ландшафтов Азии имеют плиоценовое происхождение. В большинстве случаев речь идёт о группах, уже населявших открытые аридные ландшафты Евразии в позднем миоцене. Эпизоды диверсификации в отдельных линиях, по-видимому, связаны с эпохами повышенной аридности климата, приблизительно соответствующими отметкам 3,5 и особенно 2,5 млн. л. н. В плиоцене связь между уже оформившейся эфиопской фауной и евразийскими фаунами заметно ослабевает (Bibi, 2011), однако связь азиатских фаун птиц с североамериканскими, по-видимому, интенсифицируется в конце плиоцена. Современное географическое распространение близких видов (например, балобанов) отражает их некогда единое доледниковое распространение. Палеонтологические свидетельства позднелиоценовых обменов также имеются и представлены, в частности, находкой изначально североамериканских подорожников в составе аридных фаун Забайкалья и Монголии (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Древнейшая несомненная находка *Buteo* в Старом Свете (Пантелеев и др., 2006; Зеленков, Курочкин, 2015) также происходит из позднего плиоцена Тувы.

Видовая дифференциация многих форм птиц аридных ландшафтов Азии несомненно представляет собой плейстоценовое событие. Это подтверждается многими молекулярными датировками, а также палеонтологической летописью, согласно которой современные виды ранее плейстоцена почти не известны (Зеленков, 2014).

Литература

Алексеева Н.В. 2005. Эволюция природной среды Западного Забайкалья в позднем кайнозойе (по материалам фауны мелких млекопитающих). М.: ГЕОС. 141 с.

Бабаев А.Г. Курбанов Р.Н. 2013. Эволюция природной среды пустыни Каракумы // Г.Г. Матишов (ред.). Матер. VIII Всероссийское совещание по изучению четвер-

- тичного периода. Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН. С. 44–46.
- Барышников Г.А., Маркова А.К. 2009. Основные териокомплексы в холодную эпоху позднего плейстоцена // А.А. Величко (ред.). Палеоклиматы и палеоландшафты пространства Северного полушария. Поздний плейстоцен — голоцен. Атлас-монография. М.: ГЕОС. С. 79–87.
- Волкова Н.В., Зеленков Н.В. 2015. Птицы миоцена Казахстана и их роль в формировании представлений об авифауне неогена Центральной Азии // Современные проблемы палеонтологии. Матер. LXI сессии Палеонтол. об-ва при РАН (13–17 апреля 2015 г., Санкт-Петербург). СПб. С. 143–144.
- Гричук В.П., Борисова О.К. 2009. Растительный покров. Поздний плейстоцен // А.А. Величко (ред.). Палеоклиматы и палеоландшафты пространства Северного полушария. Поздний плейстоцен — голоцен. Атлас-монография. М.: ГЕОС. С. 70–74.
- Зажигин В.С., Лопатин А.В. 2001. История Dipodoidea (Rodentia, Mammalia) в миоцене Азии. 4. Dipodinae на рубеже миоцена и плиоцена // Палеонтол. журн. № 1. С. 61–75.
- Зеленков Н.В. 2013. Зоологические проблемы четвертичной палеорнитологии // Зоол. журн. Т. 92. № 9. С. 1077–1087.
- Зеленков Н.В. 2014. Этапы формирования современного таксономического разнообразия птиц (по данным палеонтологии) // Зоол. журн. Т. 93. № 10. С. 1173–1185.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. 2015. Класс Aves // Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин, Н.В. Зеленков (ред.). Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3. М.: ГЕОС. С. 86–290.
- Зеленков Н.В., Мартынович Н.В. 2012. Древнейшая фауна птиц Байкала // Байкал. зоол. журн. № 3 (11). С. 12–17.
- Зеленков Н.В., Мартынович Н.В. 2013. Богатая фауна птиц из миоценового местонахождения Тагай (остров Ольхон, Байкал) // Тр. Мензбир. орнитол. об-ва. Т. 2. С. 73–93.
- Зоогеография палеогена Азии. М.: Наука. 1974. 303 с.
- Зыкин В.С. 2012. Стратиграфия и эволюция природной среды и климата в позднем кайнозое юга Западной Сибири. Новосибирск: Академическое издательство «Гео». 487 с.
- Карху А.А. 1997. Новый вид урмиорниса (Gruiformes: Ergilornithidae: Urmiornis) из раннего миоцена Западного Казахстана // Палеонтол. журн. № 1. С. 104–110.
- Кищинский А.А. 1974. Арктоальпийская фауна и ее происхождение // Зоол. журн. Т. 53. № 7. С. 1036–1051.
- Козлова Е.В. 1960. Новые ископаемые птицы из юго-восточной Гоби // Тр. Проблемных и тематических совещаний Зоол. ин-та АН СССР. Вып. 9. С. 323–329.
- Козлова Е.В. 1975. Птицы зональных степей и пустынь Центральной Азии. Л.: Наука. 252 с.
- Курочкин Е.Н. 1981. Новые представители и эволюция двух семейств архаичных журавлеобразных в Евразии // Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 15. С. 59–85.
- Курочкин Е.Н. 1985. Птицы Центральной Азии в плиоцене. М.: Наука. 119 с.
- Леонович В.В. 1983. Вопросы генезиса авифауны песчаных пустынь Средней Азии // Орнитология. Вып. 18. С. 23–32.
- Мензбир М.А. 1914. Зоологические участки Туркестанского края и вероятное происхождение фауны последнего. М.: Врем. об-во содействия успех. опытных наук им. Леденцова. 144 с.
- Мартынович Н.В. 2004. Позднечетвертичные птицы из пещерных местонахождений южной Сибири (Алтае-Саянская горная страна). Дис. ... канд. биол. наук. Красноярск: Красноярский краевой краеведческий музей. 278 с.
- Мартынович Н.В. 2010. Птицы зональных степей и пустынь Центральной Азии в плейстоценовых авифаунах Алтая // Орнитология в Северной Евразии. Матер. XIII междунар. орнитол. конф. Сев. Евразии. Оренбург: Изд-во Оренбургского гос. пед. ун-та. С. 210.
- Мартынович Н.В. 2014. Неоплейстоценовые птицы Гобийского Алтая (по материалам

- пещеры Цаган-Агуй) // Байкал. зоол. журн. № 1 (14). С. 5–13.
- Михайлов К.Е., Курочкин Е.Н. 1988. Скорлупа яиц ископаемых Struthioniformes из Палеарктики и её место в системе представлений об эволюции Ratitae // Тр. совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 34. С. 43–64.
- Новенко Е.Ю. 2009. Растительный покров. Голоцен. // А.А. Величко (ред.). Палеоклиматы и палеоландшафты пространства Северного полушария. Поздний плейстоцен — голоцен. Атлас-монография. М.: ГЕОС. С. 74–79.
- Пантелеев А.В. 2002. Костные остатки птиц из плейстоценовых отложений Денисовой пещеры // Проб. арх., этн., антроп., Сибири и сопр. терр. Вып. 8. С. 173–178.
- Пантелеев А.В., Саблин М.В., Забелин В.И. 2006. Находка остатков птицы и млекопитающих в неогене Тувы // Позднекайнозойская история севера аридной зоны. Матер. Междунар. симп. Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН. С. 246–247.
- Рустамов А.К. 1954. Птицы пустыни Кара-Кум. Ашхабад: Изд-во Акад. наук Туркменской ССР. 344 с.
- Рустамов А.К. 1968. Зоогеографические особенности различных групп наземной фауны пустынь Средней Азии // Орнитология. Вып. 9. С. 131–136.
- Тесаков А.С., Сыромятникова Е.В., Данилов И.Г., и др. 2014. Успехи изучения миоценовых позвоночных местонахождения Тагай (остров Ольхон, озеро Байкал) // Палеонтология Центральной Азии и сопредельных регионов. Межд. конф. к 45-летию СРМПЭ. Тез. докл. М.: ПИН РАН. С. 75–77.
- Тлеубердина П.А. 1982. Поздненеогеновая фауна юго-востока Казахстана. Алма-Ата: Наука. 120 с.
- Штегман Б.К. 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. М., Л.: Изд-во АН СССР. 156 с.
- Abels H.A., Dupont-Nivet G., Xiao G., Bosboom R., Krijgsman W. 2011. Step-wise change of Asian interior climate preceding the Eocene-Oligocene Transition (EOT) // Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol. Vol. 299. P. 399–412.
- Akhmeteyev M.A., Dodoniv 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. No. 382. P. 139–161.
- Alström P., Barnes K.N., Olsson U., Barker F.K., Bloomer P., Khan A.A., Qureshi M.A., Guillaumet A., Crochet P.-A., Ryan P.G. 2013. Multilocus phylogeny of the avian family Alaudidae (larks) reveals complex morphological evolution, non-monophyletic genera and hidden species diversity // Mol. Phyl. Evol. Vol. 69. P. 1043–1056.
- 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 Ornithol. J. Vol. 7. P. 55–62.
- Atamuradov K.I. 1994. Palaeogeography of Turkmenistan // V. Fet, K. Atamuradov (eds.). Biogeography and Ecology of Turkmenistan. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers. P. 49–64.
- Bibi F. 2011. Mio-Pliocene faunal exchanges and African biogeography: the record of fossil bovids // PLoS One. Vol. 6: e16688.
- Boev Z.N. 2012. Neogene larks (Aves: Alaudidae (Vigors, 1825)) from Bulgaria // Acta Zool. Bulgar. Vol. 64. P. 295–318.
- 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. Vol. 40. P. 39–49.
- Caves J.K., Moragne D.Y., Ibarra D.E., Bayshashov B.U., Gao Y., Jones M.M., Zhamangara A., Arzhannikova A.V., Arzhannikov S.G., Chamberlain C.P. 2016. The Neogene de-greening of Central Asia // Geology. Vol. 44. P. 887–890.

- Caves J.K., Sjoström D.J., Mix H.T., Winnick M.J., Chamberlain C.P. 2014. Aridification of Central Asia and uplift of the Altai and Hangay Mountains, Mongolia: Stable isotope evidence // *Amer. J. Sci.* Vol. 314. P. 1171–1201.
- Caves J.K., Winnick M.J., Graham S.A., Sjoström D.J., Mulch A., Chamberlain C.P. 2015. Role of the westerlies in Central Asia climate over the Cenozoic // *Earth Planet. Sci. Lett.* Vol. 428. P. 33–43.
- do Amaral F.R., Sheldon F.H., Gamauf A., Haring E., Riesing M., Silveira L.F., Wajntal A., 2009. Patterns and processes of diversification in a widespread and ecologically diverse avian group, the buteonine hawks (Aves, Accipitridae) // *Mol. Phyl. Evol.* Vol. 53. P. 703–715.
- 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*. Vol. 9: e87570.
- Dupont-Nivet G., Krijgsman W., Langereis C.G., Abels H.A., Dai S., Fang X. 2007. Tibetan plateau aridification linked to global cooling at the Eocene-Oligocene transition // *Nature*. Vol. 445. P. 635–638.
- Emslie S.D. 2004. The Early and Middle Pleistocene avifauna from Porcupine cave // A.D. Barnosky (ed.). *Biodiversity response to climate change in the Middle Pleistocene* Berkeley, Los Angeles, London: University of California Press. P. 127–140.
- Eronen J.T., Fortelius M., Micheels A., Portmann F.T., Puolamäki K., Janis C.M. 2012. Neogene aridification of the Northern Hemisphere // *Geology*. Vol. 40. P. 823–826.
- Fjeldså J., Irestedt M., Ericson P.G.P., Zuccon D. 2010. The Cinnamon Ibon *Hypocryptadius cinnamomeus* is a forest canopy sparrow // *Ibis*. Vol. 152. P. 747–760.
- Flower B.P., Kennett J.P. 1994. The middle Miocene climatic transition: East Antarctic ice sheet development, deep ocean circulation and global carbon cycling // *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* Vol. 108. P. 537–555.
- Fuchs J., Johnson J.A., Mindell D.P. 2015. Rapid diversification of falcons (Aves: Falconidae) due to expansion of open habitats in the Late Miocene // *Mol. Phyl. Evol.* Vol. 82. P. 166–182.
- Guo Z.T., Peng S.Z., Hao Q.Z., Biscaye P.E., Liu T.S. 2001. Origin of the Miocene-Pliocene red-earth formation at Xifeng in Northern China and implications for paleoenvironments // *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* Vol. 170. P. 11–26.
- Guo Z.T., Ruddiman W.F., Hao Q.Z., et al. 2002. Onset of Asian desertification by 22 Myr ago inferred from loess deposits in China // *Nature*. Vol. 416. P. 159–163.
- Guo Z.T., Sun B., Zhang Z.S., et al. 2008. A major reorganization of Asian climate by the early Miocene // *Clim. Past*. Vol. 4. P. 153–174.
- Harrison C.J.O., Walker C.A. 1982. Fossil birds from the Upper Miocene of Northern Pakistan // *Tert. Res.* Vol. 4. P. 53–69.
- Harzhauser M., Daxner-Höck G., López-Guerrero P., et al. 2016. Stepwise onset of the Icehouse world and its impact on Oligo-Miocene Central Asian mammals // *Sci. Rep.* Vol. 6: 36169.
- Helbig A.J., Kocum A., Seibold I., Braun M.J. 2005. A multi-gene phylogeny of aquiline eagles (Aves: Accipitriformes) reveals extensive paraphyly at the genus level // *Mol. Phyl. Evol.* Vol. 35. P. 147–164.
- Hou L. 1993. Avian fossils of Pleistocene from Zhoukoudian // *Mem. Inst. Vertebr. Paleontol. Paleoanthropol. Acad. Sin.* Vol. 19. P. 165–297.
- Liu L., Eronen J.T., Fortelius M. 2009. Significant mid-latitude aridity in the middle Miocene of East Asia // *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* Vol. 279. P. 201–206.
- Louchart A., Bedetti C., Pavia M. 2005b. A new species of eagle (Aves: Accipitridae) close to the Steppe Eagle, from the Pleistocene of Corsica and Sardinia, France and Italy // *Palaeontogr. Abt. A. Bd* 272. P. 121–148.

- Louchart A., Vignaud P., Likius A., Brunet M., White T.D. 2005a. A large extinct marabout stork in African Pliocene hominid sites, and a review of the fossil species of *Leptoptilos* // Acta Palaeontol. Polon. Vol. 50. P. 549–563.
- Martynovich N.V. 2002. Pleistocene birds from Tsagan-Agui Cave (Gobian Altai) // Acta zool. Cracoviens. Vol. 45. P. 283–292.
- Mayr G. 2009. Paleogene fossil birds. Berlin, Helderberg: Springer-Verlag. 262 p.
- Meng J., McKenna M.C. 1998. Faunal turnovers of Palaeogene mammals from the Mongolian Plateau // Nature. Vol. 394. P. 364–367.
- Mirzaie Ataabadi M., Liu L., Eronen J., Bernor R.L., Fortelius M., 2013. Continental-scale patterns in Neogene mammal community evolution and biogeography: a Europe-Asia perspective // X. Wang, J.J. Flynn, M. Fortelius (eds.). Fossil mammals of Asia. Neogene biostratigraphy and chronology. New-York: Columbia University Press. P. 629–655.
- Moyle R.G., Oliveros C.H., Andersen M.J., et al. 2016. Tectonic collision and uplift of Wallacea triggered the global songbird radiation // Nat. Commun. Vol. 7: 12709.
- Nagy J., Tökölyi J. 2014. Phylogeny, historical biogeography and the evolution of migration in accipitrid birds of prey (Aves: Accipitriformes) // Ornis Hungar. Vol. 22. P. 15–35.
- 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 // Mol. Ecol. Vol. 16. P. 1497–1517.
- 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) // J. Zool. Syst. Evol. Research. Vol. 43. P. 321–331.
- Prum R.O., Berv J.S., Dornburg A., Field D.J., Townsend J.P., Lemmon E.M., Lemmon A.R., 2015. A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing // Nature. Vol. 526. P. 569–573.
- Qu Y., Ericson P.G.P., Lei F.-M., Gebauer A., Kaiser M., Helbig A.J. 2006. Molecular phylogenetic relationship of snow finch complex (genera *Montifringilla*, *Pyrgilauda*, and *Onychostruthus*) from the Tibetan plateau // Mol. Phyl. Evol. Vol. 40. P. 218–226.
- Rea D.K., Snoeckx H., Joseph L.H. 1998. Late Cenozoic eolian deposition in the North Pacific: Asian drying, Tibetan uplift, and cooling of the northern hemisphere // Paleoceanography. Vol. 13. P. 215–224.
- Selvatti A.P., Gonzaga L.P., de Moraes Russo C.A. 2015. A Paleogene origin for crown passerines and the diversification of the Oscines in the New World // Mol. Phyl. Evol. Vol. 88. P. 1–15.
- Sun J., Ni X., Bi S., Wu W., Ye J., Meng J., Windley B.F. 2014. Synchronous turnover of flora, fauna, and climate at the Eocene-Oligocene Boundary in Asia // Sci. Rep. Vol. 4. P. 7463.
- Sun J., Windley B.F. 2015. Onset of aridification by 34 Ma across the Eocene-Oligocene transition in Central Asia // Geology. Vol. 43. P. 1015–1018.
- Sun J., Ye J., Wu W.-Y., et al. 2010. Late Oligocene-Miocene mid-latitude aridification and wind patterns in the Asian interior // Geology. Vol. 38. P. 515–518.
- Tang Z., Ding Z., White P.D., et al. 2011. Late Cenozoic central Asian drying inferred from a palynological record from the northern Tian Shan // Earth Planet. Sci. Lett. Vol. 302. P. 439–447.
- Tyrberg T. 1998. Pleistocene Birds of the Palearctic: A Catalogue. Cambridge, Massachusetts: Nuttall Ornithological Club. 720 p.
- Xiao G.Q., Abels H.A., Yao Z.Q., Dupont-Nivet G., Hilgen F.J. 2010. Asian aridification linked to the first step of the Eocene-Oligocene climate Transition (EOT) in obliquity-dominated terrestrial records (Xining Basin, China) // Clim. Past. Vol. 6. P. 501–513.
- Zachos J., Pagani M., Sloan L., Thomas E., Billups K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present // Science. Vol. 292. P. 686–693.

- Zamora J., Lowy E., Ruiz-del-Valle V., Moscoso J., Serrano-Vela J.I., Rivero-de-Aguilar J., Arnaiz-Villena A. 2006. *Rhodopechys obsoleta* (desert finch): a pale ancestor of greenfinches (*Carduelis* spp.) according to molecular phylogeny // J. Ornithol. Vol. 147. P. 448–456.
- Zelenkov N.V. 2013. New finds and revised taxa of Early Pliocene birds from Western Mongolia // U.B. Göhlich, A. Kroh. (eds.). Paleornithological Research 2013. Proc. 8th Intern. meet. Soc. Avian Paleontol. Evol. Wien: Verl. Naturhist. Mus. Wien. P. 153–170.
- Zelenkov N.V. 2016a. The first fossil parrot (Aves, Psittaciformes) from Siberia and its implications for the historical biogeography of Psittaciformes // Biol. Let. Vol. 12: 20160717.
- Zelenkov N.V. 2016b. Evolution of bird communities in the Neogene of Central Asia, with a review of the Neogene fossil record of Asian birds // Paleontol. J. Vol. 50. P. 1421–1433.
- Zelenkov N.V., Boev Z., Lazaridis G. 2016a. A large ergilornithine (Aves, Gruiformes) from the Late Miocene of the Balkan Peninsula // Paläontol. Zeitschr. Vol. 90. P. 145–151.
- Zelenkov N.V., Kurochkin E.N. 2012. The first representative Pliocene assemblages of passerine birds in Asia (Northern Mongolia and Russian Transbaikalia) // Geobios. Vol. 45. P. 323–334.
- Zelenkov, N.V., Volkova, N.V., Gorobets, L.V. 2016b. Late Miocene buttonquails (Charadriiformes, Turnicidae) from the temperate zone of Eurasia // J. Ornithol. Vol. 157. P. 85–92.
- Zhang C., Guo Z. 2014. Clay mineral changes across the Eocene–Oligocene transition in the sedimentary sequence at Xining occurred prior to global cooling // Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol. Vol. 411. P. 18–29.
- Zuccon D., Prŷs-Jones R., Rasmussen P.C., Ericson P.G.P. 2012. The phylogenetic relationships and generic limits of finches (Fringillidae) // Mol. Phyl. Evol. Vol. 62. P. 581–596.

Дискуссионные вопросы орнитологии. К 100-летию А.К. Рустамова (1917–2005).

Труды Мензбирова орнитологического общества, том 3. С. 29–39.

Debatable Questions of Ornithology. To the 100-years of A.K. Rustamov (1917–2005).

Archives of the Menzbier Ornithological Society, Volume 3. Moscow: KMK Scientific Press. 2017. P. 29–39.

Опыт морфо-экологической реконструкции локомоторного аппарата ископаемых птиц

А.В. Зиновьев

*Тверской государственный университет,
ул. Желябова, 33, Тверь, 170100, Россия
e-mail: zinoviev.av@tversu.ru*

В статье мы обращаем внимание на важность морфологических исследований для реконструкции эволюционного процесса. Сравнительная анатомия птиц не только позволяет выявлять ключевые адаптации и устанавливать родственные связи между группами, но и даёт возможность реконструировать мягкие ткани вымерших животных. Последний тезис проиллюстрирован на примере *Archaeopteryx lithographica*, *Hesperornis regalis* и двух видов отряда Dinornithiformes — *Dinornis robustus* и *Emeus crassus*. Детальная реконструкция мускулатуры и связок задних конечностей указанных видов позволяет судить об особенностях их локомоции.

To the morpho-ecological reconstruction of the locomotor apparatus of the extinct birds

A.V. Zinoviev

*Tver State University,
Zhelyabova Str., 33, Tver, 170100, Russia;
e-mail: zinoviev.av@tversu.ru*

Here we emphasize the importance of morphological studies for the reconstruction of the evolutionary process. Avian comparative anatomy allows identifying key adaptations as well as affinities of taxonomic groups. It also makes possible the detailed reconstruction of soft tissues of the long extinct species. We provide three examples of such a reconstruction, related to the hindlimb morphology of *Archaeopteryx lithographica*, *Hesperornis regalis*, and two species of the order Dinornithiformes — *Dinornis robustus* and *Emeus crassus*. The meticulous reconstruction reveals certain features of the locomotor specialization of the mentioned species.

Повышенное в последние десятилетия
внимание к молекулярным основам рекон-

струкции эволюционного процесса не снима-
ет с повестки дня классические морфологи-

ческие исследования. Последние оказываются не только важным источником информации о родственных связях и эволюции групп живых организмов, но в союзе с экологией позволяют судить о ключевых адаптациях, в частности, птиц (Юдин, 1957; Держинский, Корзун, 2004; Корзун, 2006; Калякин, 2008). Разработанная на достаточном уровне сравнительная анатомия костно-мышечных аппаратов, как функциональных единиц живого, способна дать ключи к реконструкции морфологии и экологии вымерших организмов (Зиновьев, 2010). В настоящей статье мы приводим обзор оригинальных морфо-экологических реконструкций аппарата двуногой локомоции ископаемых птиц, проводимых нами на протяжении уже более 10 лет (Зиновьев, 2007).

Принципы реконструкции

В процессе реконструкции мягких тканей задних конечностей ископаемых птиц, а также при анализе их функционирования, мы придерживаемся ряда принципов (Zinoviev, 2011): (а) суставные поверхности определяют положение и размах движений сегментов конечности; для конгруэнтных суставов (тазобедренный, метатарзофаланговые, межфаланговые) размах и направление движений оценивается по форме костных суставных поверхностей и расположению фиксирующих связок; в случае неконгруэнтных суставов упомянутые параметры движения определяются только после реконструкции суставных хрящей; (б) рубцы, гребни, бугристости и шероховатости указывают на протяжённость и характер крепления мышц, сухожилий и связок; гладкий участок кости в районе сустава указывает на огибание его сухожилием с волокнистым хрящом (Alexander, Dimery, 1985; Benjamin, Ralphs, 1998); (в) положение и степень развития реконструированных мышц не должны противоречить характеру развития и дви-

жения костных элементов конечности; они должны соответствовать функциональным потребностям конкретного типа передвижения; (г) предположения о гомологии реконструируемых мягких структур должны делаться с осторожностью, особенно в отношении особо древних ископаемых птиц (Mayr, Clarke, 2003); в этом случае должны браться во внимание мышцы возможных предков (дискуссию по поводу гомологии в реконструкциях см. у Hutchinson, 2001); (д) сходные результаты могут быть достигнуты разными путями; сходство в форме и пропорциях костей скелета задних конечностей не всегда указывает на близкое родство их обладателей; в случае сходства локомоторных адаптаций появление конвергентных или параллельных структур не является неожиданным событием.

Локомоторная адаптация археоптерикса *Archaeopteryx lithographica*

Попытки реконструировать особенности «наземной» локомоции археоптерикса предпринимались неоднократно (Dames, 1884; Heilmann, 1926; Ostrom, 1974, 1976; Martin, 1995; Elzanowski, 2001; Bühler, Bock, 2002 и др.). Большинство исследователей согласилось с тем, что археоптерикс мог бегать по земле и карабкаться по стволам и в кронах. Мартин (Martin, 1995), основываясь на утолщенном краниодорзальном крае ацетабулярной впадины, а также направленных каудовентрально лобковых костях предположил, что археоптерикс мог карабкаться с разведенными в сторону задними конечностями, прижимаясь брюхом к стволу (рис. 1). В противном случае направленные вентрально лобковые кости мешали бы подобному способу передвижения.

Наши исследования характера сочленения костей конечностей нескольких экземпляров археоптерикса, хранящихся в музеях Германии, показали, что разведение

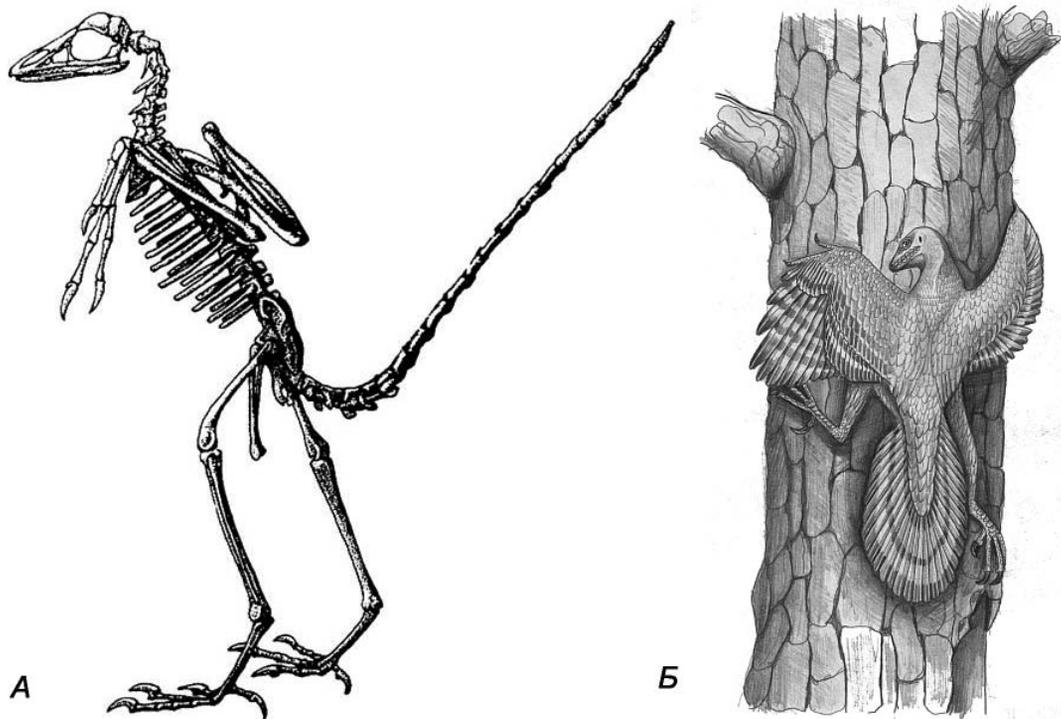


Рис. 1. Скелетная реконструкция археоптерикса по Л. Мартину (Martin, 1995) (А) и изображение карабкающегося по стволу археоптерикса согласно этой реконструкции (А.В. Зиновьев, карандаш, бумага, 1995) (Б).

Fig. 1. Skeletal reconstruction of *Archaeopteryx* according to Larry Martin (Martin, 1995) (A) and the life restoration of the climbing *Archaeopteryx* matching this reconstruction (A.V. Zinoviev, pencil, paper, 1995) (B).

в стороны бёдер у археоптерикса вряд ли было возможным; такое разведение ставит ретракторы бедра в невыгодное положение. Напротив, мускулатура тазобедренного отдела археоптерикса разительно напоминает таковую *Deinonychus*, отличного бегуна (рис. 2). Кроме того, лобковые кости археоптерикса в действительности не были столь отклонены каудально, как кажется на почти дизартрикулированном Лондонском экземпляре, с которым работал Мартин. Наилучшим образом сохранившиеся экземпляры из Зольнхофена и Айхштетта указывают на почти перпендикулярное по отношению к продольной оси подвздош-

ных костей направление лобковых костей (рис. 3). Такое их положение делает невозможным карабканье по стволу по «методу Мартина», но не запрещает карабканье по стволу вообще.

Удлиненные передние конечности с тремя свободными и снабженными загнутыми острыми когтями пальцами, второй палец задних конечностей, способный к гиперэкстензии, а также не усиленные стержни средних рулевых перьев указывают на иной способ карабканья археоптерикса по стволу. Археоптерикс карабкался наподобие монтера по телеграфному столбу или сборщика плодов по

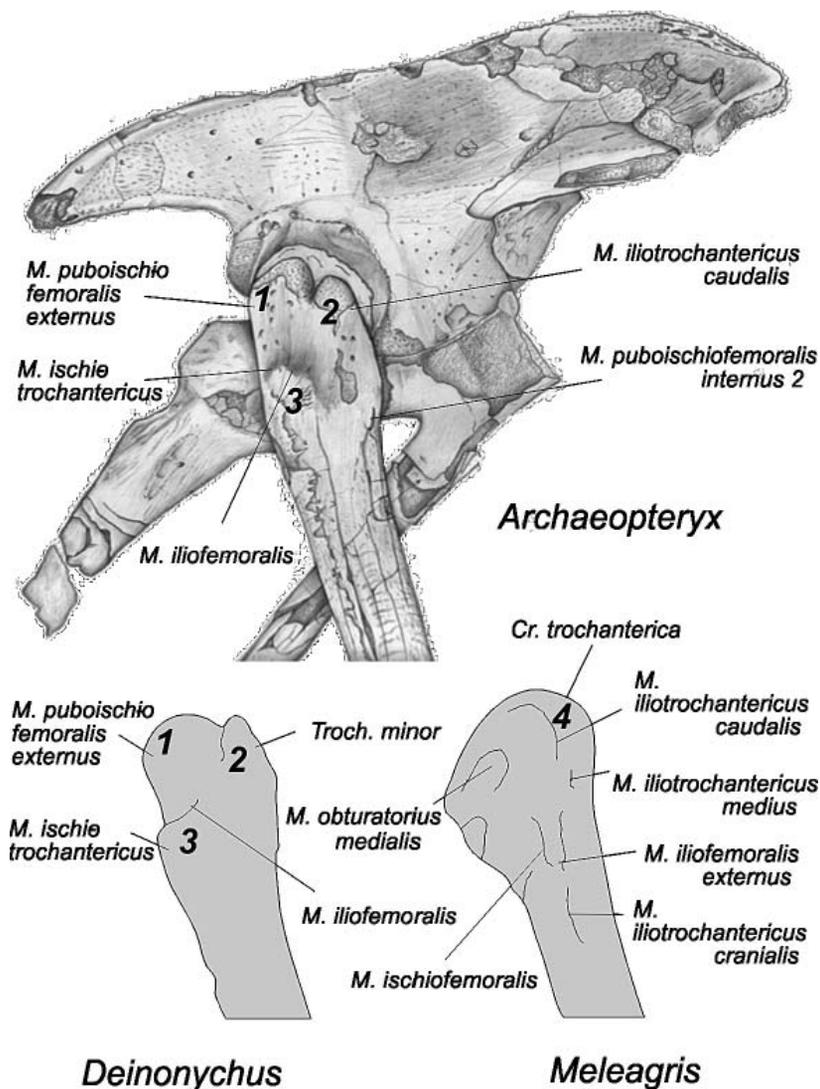


Рис. 2. Места крепления мышц тазобедерной области археоптерикса, дейнонихуса и индейки. 1 — *trochanter major*; 2 — *tr. minor*; 3 — *tr. posterior*; 4 — *crista trochanteris*. Обратите внимание на сходство между археоптериксом и дейнонихусом.

Fig. 2. Hip regions of *Archaeopteryx*, *Deinonychus* and turkey with insertions of some muscles. 1 — *trochanter major*; 2 — *tr. minor*; 3 — *tr. posterior*; 4 — *crista trochanteris*. Note the similarity between *Archaeopteryx* and *Deinonychus*.

стволу пальмы (рис. 4). Подведённые под тело конечности обеспечивали толчок, по окончании которого археоптерикс фиксировал свое положение на стволе при по-

мощи стоп и когтей пальцев удлинённых передних конечностей. Опора на задние и передние конечности снимала необходимость опоры на хвост, которая нужна

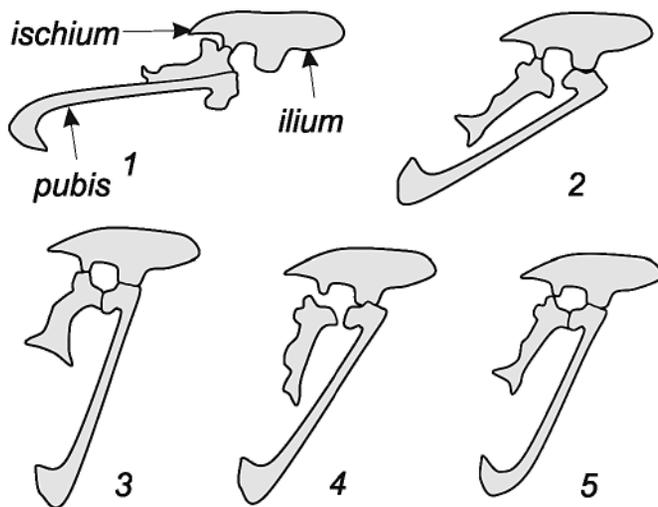


Рис. 3. Контуры подвздошной *ilium*, седалищной *ischium* и лобковой *pubis* костей Лондонского London (1), Берлинского Berlin (2), Зольнгофенского Актиен-Ферайн Solnhofen Aktien-Verein (3), Зольнгофенского Solnhofen (4) и Айхштеттского Eichstätt (5) экземпляров археоптерикса (по Zinoviev, 2008). Обратите внимание на то, что в близком к нормальному положению кости таза находятся только у 3-го и 5-го образцов.

Fig. 3. Contours of *ilium*, *ischium* and *pubis* of London (1), Berlin (2), Solnhofen Aktien-Verein (3), Solnhofen (4), and Eichstätt (5) specimens of *Archaeopteryx* (after Zinoviev, 2008). Only specimens 3th and 5th have *pubis* close to the original position.

карабкающимся по стволу птицам (дятлы, пищухи). Направленный медиально относительно короткий первый палец вряд ли играл роль в охватывании ветвей, как это происходит у современных арбореальных птиц. Археоптерикс, по-видимому, лазал в кронах с помощью передних конечностей, а также мог ходить и бегать вдоль достаточно толстых ветвей (Zinoviev, 2008).

Локомоторная адаптация гесперорниса *Hesperornis regalis*

Принадлежащий к ограниченной группе морских нелетающих зубатых птиц середины и конца мезозойской эры гесперорнис является объектом многочисленных исследований (список литературы см. в Zinoviev, 2011). Уже Марш, первым описавший гесперорниса (Marsh,

1872a,b), обратил внимание на сходство его пропорций и костей скелета с таковыми гагары. Он верно заключил, что гесперорнис был ныряющей птицей, передвигавшейся под водой с помощью задних конечностей и ловившей вёрткую рыбу длинным клювом, усаженным зубами (Marsh, 1880). Позднее Штольпе (Stolpe, 1932, 1935) обратил внимание на то, что межфаланговые суставы задних конечностей гесперорниса позволяли ротационные движения вдоль продольной оси фаланг, как это происходит у поганок. Из этого автор справедливо заключил, что пальцы гесперорниса, как и пальцы поганок, были оторочены лопастями, а не перепонками, как у гагар. Впоследствии некоторые авторы обратили внимание на хорошее развитие у гесперорниса ретракторов бедра и разгибателей интертарзаль-



Рис. 4. Карабканье по стволу археоптерикса и сборщика плодов финиковой пальмы. Обратите внимание на сходство положения карабкающихся и отсутствие в обоих случаях необходимости иметь дополнительную опору на хвост.

Fig. 4. *Archaeopteryx* climbing the tree trunk and a man climbing a palm to pick fruits. Note the similarity in the position of both climbers.

ного сустава (Dabelow, 1925; Богданович, 2003). Мартин и Тейт (Martin, Tate, 1976) даже попытались реконструировать несколько мышц задних конечностей близкого гесперорнису рода *Baptornis*.

Принимая во внимание работы предшественников, мы в полной мере воспользовались возможностью реконструировать мышцы и связки задних конечностей гесперорниса, кости которых сохраняют чёткие следы крепления мягких тканей (Zinoviev, 2009–2011, 2015a,b). Оказалось, что мускульная и связочная система гесперорниса несёт в себе смесь черт, наблюдаемых у гагар и поганок. Бедренные кости гесперорниса были разведены в стороны шире, чем

у гагар и поганок (рис. 5), позволяя более эффективное вынесение дистальной части конечности над телом во время гребка. Мощное развитие ретракторов бедра указывает не столько на его движение в акте гребка, сколько на необходимость фиксирования бедра в момент гребка. Интересно строение интертарзального сустава гесперорниса. Характер костных поверхностей, а также коллатеральных связок и связок, крепивших к костям мениски, указывают на достаточную долю ротационной свободы (пронация-супинация) в этом суставе. Указанное свойство характерно для гагар. В то же время межфаланговые суставы указывают на движение пальцев, оторо-

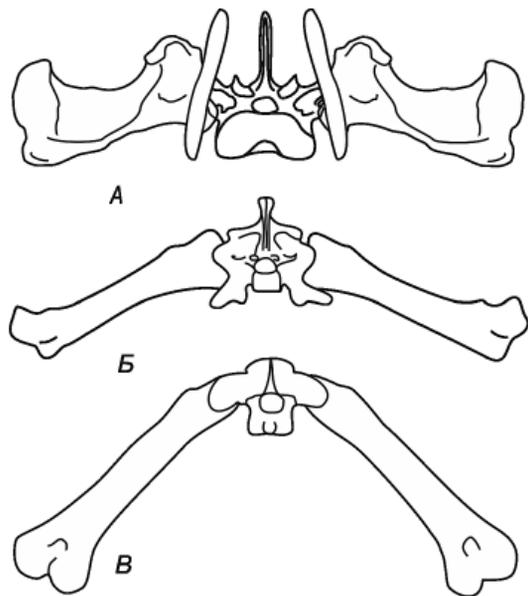


Рис. 5. Вид на таз и бёдра спереди (А) гесперорниса, краснозобой гагары (Б) и чомги (В). Обратите внимание на наивысшее разведение бёдер у гесперорниса (по Zinoviev, 2011, с изменениями).

Fig. 5. Pelvis and femora of (A) *Hesperornis*, Red-throated Diver (B) and Great Crested Grebe (B), cranial view. Note the highest degree of the femora spreading in *Hesperornis* (according to Zinoviev, 2011, with changes).

ченных лопастями, сходное с таковым у поганок. Будучи крайне специализированным ныряльщиком, превосходящим в этом гагар и поганок, гесперорнис избрал свой, третий путь движения конечностей под водой, сочетающий элементы подводной локомоции двух упомянутых современных групп.

Локомоторная адаптация некоторых видов *Dinornithiformes*

Dinornithiformes, или моа, привлекли внимание многочисленных исследователей практически с момента первого упоминания в литературе (Polack, 1838) и первого научного описания (Owen, 1839) благодаря своим размерам и относительно недавнему вымиранию с сохранением мумий и легенд туземцев. Кости тазового пояса и конечностей моа, как сохраняющиеся лучше всего, послужили основным материалом для классификационных построений внутри отряда. В процессе работы над классификациями ряд исследователей описали также мягкие ткани задних конечностей

моа, как по мумиям (Coughtrey, 1874a,b), так и по следам на костях (Kooyman, 1985, 1991), причём последний автор сделал также выводы морфо-экологического содержания. Наши исследования, в ходе которых мы детально реконструировали мышцы и связки задних конечностей *Dinornis robustus* и *Emeus crassus*, расширили представления о характере использования этими видами задних конечностей.

Как было отмечено другими авторами (Alexander, 1983a,b; Kooyman, 1985, 1991), *Dinornis* был более подвижным, нежели *Emeus*. Это выражается не в наборе мускулов, а скорее в степени развития таковых. В общем, мускулатура задних конечностей исследованных видов напоминает таковую похожего на исходных для древненёбных птиц отряда — тинаму (*Tinamiformes*). Мускулатура задних конечностей моа сходна также с мускулатурой географически близких к ним киви, эму и казуаров. Другие представители *Ratitae*, такие, как нанду и африканский страус, значительно отличаются по этому параметру.

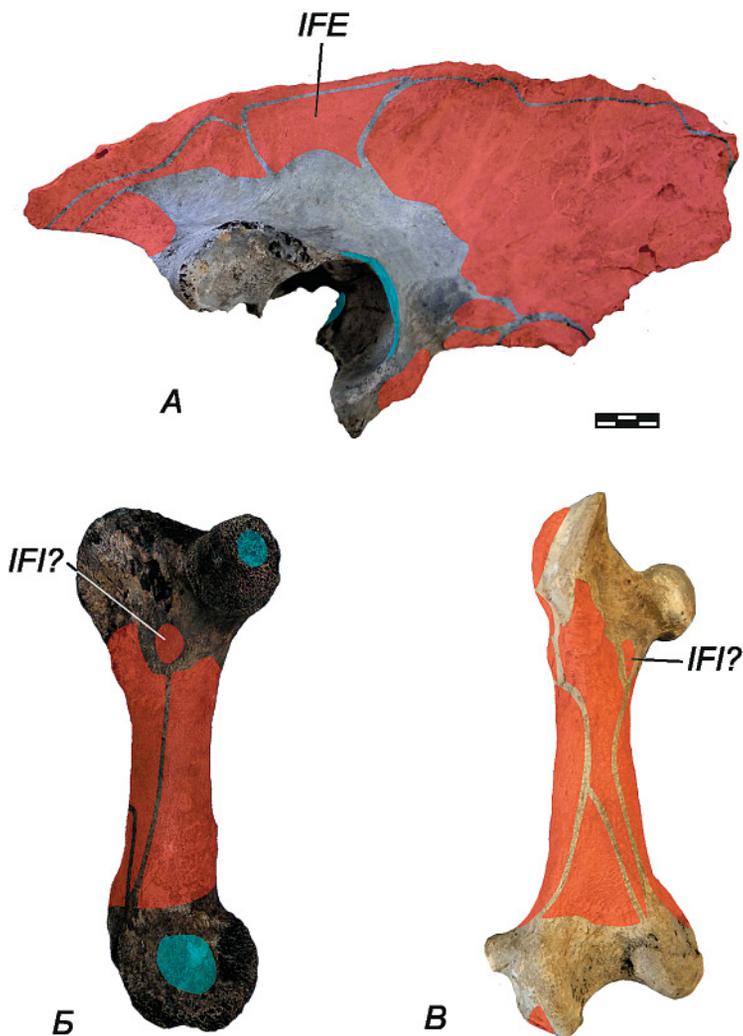


Рис. 6. Фрагмент таза *Emeus crassus* латерально (А). IFE — место отхождения хорошо развитого *m. iliofemoralis externus*. Правые бедренные кости *Dinornis robustus* медиально (Б) и *Emeus crassus* краниально (В). IFI? — место необычного крепления *m. iliofemoralis internus*. Красным показано начало мышц, голубым — связок.

Fig. 6. Fragment of the pelvis of *Emeus crassus*, lateral view (A). IFE — the place of the origin of a well-developed *m. iliofemoralis externus*. The right femora of *Dinornis robustus*, medial view (Б) and *Emeus crassus*, cranial view (В). IFI? — the place of an unusual insertion of *m. iliofemoralis internus*. The red color shows muscle traces, the blue color — those of ligaments.

Существуют, однако, черты в морфологии задних конечностей, характерные только для моа. Во-первых, это велико-

лепное развитие у моа *m. iliofemoralis externus* (рис. 6А), что связано с необходимостью удержания туловища отно-

сительно бедра во время опоры на одну ногу. Поскольку таз у моа широк, а вес многих видов достигал приличных значений, значимость указанного мускула в данной группе не вызывает сомнений. Другой мускул, *m. iliofemoralis internus*, имеет необычное крепление. Из слабого пронатора бедра он превратился в его слабый ретрактор (рис. 6 Б, В). Причина подобного смещения непонятна и должна быть проверена на мумифицированных останках.

Брюшки мышц голени у моа распространялись почти по всей длине тибιο-тарзуса, что характерно для видов, не делающих ставку на бег. В связи с этим кнемиальные гребни развиты слабо. Интерес вызывает группировка конечных сухожилий сгибателей 2-го пальца под сухожильным чехлом, отдельным от такового для других сгибателей передних пальцев. Это указывает на приоритетное использование данного пальца в определенном роде

действиях. Возможно, этот палец принимал основное участие в выскребании ризома папоротников, которыми питались моа (Owen, 1849; Kirk, 1875; White, 1925; Burrows et al., 1981).

Заключение

Детальная реконструкция мягких тканей задних конечностей ископаемых птиц имеет большие перспективы. Она способна не только дать информацию о возможных родственных связях вымерших организмов, но также вскрыть важные детали специализации и нюансы использования локомоторного аппарата. Дальнейшим шагом в этом направлении видится трёхмерная компьютерная реконструкция мягких тканей с последующей анимацией отдельных сегментов и всей конечности. Современная компьютерная техника и программное обеспечение позволяют это сделать.

Литература

- Богданович И.А. 2003. Морфологические аспекты филогении *Nesperornithidae* (Ornithurae, Aves) // Вестник зоологии. Т. 37. № 6. С. 65–71.
- Дзержинский Ф.Я., Корзун Л.П. 2004. Современные подходы к интерпретации данных морфологии как путь получения новых сведений по экологии и эволюции позвоночных (на примере птиц) // У. Хоссфельд, Л. Олссон, О. Брайдбах, Г.С. Левит (ред.). Эволюционная морфология от К. Гегенбаура до современности. М.: ИПФ «Ника». С. 269–294.
- Зиновьев А.В. 2007. Ключевая локомоторная адаптация воробьиных птиц в свете морфологии их задних конечностей // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. Т. 112. № 3. С. 20–26.
- Зиновьев А.В. 2007. Сравнительная анатомия, структурные преобразования и адаптивная эволюция аппарата двуногой локомоции птиц. Автореферат на соискание ученой степени доктора биологических наук. М.: МГУ. 53 с.
- Зиновьев А.В. 2010. Сравнительная анатомия, структурные преобразования и адаптивная эволюция аппарата двуногой локомоции птиц. М.: Товарищество научных изданий КМК. 285 с.
- Калякин М.В. 2008. Формирование ключевых трофических адаптаций певчих воробьиных птиц тропических лесных экосистем Юго-Восточной Азии. Автореф. дисс. ... доктора биол. наук. М.: МГУ. 52 с.
- Корзун Л.П. 2006. Ключевая трофическая адаптация голубей и рябков (*Columbiformes*, *Pteroclitiformes*): эволюционный сценарий // Е.Н. Курочкин (ред.). Орнитологические исследования в Северной Евразии: Тезисы XII международной орнитологической конференции Северной Евразии. Ставрополь: Изд-во СГУ. С. 272–273.

- Юдин К.А. 1957. О задачах морфологических исследований в области орнитологии // Зоологический журнал. Т. 36. № 1. С. 113–121.
- Alexander R.M. 1983a. Allometry of the leg bones of Moas (*Dinornithes*) and other birds // *Journal of Zoology*. Vol. 200. No. 2. P. 215–231.
- Alexander R.M. 1983b. On the massive legs of a Moa (*Pachyornis elephantopus*, *Dinornithes*) // *Journal of Zoology*. Vol. 201. No. 3. P. 363–376.
- Alexander R.M., Dimery N.J. 1985. The significance of sesamoids and retro-articular processes for the mechanics of joints // *Journal of Zoology*. Vol. 205. P. 357–371.
- Benjamin M., Ralphs J.R. 1998. Fibrocartilage in tendons and ligaments — an adaptation to compressive loads // *Journal of Anatomy*. Vol. 193. No. 4. P. 481–494.
- Bühler P., Bock W.J. 2002. Zur Archaeopteryx // *Journal of Ornithology*. Vol. 143. No. 3. P. 269–286.
- Burrows C.J., McCulloch B., Trotter M.M. 1981. The diet of moas based on gizzard contents samples from Pyramid Valley, North Canterbury, and Scaifes Lagoon, Lake Wanaka, Otago // *Records of the Canterbury Museum*. Vol. 9. No. 6. P. 309–336.
- Coughtrey M. 1874a. Anatomical notes on the Moa's leg found at Knobby Ranges in the Province of Otago // *Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand*. Vol. 7. P. 269–273.
- Coughtrey M. 1874b. Notes on the anatomy of the moa remains found at Earnsleugh Cave, Alexandria // *Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand*. Vol. 7. P. 141–144.
- Dabelow A. 1925. Die Schwimmpassung der Vögel. Ein Beitrag zur biologischen Anatomie der Fortbewegung // *Morphologisches Jahrbuch*. Bd 54. S. 288–321.
- Dames W.B. 1884. Über Archaeopteryx // *Paläontologische Abhandlungen*. Bd 2. Hft. 3. S. 119–196.
- Elzanowski A. 2001. The life style of Archaeopteryx // *Asociacion Paleontologica Argentina. Publicaciones Especiales*. Vol. 7. P. 91–99.
- Heilmann G. 1926. The origin of birds. London: Witherby. 208 p.
- Hutchinson J.R. 2001. The evolution of pelvic osteology and soft tissues on the line of extant birds (*Neornithes*) // *Zoological Journal of the Linnean Society*. Vol. 131. No. 2. P. 123–168.
- Kirk T. 1875. Extracts from a letter from F.E. Maning, Esq., relative to the extinction of the Moa // *Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand*. Vol. 8. P. 102–103.
- Kooyman B.P. 1985. Moa and moa hunting: An archaeological analysis of big game hunting in New Zealand. Doctor of Philosophy Thesis. Dunedin: University of Otago. 444 p.
- Kooyman B.P. 1991. Implications of bone morphology for moa taxonomy and behavior // *Journal of Morphology*. Vol. 209. No. 1. P. 53–81.
- Marsh O.C. 1872a. Discovery of a remarkable fossil bird // *American Journal of Science*. 3rd Series. Vol. 3. No. 13. P. 56–57.
- Marsh O.C. 1872b. Discovery of a remarkable fossil bird // *Annals and Magazine of Natural History*. 4th Series. Vol. 9. P. 326.
- Marsh O.C. 1880. *Odontornithes*, a monograph on the extinct toothed birds of North America // *Report of the United States Geological Exploration of the Fortieth Parallel*. Vol. 7. P. 1–201.
- Martin L.D. 1995. A new skeletal model of Archaeopteryx // *Archaeopteryx*. Vol. 13. P. 33–40.
- Martin L.D., Tate J.Jr. 1976. The skeleton of *Baptornis advenus* (Aves: Hesperornithiformes) // *Smithsonian Contributions to Zoology*. Vol. 27. P. 35–66.
- Mayr G., Clarke J.A. 2003. The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters // *Cladistics*. Vol. 19. No. 6. P. 527–553.
- Ostrom J.H. 1974. Archaeopteryx and the origin of flight // *Quarterly Review of Biology*. Vol. 49. No. 1. P. 27–47.
- Ostrom J.H. 1976. Archaeopteryx and the origin of birds // *Biological Journal of the Linnean Society*. Vol. 8. No. 2. P. 91–182.
- Owen R. 1839. Notice of a fragment of the femur of a gigantic bird of New Zealand //

- Proceedings of the Zoological Society of London. Vol. 7. P. 169–171.
- Owen R. 1849. On *Dinornis*, an extinct genus of tridactyle struthious birds, with description of portions of the skeleton of five species which formerly existed in New Zealand (Part I) // Transactions of the Zoological Society of London. Vol. 3. No. 3. P. 235–276.
- Polack J.S. 1838. New Zealand: being a narrative of travels and adventures during a residence in that country between the years 1831 and 1837. London: Richard Bentley Publisher in Ordinary to Her Majesty. Vol. 1. 403 p.
- Stolpe M. 1932. Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vögel // Journal of Ornithology. Vol. 80. No. 2. P. 161–247.
- Stolpe M. 1935. *Colymbus*, *Hesperornis*, *Podiceps*: ein Vergleich ihrer hinteren Extremität // Journal of Ornithology. Vol. 83. No. 1. P. 115–128.
- White J. 1925. The moa in the Maori tradition // Journal of the Polynesian Society. Vol. 34. No. 134. P. 170–174.
- Zinoviev A.V. 2008. How *Archaeopteryx* climbed trees // N. Prahl (ed.). Materialien zum wissenschaftlichen Seminar der Stipendiaten des «Michail Lomonosov» — Programms 2007/08. Vol. 4. Moscow: DAAD. P. 246–248.
- Zinoviev A.V. 2009. Notes on hindlimb myology and syndesmology of *Hesperornis regalis* (Aves: Hesperornithiformes) // Journal of Vertebrate Paleontology. Vol. 29. No. 3 Suppl. P. 207A.
- Zinoviev A.V. 2010. Cretaceous foot-propelled bird *Hesperornis*: its own way // Materialien zum wissenschaftlichen Seminar der Stipendiaten der Programme «Michail Lomonosov II» und «Immanuel Kant II» 2009/2010. Vol. 6. Moscow: DAAD. P. 212–216.
- Zinoviev A.V. 2011. Notes on the hindlimb myology and syndesmology of the Mesozoic toothed bird *Hesperornis regalis* (Aves: Hesperornithiformes) // Journal of Systematic Palaeontology. Vol. 9. No. 1. P. 65–84.
- Zinoviev A.V. 2015a. Comparative anatomy of the intertarsal joint and its bearing on the locomotion of *Hesperornis regalis* (Hesperornithiformes) and *Emeus crassus* (Dinornithiformes) // G. Martin, A. Marzal (eds). 10th Conference of the European Ornithologists' Union. Badajoz: EOU. P. 304.
- Zinoviev A.V. 2015b. Comparative anatomy of the intertarsal joint in extant and fossil birds: Inferences for the locomotion of *Hesperornis regalis* (Hesperornithiformes) and *Emeus crassus* (Dinornithiformes) // Journal of Ornithology. Vol. 156. P. 317–323.

Сложность дивергенции и структура вида у птиц

К.Е. Михайлов

*Палеонтологический институт имени А.А. Борисяка РАН,
ул. Профсоюзная, 123, Москва, 117647, Россия
e-mail: mikhailov@paleo.ru*

Проблема вида — это выбор того уровня дивергенции, который отображает наиболее значимые события/явления в трансформации живой организации. Таким универсальным событием/явлением оказывается норма реакции в осуществлении фенотипа, включающая типовой онтогенез и спектры морфозов (аберраций). Норма реакции и есть морфогенетический вид, — наименьшая единица эволюции. Эти виды дискретны на масштабной шкале времени, поскольку переход от одной нормы к другой происходит через стадию дестабилизации развития; между этими стадиями морфогенез (норма) устойчив по своему итогу в долгой череде поколений. «Хороший вид» устойчив и в скрещивании, поэтому гибридизация или её отсутствие сами по себе не определяют границы вида (косвенно о них могут говорить последствия гибридизации). В границах морфогенетического вида история популяций у птиц проявляется и маркируется на разных уровнях (генетическом, социо-поведенческом, это-экологическом) по-разному, поскольку эти процессы не конгруэнтны (нет причинного сингенеза, хотя могут быть корреляции). Все эти процессы определяют сложную внутреннюю структуру вида у птиц, которая не сводима к унифицированной категории подвида.

Генетическая изменчивость, выражаемая в частотах аллелей и гаплотипов, не является (до некоего порога) причинной основой изменения нормы реакции морфогенеза. Сдвиг в онтогенезе начинается «сверху» (через модификации системы развития, — developmental plasticity, включая и нейро-поддержку поведения) и лишь оптимизируется ассимиляцией (Уоддингтон) или аккомодацией (Вест-Эберхард) индивидуальных геномов в очень широких пределах их функционально синонимичных вариаций. Поэтому один и тот же морфотип может быть представлен очень разными гаплорасами по краям широкого древнего ареала вида, и, напротив, резко отличные фенотипы могут быть слабо маркированы «генетическими дистанциями» (West-Eberhard, 2003; Jablonka, Lamb, 2005, и др.). Самым важным для начального «разведения» группировок особей (социоморф), как и в плане достижения сообразности частным особенностям типовой среды обитания (экорасы), оказывается у птиц их сложное поведение и психология перцепции (гибкая избирательность в предпочтениях), опосредуемая и наследуемая социально (Behavioral Inheritance Systems, как основа истории популяций). Генетические и социальные «микротаксоны» (гаплорасы и экорасы), строго говоря, не являются единицами эволюции (но только популяционной истории вида), и только в особых случаях их обособление выступает достаточным «возмущением», т.е. может спровоцировать процессы, ведущие к дестабилизации морфогенеза и сдвигу в норме реакции. В таблице сведены разнородные «единицы дивергенции» (в пределах вида) и указаны их возможные корреляции.

Dimensions of divergence and species concept in birds

K.E. Mikhailov

*Borissiak Paleontological Institute of Russian Academy of Science,
Profsoyuznaya Str., 123, Moscow, 117647, Russia
e-mail: mikhailov@paleo.ru*

The species problem is the choice of appropriate level of divergence, that displays the most significant events/phenomena in the transformation of animate organization. Such a universal event/phenomena is the reaction norm that describes the particular pattern of phenotypic expression not only across the range of environments but also across the variety of functionally synonymous genotypes. It is the norm of reaction which is *morphogenetic species* — the smallest unit of evolution. The morphogenetic species are discrete at time large-scale, since the transition from one particular reaction norm to another always proceeds through destabilization of development (Schmalhauzen, Waddington, Shishkin, Rautian, Rasnitsyn, etc.), and the normal morphogenesis with its final result (phenotype) are sustainable in a long chain of generations between the unbalanced (polymorphic) evolutionary stages. “Good species” (creode of development) should be basically stable in the hybridization. In other words, the absence of hybridization, by itself, does not determine the species limits (implicitly they can be marked only by the phenotypic consequences of hybridization). The history of the populations within the limits of *the morphogenetic species* can be very complex in birds and differ in several dimensions of divergence (genetic, socio-behavioral, etho-ecological). These divergent processes are not congruent in terms of evolutionary rate and causal mechanisms (no true syngensis) although can correlate at larger time scale. All these dimensions define the complex inner structure of bird species, which are not reducible in a simple way to the unified category of subspecies.

The genetic variability is not the direct causal basis of evolutionary relevant changes in morphogenesis. The shift in morphogenesis (ontogeny) starts “from above” (through reorganization of the trajectories in developmental system), i.e. is result of developmental plasticity (see the same authors and also West-Eberhard, Jablonka and Lamb, Piersma and Gils, etc.) and only followed by genetic assimilation (Waddington) or genetic accommodation (West-Eberhard) in a wide range of adequate genotypes. Therefore, the same morphotype can be supported by quite different haplotypes on the remote edges of wide ancient species range, including its allopatric insular populations. Conversely, different phenotypes can be not marked well by the genetic distances. What is the most important for the initial reproductive divergence at the level of social groups (as socio-morphs), as for conformity to the particular features of the habitat (in a form of ecological races), is the complex behavior in regards of signal interaction with environment (pliable decision-making for various preferences), socially mediated and inherited (Behavioral Inheritance Systems). BISs is the basis of eco-geographical history of populations in birds within the limits of morphogenetic species. This history is not a true evolution (may be more comparable with ethno-divergence), and only in some possibly rare cases genetic and socio-behavioral “microtaxa” (haplo-races and ecological races) can be a factor of true speciation through inducing morphogenetic destabilization via critical isolation or penetration to critically adverse environment. The different “units of divergence” and the versions of their possible correlation are summarized in the table.

Введение

Во вступлении к русскому переводу известного труда Э. Майра «Зоологический вид и эволюция» (1968), профессор В.Г. Гептнер писал, что проблема вида, — это проблема «начальных этапов» и «процесса», т.е. проблема осмысления и адекватного отображения хода дивергенции популяций, включая её адаптивный аспект (Примечание 1¹). Можно сразу же уточнить, что для высших позвоночных эти «начальные этапы», как стало предельно ясно за последние десятилетия, не сводятся к генетике, морфологии и физиологии. Самым важным для начального «разведения» группировок особей у организмов с высоко развитой психикой (здесь и далее, по смыслу слова, — нейро-функциональной организацией), как и в плане достижения сообразности частным особенностям среды обитания, оказывается их сложное поведение (избирательность реакций), которое всегда представляет собой самую «крышу» онтогенеза, как эпигенеза, и во многих случаях включает социально наследуемые компоненты.

Возникает вопрос о том, как соотносятся друг с другом эти составляющие (молекулярная генетика, морфо-нейро-физиология, поведенческая экология), и если на самом деле дивергенция по ним не конгруэнтна (как принималось по умолчанию в философии биологии XX в., Примечание 2), то как тогда отобразить всю реальную сложность «процесса» на языке таксономии и какие адекватные реальности алгоритмы упорядочивания разнородных по «процессу» дивергентных может предложить систематика? Этот вопрос, естественно, подразумевает, что вся совокупность неконгруэнтных уклонений, взятая без остатка, только и слагает значимое информативное пространство околотовидовой и подвидовой систематики.

В XX в. изначально более глубокое осмысление вида как внутренне устойчивой системы индивидуального развития свелось к его репродуктивной замкнутости, то есть к различению границ видов через «внешнее условие», — наличие или отсутствие гибридизации между группами популяций. Однако время показало, что в таком узком осмыслении проблема вообще не имеет решения (Панов, 1993), поскольку бродит по кругу между опознанием вида по отсутствию гибридизации и пониманием гибридизации как скрещивания особей уже разных видов, тавтологичность чего вынужден был признавать и сам Майр (1968, с. 101).

В рамках ФКВ (см. ниже), выросшей из того же концептуального источника, что и БКВ (Haffer, 1992; Михайлов, 2003), казалось бы, снова был взят правильный курс на «фенотипическую уникальность» группы популяций (Cracraft, 1983), однако эта уникальность продолжала сводиться к генетической обособленности, в том числе в форме требования, как критерия таксона, строго «генеалогической монофилии», на чём и основано всё «древесное мышление» в систематике (и против чего возражали Э. Майр, Дж. Симпсон и многие их коллеги; см., например, Майр, 1971, с. 90–91). Слияние «древесного мышления» с современными молекулярными методиками привело к молекулярной версии ФКВ (см., например, Zink, 1997), которая, казалось бы, нашла единый количественный критерий различения видов для всех макротаксонов. Однако универсальность молекулярной систематики также оказалась иллюзорной: «проблемы, которые возникают в работе с молекулярными маркерами, очень сходны с теми, с которыми сталкивается систематик, используя морфологические подходы» (Абрамсон, 2009, с. 5) (Примечание 3).

Дело не в иллюзорности объективного разграничения «генетических монофилий» и даже не в том, что молекулярная

¹ Все Примечания (1–22) вынесены в конец статьи.

систематика в базовой схеме своего мышления игнорирует наличие долгих фаз дискретной устойчивости морфогенеза. Дробление «биологического вида» Майра (1968, 1971), как и всегда интуитивно принимавшегося многими зоологами «морфологического вида» (Панов, 1993) по формально оцениваемой генетической обособленности, принимаемой как самоцель в работе таксономиста, снова приводит систематику в то состояние, когда она, во-первых, «сама по себе имеет второстепенное значение», а, во-вторых, переводит структуру биоразнообразия «в вавилонское столпотворение описанных новых видов» (комментарий Р. Гертвига, из его знаменитого учебника зоологии начала XX в., обсуждавшийся В.Г. Гептнером; Майр, 1968, с. 6). Выделение множества мелких «гапловидов», во-первых, не отражает по существу логику эволюции морфогенеза, а во-вторых, при переводе их в разряд универсальных видов, затемняет, быть может, самое интересное, что есть в истории дивергенции популяций у птиц, — её социо-поведенческую и этоэкологическую составляющую.

В предлагаемой читателю статье рассмотрение проблемы вида и его структуры возвращается в исходный более широкий смысловой контекст, не ограниченный в понимании эволюции морфогенеза, поведенческой экологии, социо-психологии и, соответственно, всей сложности процесса дивергенции, рамками смысловой парадигмы генетического преформизма. Многогранная структура вида у птиц, как реальное отображение всей сложности «начальных этапов» и «процесса», может быть опознана только через чёткое осознание двух моментов. Во-первых, что диагностичное своеобразие фенотипа не есть тривиальное следствие «генетической уникальности» и что устойчивость фенотипа в поколениях не есть линейная функция панмиксии (в образе свободной

«диффузии генов») в замкнутом пространстве этой «уникальности» (разделы 3–5). Во-вторых, что экогенез как социозитогенез, с одной стороны, и эволюция морфогенеза (всей морфо-нейро-физио-организации), с другой стороны, не сводимы друг к другу причинно и по механизму наследования (а следовательно и по скорости процессов), и что именно первый аспект дивергенции наиболее всего отвечает у птиц за достижение сообразности с изменчивой средой обитания в пределах её типовых вариантов (см. разделы 6 и 7).

Принятые сокращения: БКВ — биологическая концепция вида, ГТЭ — генетические теории эволюции, СТЭ — синтетическая теория эволюции, ФКВ — филогенетическая концепция вида, ЭТЭ — эпигенетические теории эволюции, BISs — Behavioral Inheritance Systems.

1. Что в принципе должна отобразить категория вида (логика рассмотрения вопроса)

В эволюционном мышлении категория вида, очевидно, должна отобразить какие-то объективно-значимые моменты (события, состояния) в растянутом во времени существовании популяций, не исключая и проблему сообразности организма среде обитания, поскольку без минимума сообразности нет выживания, т.е. как раз протяжённости формы во времени (Примечание 4). Если процесс дивергенции сложен, т.е. не сводим в выявляемой скорости, причинах и механизмах изменения особенностей организации на разных её уровнях (молекулярных матриц, морфо-нейро-физиологии, поведенческой экологии) к одним и тем же «единицам» разнообразия, то сама строгость научного подхода требует классифицировать совокупность сравниваемых популяций отдельно по каждому из уровней. При этом сразу же возникают два вопроса:

(1) С каким «этажом» временной устойчивости живой организации и с каким уровнем средовой сообразности группировки организмов связать категорию вида в её формальном (номенклатурном) обозначении? Один вариант — связать её с наименьшей по объёму и наиболее быстро меняемой единицей. Этот путь был выбран ранними менделистами первой трети XX в. в их программе дробления биоразнообразия до жорданонов — элементарных, «мелких», по сути генетических видов². В противовес им другие опытные эволюционисты-систематики отстаивали концепцию «широкого вида» (линнеона), т.е. то, что «*настоящими видами*» должны признаваться комплексы форм, для которых характерны (1) морфологически резкое отграничение и (2) наличие нового признака (а не только иного состояния признака; см., например, индукции Л.С. Берга, как систематика, Георгиевский, 2013, с. 81). Понятно, что только во втором случае и остаётся место для представлений о сложной внутренней структуре вида и с неизбежностью встаёт второй вопрос:

(2) Целесообразно ли сводить разнообразие дивергентных процессов внутри широко понимаемого вида к одной плоскости анализа и простой линейной соподчиненности в схеме «вид-подвид-популяция»?³ Естественно, ответ будет

² Сразу же отмечу, что многие социо-экоморфы (см. разделы 5 и 6) могут быть в ряде случаев ещё более дробными единицами, чем жорданоны и гапловиды.

³ При понимании вида как универсальной генетической единицы (гапловид) другие аспекты дивергенции, связанные с модификационной изменчивостью (см. раздел 4), в том числе сезонным полифенизмом (seasonal polyphenism), как и все «тонкие» процессы социо-поведенческого и это-экологического обособления, как правило, уходят на дальний план и вообще «не распознаются» как что-то важное в проблематике видообразования и выживания популяций.

зависеть именно от того, рассматриваем ли мы эти процессы (разных уровней) как конгруэнтные в их генезисе (сингенез) или нет. Если нет, то кажется само собой разумеющимся, что отражающие разные процессы единицы разнообразия необходимо классифицировать в разных рабочих плоскостях анализа.

2. Понимание категории вида в эволюционной биологии XX века в рамках парадигмы генетического преформизма (БКВ и ФКВ)

Несводимость друг к другу фенотипических и генотипических единиц разнообразия популяций была осознана уже в первой трети XX в., сразу же после расцвета популяционной генетики (об истории становления СТЭ см. Колчинский, 2014; аксиоматику СТЭ см. в Примечании 5). Уже тогда стало ясно, что значительная генетическая разнородность диких популяций, как правило, коррелирует с их не менее заметной фенотипической гомогенностью (Камшилов, 1967). В таких случаях с неизбежностью приходится выбирать, чему отдать большее предпочтение и на каких основаниях. Предпочтение было отдано первому, к тому же первое и второе бездоказательно были поставлены в отношении прямой причинно-следственной связи, что опять же с неизбежностью направило коллективное сознание, в плане понимания механизмов эволюции, в ту траекторию его развития, которая с давних времён была известна как преформизм (Татаринов, 2007).

Казалось бы, представления о «мелких» генетических видах (жорданонах) как нельзя лучше отвечают данному модусу восприятия разнообразия живого, однако вопреки логике генетических предустановок СТЭ (любой ГТЭ), Э. Майр и Дж. Симпсон удержали представления о виде на уровне линнеона,

т.е. «широкой» трактовки вида, которая по существу представляла собой попытку привить корпускулярно-генетическое мышление к хорошо осмысленной в образах рецентной и плейстоценовой зоогеографии модели «кругов форм» и «секторов форм» Клейндшмидта, Штреземанна и Ренша (Haffer, 1992; Примечание 6). Парадокс в том, что при принятии базовой генетической аксиоматики СТЭ, разработанной Майром, БКВ с её моделью «широкого» вида была обречена на внутреннюю противоречивость, и её медленный дрейф либо к эпигенетическому пониманию «морфологического вида», либо в обратную сторону, всё к тем же генетическим жорданонам, был неизбежен (Михайлов, 2003). Шаг «очищения» БКВ от эклектичности, и именно в сторону чисто генетической трактовки вида в молекулярной версии ФКВ (т.е. как условно дискретной составляющей непрерывного во времени потока генетической информации), был сделан уже следующим поколением американских эволюционистов — довольно быстрый путь от Дж. Крэкрафта (Cracraft, 1983) к Р. Зинку (Zink, 1997) (Примечание 7).

Излагая трудности практического применения БКВ, Майр сетовал, что *«некоторые систематики... не в состоянии понять разницу между видом как категорией и видом как таксоном»* (1968, с. 33). Ведь речь идёт о разных смыслах одного и того же слова. Вид как категория задается концепцией вида (а она, в свою очередь, концепцией эволюции), т.е. постулаты значения понятий «вид» и «таксон» сами очерчиваются в пересечении множества смысловых установок мета-концепции. В практической же работе систематик имеет дело с разнородными «микротаксонами» (генетическими, морфологическими, экологическими, социо-поведенческими единицами), которые отображают разные

аспекты дивергенции популяций (разные по скорости и причинным основаниям), которые, как показывает практика, не укладываются в простые схемы соподчинения. И систематику приходится выбирать, где проводить границу вида, как конкретного таксона. Заслуживает ли данный микротаксон возведения в статус вида, по мнению Майра, *«определяется всей совокупностью имеющихся данных»* (там же, с. 33). Однако принятие решения «по совокупности данных» до сих пор оказывается не более чем декларацией майровских пожеланий и весьма субъективным в каждом конкретном случае, при этом почти всегда такое решение негласно ориентируется на выводы молекулярной систематики. Очевидно, причина в том, что система «более общих смыслов» (включающая образ генетической уникальности таксона), оказывается не самой удачной (оторванной от реальности), либо же она вообще игнорируется таксономистом, работа которого, в этом случае, так или иначе сводится к «механике разброса форм».⁴

⁴ О последнем можно судить по тому, что если в 1960–1980-е гг. позиция систематика в отношении его эволюционных воззрений «вообще» и концепции вида, в частности, обозначалась чётко в предисловии к каждому очередному изданию «Каталога» или «Списка», то в последние годы этого, увы, не наблюдается, и зачастую вообще не понятно, какой смысл вкладывают авторы в категории вида и подвида. Это сочетается с распространением, в очередной раз, известного заблуждения, что теории вообще не нужны, что разномасштабная осмысленность фактов приходит сама по себе, как бы автоматом через их «наблюдение» (т.е. «факты самоочевидны»). Наивность подобной веры, отчасти из-за непонимания сложности психологии перцепции и психологии мышления (Найссер, 2013), разъяснялась неоднократно в среде биологов — А.А. Любищевым, Э. Майром, В.В. Налимовым, С.В. Мейеном и многими другими (Шишкин, 2010; Михайлов, 2015).

3. Репродуктивная изоляция и гибридизация

Намеренное неразличение (1) поведенческой изоляции (ассортативности скрещивания, или спаривания, основанной на избирательности предпочтений в образовании пар) и (2) принципиальной репродуктивной изоляции (причинно видится в несовместимости «гармоничных генных комплексов» либо, как частное от общего, в цито-хромосомной несовместимости; Майр, 1968, 1971) — в сведении того и другого в общую категорию изолирующих механизмов, — стало стереотипом мышления «майровской» систематики XX в. и было автоматически унаследовано систематикой начала XXI в., пытающийся эклектично опираться на БКВ и ФКВ одновременно. Термин «изолирующие механизмы» ввёл в употребление Добржанский (Майр, 1968), который однозначно мыслит дивергенцию через призму «адаптивного генофонда» (набора специфических аллелей, несущих информацию о признаках; Примечание 5), понимая его как прямую причину своеобразия фенотипа. Именно этот посыл и цепочка исходящих из него *post hoc* гипотез (Примечание 7) формируют «привычку ума» воспринимать саму изоляцию популяции и «защищающие» генофонд репродуктивные барьеры («механизмы изоляции») как некую эволюционную необходимость, без чего удержание нового фенотипа в поколениях невозможно (Примечание 8). Так выстраивалась в БКВ пирамида отвлеченных дедукций, которая со временем стала догмой учения об изолирующих механизмах.

Однако, как только мы принимаем, что в конкретном наборе аллелей не запрограммировано никакой специфической адаптивности фенотипа (разделы 4 и 5), так сразу же рушится вся пирамида дедуктивных построений, образующих содержание учения о репродуктивной изоляции

как необходимом условии фенотипической дивергенции.⁵ Прежде всего, необходимо чётко разделить социально-поведенческую (избирательность предпочтений в образовании пар) и принципиальную репродуктивную изоляцию, как несводимые друг к другу по причинам и следствиям механизмы дробления живой организации на популяционном уровне. Первое — побочное следствие сложной организации психологии восприятия у птиц, органически вживленной в динамичные процессы социальной дивергенции. Для каждой особи это как минимум импринтинг на внешний облик и особенности вокализации родителей (см. ссылки в Рубцов, 2015), а во многих случаях и более сложные сигнальные формы наследования, связанные с социальным обучением (BISs, или *socially mediated inheritance*, раздел 6), в том числе подражание в предпочтительности того или иного облика партнёра особями одной группы (см. разнообразные эксперименты зоопсихологов на эту тему в Зорина, Полетаева, 2002; Резникова, 2005). Поведенческая изоляция у птиц нестойка и легко обратима в исторических масштабах времени (не выполняет функцию надёжного барьера), что продемонстрировано на многих примерах (Панов, 1989, 1993).

Второе же — реальная репродуктивная преграда, навсегда разделившая два пространства генеалогических связей между поколениями особей. Эта преграда опять же возникает вне всякой эволюционной необходимости (устойчивый морфогенез, то есть «хороший вид», устойчив и в скрещивании), а как побочный продукт разнонаправленных процессов стабилизации морфогенезов, в том числе разнонаправ-

⁵ Это хороший пример того, насколько любой большой смысловой блок концепции зависит от постулатов значения, задаваемых базовым понятием (в данном случае понятием «генофонд», «геном», «генотип»), входящим в ядро аксиоматики учения (Михайлов, 2015).

ленной ассимиляции индивидуальных геномов (как частного механизма повышения устойчивости онтогенеза (раздел 5), т.е. как часть «шумов» эпигенетической релаксации популяции-изолята (Михайлов, 2003)). При этом изменения в восприятии особей как «своих» и «чужих» может и не возникнуть, и в этом случае после очередной экспансии особи бывших изолятов будут продолжать пытаться скрещиваться (Примечание 9).

Нельзя забывать о том, что гибридизация у птиц при очередном контакте бывших алло-популяций, — это, прежде всего, социо-историческое явление, которое может проходить неоднократно за сотни и десятки тысяч лет (см. пример «циклической» гибридизации в паре овсянок *Emberiza cintrinella* и *E. leucocephala*; Панов и др., 2003; Рубцов, 2009) и иметь самые разнообразные последствия в «шумах» изменчивости фенотипа, в том числе и их полное отсутствие, при одних и тех же формальных изменениях генофонда, измеряемых частотами аллелей и гаплотипов. Все эти изменения в генофонде сами по себе, конечно же, не имеют отношения и к «тонким» настройкам в перцептивных механизмах избирательности скрещивания, как и достижения «тонкой» поведенческой сообразности среде (Примечание 10). Гибриды, естественно, могут быть неплодовиты и даже неполноценны (опять же как побочное следствие изменений в структуре «эпигенетического ландшафта» системы развития) и, следовательно, приводящие к ним зиготы будут «тупиками» в сетевой генеалогии популяции. Однако демографические последствия их отсеивания могут быть самыми разными, в том числе несколько не выводящими «всё ещё достаточно успешную» группировку ниже какого-то критического порога выживаемости. Тем более, что ежегодная массовая неселективная смертность (например, молодых птиц во время первой осенней миг-

рации и первой зимовки) может значительно превышать «убытки» от пониженной плодовитости «гибридов».⁶

4. Источник видовых отличий: модификационная изменчивость как выражение дискретной пластичности онтогенеза

Можно констатировать, что к началу XXI в. произошло изменение парадигмы эволюционной биологии со стороны исследовательских программ по биологии развития. Смысловой акцент в понимании природы морфологического сдвига сместился с «генотипической уникальности» («специфически-адаптивного генофонда») на то, что было названо «пластичностью развития» (developmental plasticity), т.е. на многоуровневый системный контроль над морфогенезом, что по определению и есть эпигенез (раздел 5). Соответственно, вместо потерявшего всякую смысловую конкретику термина «генотип», всё чаще говорят об эпигенотипе.⁷

Последние двадцать лет ознаменовались публикацией многих монографий по фактическому обоснованию этого положения (см. табл. 6 в Piersma, van Gils, 2011). При этом developmental plasticity в этих работах по смыслу понятия есть не что иное, как модификационная изменчивость ещё у Дарвина, природа и роль которой была критически искажена в период «узкой» молекулярно-генетической трактовки важ-

⁶ Разнообразие демографических и селективных ситуаций за пределами идеальных «прочих равных условий» (на которых основаны все расчеты «приспособленности») огромно, и даже если попытаться задать его в виде таблицы, оно вряд ли сможет адекватно проиллюстрировать всё то, что происходит реально в природе у таких эко-географически динамичных организмов как птицы.

⁷ Очень осторожно этот термин использовал уже Майр (1968).

нейшей в теории эволюции категории наследственности (Примечание 11).

Как предельно ясно объяснил ещё Шмальгаузен (1982), модификационная изменчивость есть наследственное проявление дискретной «пластичности развития» и что именно «уклонения» в развитии (К. Уоддингтон, М.А. Шишкин), или его «рекомбинации» (developmental recombination, М.Дж. Вест-Эберхард), приобретая всё большую устойчивость осуществления, создают новые диагностические признаки (как новые проявления нормы реакции). С пониманием этого всё более оформляется на уровне коллективного сознания и понимание того, что всякое приспособление начинается в эволюции «сверху», т.е. с модификаций поздних стадий развития, и затем «погружается в эмбриогенез» через постепенную оптимизацию процессов регуляции осуществления «нормального фенотипа». То есть основой изменения фенотипа оказываются контролируемые отбором (фенотипов) перестройки в самом ходе морфогенеза (изменения в спектре морфозов, см. Шишкин, 1984, рис. 1 и 2; Шишкин, 1988, рис. 27) которые могут совершаться на неизменной генетической основе или безотносительно к деталям её изменения (Примечание 12). Соответственно, маркирующие новые виды особенности фенотипа сперва возникают как редкие модификации в пределах нормы реакции старого вида (intraspecific, alternative phenotypes, West-Eberhard, 2003, 2005; Jablonka, Lamb, 2005, 2007; Piersma, von Gils, 2011).⁸

⁸ Известное ещё Дарвину положение, что гибриды близкородственного скрещивания могут фенотипически напоминать третий вид, в том числе предковый вид, есть проявление тех же закономерностей. По существу, это те же морфозы-атавизмы, только «возмущением», вызвавшим обнаружение этих «забытых» системой развития, но всё-таки ещё возможных траекторий развития, оказывается сама гибридизация.

Понимание системной природы изменений фенотипа позволяет сделать следующие предсказания (West-Eberhard, 2007):

(1) сходные генетические состояния (*similar genes*) будут накапливаться и у неблизкородственных организмов и удерживаться в их линиях длительное время;

(2) резко отличные фенотипы могут быть очень слабо маркированы «генетическими дистанциями»;

(3) гомоплазии, включая структурные параллелизмы, должны быть обычным явлением у близкородственных видов;

(4) фенотипические различия (как *gene-expression divergence*) могут возникать на одной и той же «наследственной базе», т.е. не требуют предварительного «расхождения» генофондов (репродуктивной изоляции популяций).

Все эти чисто эмпирические выводы, основанные на огромном фактическом материале (West-Eberhard, 2003; см. также все монографии в табл. 6 в Piersma, van Gils, 2011) получают однозначную поддержку со стороны ЭТЭ (Примечание 13).

5. Категория вида в ЭТЭ

Поскольку ЭТЭ изначально прорабатывалась морфологами, эмбриологами, генетиками и палеонтологами, концепция вида в ней в деталях не разработана.⁹ Однако суть понимания вида здесь очевидна. Категория вида (вообще таксона) подразумевает **отображение в языке эволюционной биологии самого факта устойчивости осуществления формы по её итогу (фенотипу) в долгой череде поколений вне зависимости от факта гибридизации и факта непрекращаю-**

⁹ Также мало этот вопрос пока интересует разработчиков эво-дево, — изначально системно «продвинутого» варианта ГТЭ, всё более сближающегося с ЭТЭ в плане осмыслении механизмов эволюции морфогенеза.

щихся изменений в генных частотах. В кратком выражении морфогенетический вид и есть эпигенотип, т.е. динамичный архетип осуществления формы в длительной череде поколений (Любарский, 1996; Михайлов, 2003).¹⁰

Морфогенетический вид характеризуется особой нормой реакции (т.е. он и есть её выражение в такой-то совокупности особей и популяций), иными словами нормой дискретных траекторий развития, включающей в себя как адаптивное «ядро» (типичный фенотип), так и область aberrаций развития, или морфозов. Такой вид — не условный отрезок времени «без гибридизации» и не совокупность популяций, «специфически защищённых от гибридизации» (последнее — иллюзия; Панов, 1993), а именно сама устойчивость осуществления типичного морфогенеза в долгой череде поколений (Примечание 14). По объёму понятия вид может мыслиться как общность всех зигот со сходным алгоритмом развития, дающих при типовых условиях (1) такой-то конкретный фенотип или набор адаптивных модификаций фенотипа и (2) такой-то спектр морфозов. Поскольку этот алгоритм формируется — через отбор фенотипов — на полиморфной генетической основе (широкое пространство функционально синонимичных, часто нейтральных изменений молекулярных матриц), *крайние популяции в пределах исторически большого ареала фенотипически единого морфогенетического вида (в том числе в наборе множества его островных форм) могут значительно отличаться по*

¹⁰ Морфогенетический вид — универсальная категория для многоклеточной организации, не зависящая в постулатах своего смыслового значения от способа размножения. Такой вид в полной мере осмыслен и для партеногенетических организмов, а также для тех, у кого сочетается половое и вегетативное размножение (растения, некоторые беспозвоночные).

аллельным и гаплотипным частотам. Фенотип вида почти всегда эволюционно старше, чем пути его осуществления в онтогенезе (Шишкин, 1988) и тем более старше, чем те вариации индивидуальных геномов, которые исторически ассимилировали «под него» в разное время в разных частях ареала и которые слагают его сегодняшний генофонд в формально-статистической оценке «генетических карт».

Новый вид — это всегда новая норма реакции (меняется как типовой фенотип, так и спектр морфозов). В ЭТЭ аргументируется, что переход от старой нормы к новой всегда происходит через дестабилизацию онтогенеза, начиная с его «крыши» (рис. 11 в Раутиан, 1988; рис. 26 в Шишкин, 1988; рис. 3 в Михайлов, 2015) (Примечание 15). О том, что переход между видами представляет собой какое-то особое запороговое проявление в изменении «генетической организации» и какую-то прерывистость в долгой череде поколений, опять же интуитивно правильно предполагал Майр (1968). Последствием дестабилизации у островных изолятов может быть яркая морфологическая диверсификация потомков, в том числе в вычурных изменениях клюва, пера, морфометрии костей конечностей и т.д. Нередко такая дестабилизация всё равно заканчивается вымиранием всех островных ветвей материнской группы (вернуть утерянное равновесие в авторегуляции гомеореза так и не удалось), и в исторической ретроспективе (в летописи ископаемых организмов) может выглядеть как взрыв разнообразия перед вымиранием (одно из эмпирических правил Копа (Раутиан, 1988) (Примечание 16).

«Хороший вид» (устойчивый морфогенез, исторически «подобравший под себя» широкий диапазон вариаций индивидуальных геномов) устойчив и в скрещивании. То есть при гибридизации двух «хороших видов», если развитие критически не на-

рушено, многие гибриды должны сразу иметь фенотипы родительских форм, либо стабилизация развития в сторону исходных форм будет усилена отбором в череде гибридных поколений (Примечание 17). Соответственно, косвенным критерием «хорошего вида» будет не отсутствие гибридной само по себе, а именно последствия гибридной, — как в плане жизнеспособности и плодовитости гибридов¹¹, так и в плане фенотипических последствий дестабилизации.

В этом смысловом контексте понятно, почему та дробная классификация «генетических видов», которую предлагает молекулярная систематика, основываясь на частотах гаплотипов, не находит адекватного отражения в изменениях морфогенеза. Между тем именно изменения морфогенеза отражают какую-то реальную мерусообразности живой организации среде обитания, и, главное, именно морфология, физиология и нейрология оказываются тем субстратом, который может быть использован поведением (как наиболее гибким инструментом приспособления) для достижения максимальнойсообразности специфическим условиям жизни. Следовательно, именно этот уровень оказывается наиболее значимым в плане перспектив выживания либо исчезновения группы популяций на масштабной шкале времени.

Морфогенетический вид, как каналированная норма реакции системы развития, представляет собой не «начальные этапы» и «процесс», а именно уже устойчивый результат разнообразных процессов. «Гапловиды» же представляют собой лишь условно-дискретные варианты (продукт разнонаправленной генетической ассимиляции) «под шапкой» реально дискретного устойчивого морфогенеза.

¹¹ Эти качества тоже могут быть ослаблены вследствие общей дестабилизации регуляции развития, и также могут быстро прийти в норму через неизбежный отбор фенотипов на возвращение гомеореза.

По существу, они ничем не отличаются от классических морфо-географических рас¹², с которыми хорошо коррелируют в подавляющем числе случаев. Спрашивается, почему же именно они (а не устойчивый морфогенез) должны получать приоритет в наиболее значимых единицах таксономии, как номенклатурного отображения закономерностей эволюционного процесса? Создаётся впечатление, что решения в пользу такого приоритета принимаются на каких угодно, но не на тех рационально-познавательных основаниях, которые образуют стержень целеполагания в развитии научного знания.

Подведём промежуточные итоги. Морфогенетический (эпигенетический) вид — не формальная категория. Он отражает объективные ключевые закономерности в эволюции живой организации (дивергенцию морфогенезов на дискретные нормы реакции). Однако практическое определение границ таких видов, как конкретных таксонов, достаточно трудоёмко: нужно знать норму реакции целиком, т.е. как типичное развитие, так и аберративную изменчивость (см. например, Костина и др. 1982), а в идеале и «поведение» такого морфогенеза в условиях гибридной, потому что *«спектры нормальной изменчивости близких видов могут перекрываться... даже если эпигеномы различаются дискретно»*. *«Сам же эпигеном увидеть и очертить пока невозможно, поскольку это система связей и взаимодействий»* (Расницын, 2002, с. 13).

Однако в большинстве случаев различение морфогенетических видов может прагматично сводиться к хорошо отработанной практике выделения морфовидов.

¹² Географические расы — статистически оцениваемые отклонения в «шумах» морфогенеза в границах адаптивной нормы реакции — нормальный «колебательный процесс» в любых системных объектах, см. например, Грабовский, 1989, и ссылки в этой статье.

Практическим критерием оконтуривания границ такого вида, хотя бы как «таксономической гипотезы» (Павлинов, 1995), может быть формулировка, предложенная Рубцовым (2015): *«виды — морфологически различимые группы организмов, способные сосуществовать в зоне симпатрии в течение длительного времени»*. Можно было бы усилить это определение добавлением в конце «несмотря на периодические всплески гибридизации» и уточнением «в зоне широкой симпатрии». Конечно, всегда остаётся некоторая неопределённость (Михайлов, 2003) в плане оценки «морфологической различимости», однако, удерживая в уме прагматические цели классификации (*«сочетать максимальное содержание информации с максимальной лёгкостью извлечения этой информации»*, Майр, 1971, с. 98), поколениям систематиков всё-таки удавалось следовать этой *«путеводной нитью»* в лабиринте биологического разнообразия (Панов, 1993).¹³ Однако этой успешной практике не хватало глубокой биологической осмысленности категории вида. Такую осмысленность даёт ЭТЭ.¹⁴

Главный плюс в принятии категории вида по наиболее инертному аспекту дивергенции состоит в том, что это позволяет сохранить представление о видах как не сводимых друг к другу единицах эволюции со сложной внутренней структурой (генетической, морфо-модификационной, социо-поведенческой, экогеографической),

разные «слои» которой отражают разные *«начальные этапы»* и временные *«процессы»*, не гарантирующие выход всех этих разнообразных «микротаксонов» (морфо-, гапло-, хромосомных рас, экоморф и т.д.) за границы морфогенетической нормы реакции в течение долгого времени. Морфогенетический вид оказывается и наиболее сравним с «палеонтологическим видом», что очень важно для адекватной сравнительной оценки биоразнообразия прошлых временных срезов с настоящим.

6. Социо-поведенческий и это-экологический аспект дивергенции

Характерной чертой высших позвоночных, в первую очередь птиц и млекопитающих, является возможность активной коррекции отношений со средой обитания через гибкие социально наследуемые и отчасти врожденно-индуцируемые формы поведения («социальное обучение» в широком смысле слова; Примечание 18). Некоторые из этих форм трактуются как «традиции поведения» (поведенческие, социо-поведенческие, или социальные традиции; BISs, см. в Jablonka, Lamb, 2005). В широком смысле слова это всё стереотипное поведение, т.е. гибкие стереотипы поведения у животных. Долгое время стереотипы считались исключительно врожденными реакциями и противопоставлялись индивидуально-приспособительному поведению. Однако уровень гибкости в целом стереотипного поведения у птиц в ситуационно динамичной среде, включая сложные стратегии сезонного поведения в масштабах локальных и региональных популяций (см. примеры в Avital, Jablonka, 2000; Piersma, von Gils, 2011), не оставляет сомнений в том, что многие устойчивые в череде поколений стереотипы наследуются социально («сигнальное наследование»; Резникова, 2005).

¹³ Интуитивно всегда использовалось уже упоминавшееся практическое правило Л.С. Берга, — виды отличаются новыми признаками, а не иными состояниями признаков.

¹⁴ «Специфически-адаптивный генофонд» не стал такой категорией, поскольку постулаты значения этого понятия почти сразу были фальсифицированы через проверку его дедукций в отношении морфогенеза, — эмбриологией и другими науками из сектора биологии развития, см. разделы 2–4.

BISs является объективной основой для возникновения у высоко нейро-организованных животных социального «этажа» эволюции, на который выносятся вся проблематика «тонкой» соответствия с ситуационно изменчивой средой обитания. Появление социального этажа неизбежно усложняет всю картину «начальных этапов» и «процесса» дивергенции популяций как демо-социумов, прежде всего в её приспособительном (экологическом) и репродуктивном (изолирующем) аспектах. Это-экологическая дивергенция демо-социумов сопровождается активным формированием ими дробных и динамичных во времени (гриннеловских) экологических ниш (Jablonka, Lamb, 2005; Piersma, van Gils, 2011), которые, опять же, никак не соотносятся в их генезисе с видами и популяциями как генофондами.

Само понятие «экология вида» оказывается двойственным. С одной стороны, подразумеваются функциональные связи с физическими и биотическими компонентами среды (конечные, или «утилитарные связи»), реализация которых гарантирует выживание особей и оставление ими потомства. С другой стороны, уже нельзя игнорировать, как самостоятельный фактор, сложные перцептивные связи с окружением («сигнальные связи»¹⁵), которые и делают поисково-ориентировочное поведение особей и те или другие их поведенческие реакции адекватными в плане осуществления утилитарных связей. **Экологию вида во втором значении можно было бы для краткости называть «сигнальной экологией»** (Примечание 19).

¹⁵ Сложные сочетания провоцирующих те или иные формы поведения стимулов (как издавна называют «перцептивные сигналы» зоопсихологи) именуется в статье «сигнальным окружением», «сигнальными ситуациями» и т.д. Их отражение («представления», «образы») в когнитивных картах особей именуется «сигнальными связями».

Различение этих двух аспектов «экологии видов» у птиц может быть ключевым в анализе истории быстрого расселения их популяций (как и разнообразия их биотопических предпочтений), поскольку в перипетиях ландшафтно-географической истории (особенно у мигрантов) опосредованное через когнитивные карты особей «сцепление» утилитарных и сигнальных связей может по-разному трансформироваться в масштабах социумов. Именно эта трансформация априори **может быть одной из причин, провоцирующих разведение локальных группировок особей как разных социо-экоморф** (раздел 7) **«на ровном месте», т.е. без какой-либо очевидной эволюционно-экологической необходимости.** Прямыми указаниями на это являются интереснейшие феномены синантропных экоморф и экологических рас, которые не укладываются в прокрустово ложе формальной номенклатуры околотовидовой и подвидовой систематики (Примечание 20).

7. Социо-это-экологическая структура вида у птиц

Майр постоянно подчёркивал, что генетическим своеобразием обладает любая популяция, и что если рассматривать популяции как таксоны, это *«привело бы к хаосу в номенклатуре»* (1968, с. 58; Примечание 21). С этим, в принципе, трудно не согласиться, однако сейчас мы знаем, что у птиц «микроэволюция» не сводится к генетической и морфологической дивергенции и что реальная социо-поведенческая и это-экологическая структура их видов может быть заметно сложнее и динамичнее (см. раздел 6), чем представлялось во времена Майра. Такие интересные явления, как синантропные экоморфы и «дикие» экологические расы (у синиц, дроздовых, врановых, вьюрковых, и, скорее всего, многих других воробьиных

птиц, как и у чаек, хищников, попугаев, голубей, — проблема только недавно стала опознаваться и признаваться) должны быть как-то символически маркированы. В противном случае львиная доля информации по ним будет безвозвратно потеряна, поскольку часть их будет произвольно отождествляться с морфо- и гаплорасами («братская могила» для таких «тонких» и динамичных феноменов), а другая часть, ничем не отличающаяся от первой по сути явления, будет продолжать игнорироваться в силу генетических предубеждений (gene-centered view of evolution) многих систематиков.¹⁶

Социо-поведенческие и это-экологические единицы разнообразия у птиц (далее, для простоты, социо-экоморфы) могут не совпадать с границами географических морфо- и гаплорас (например, уникальные ценопопуляции) и вообще не укладываться в прокрустово ложе морфо- и гено-филогеографии (экологические расы, синантропные экоморфы). Свободно и очень быстро расселяющиеся сквозь ареал «диких популяций» синантропные экоморфы (с характерными для них и одновременно нетипичными для вида в целом перцептивными предпочтениями и формами поведения) являют собой яркий пример того, насколько ограничена в отражении значимых событий истории популяций у птиц так или иначе ориентированная на генетическую обособленность и уникальность категория подвида, которая принимается таксономистами за универсальную единицу разнообразия в описании структуры вида (Примечание 22). То же самое касается и лишь не так давно опознанного орнитоло-

гами нетривиального феномена экологических рас (например, у клестов, Benkman, 2007; Benkman et al., 2010).

Понимание того, какую роль в динамичной экогеографии птиц играют часто неразличимые (не опознаваемые нами) социо-экоморфы, кардинально меняет ситуацию с изучением структуры вида у таких организмов, как птицы. Становится ясно, что популяция у птиц — многогранное понятие, и осмысление его как генетической, морфологической и социо-поведенческой «единицы» не проецируется в одни и те же точки на плоскости околотовидовой таксономии, оперирующий номенклатурными видами и подвидами. Чтобы целенаправленно изучать реальные «начальные этапы» и «процесс» негенетической дивергенции, необходимо чётко расслоить понятие «популяция» на разные рабочие плоскости по разным постулатам его смыслового значения. Таких постулатов мы пока выделяем пять (см. ниже), а в таблице сводим воедино стыковку разных смысловых значений категории «популяция» с аспектами дивергенции:

1–3. Этаж биологической эволюции (наследование признаков через гаметы):

1. Популяция как единица фенотипической устойчивости (раздел 5): морфо-генетический вид (= эпигенотип, или динамичный архетип таксона, норма реакции Шмальгаузена, эпигенетический ландшафт Уоддингтона, структура системы развития Гольдшмидта). Наиболее инертный уровень дивергенции; примерно коррелирует, по объёму понятия, с широкими «эволюционно-морфологическим», «зоогеографическим», «биологическим» видом «майровской систематики» (Панов, 1993, рис. 2). Хорошо сопоставим с видом в палеонтологии.

2. Популяция как единица генетического и цитологического разнообразия: гаплорасы, а также хромосомные расы; «мелкие» внешне криптические «виды» (по сути жорданоны) современной молекулярной систе-

¹⁶ Не могу не привести здесь одно ироничное замечание Абрамсон (2009, с. 12) о том, что смещение акцента в сторону молекулярных методов «очень скоро приведёт к тому, что новое поколение исследователей будет иметь очень приблизительные знания о биологии и диагностических признаках организмов, которые они изучают».

Таблица. Разные аспекты дивергенции и структура вида у птиц
Table. Various dimensions of divergence in regards to species limits in birds

Суть процесса или явления (аспект дивергенции), его дискретность либо континуальность на шкале времени The dimensions of divergence and the process parameters (discreteness vs continuity) at the time-scale	Категория (популяций) и её осмысленность во времени (В) и пространстве (П) Population category and its meaningfulness in time (T) and space (S)	Формальный ранг и его рабочие обозначения Formal rank and the common vernacular definitions	Механизм наследования признаков // временная устойчивость Mechanism of inheritance // temporary sustainability	Рабочие критерии границ Working criteria of the limits
1	2	3	4	5
<p>Смена норм реакции в осуществлении феномена: дестабилизация и стабилизация развития (краткая фаза) прерывающаяся долгие фазы устойчивости морфогенеза (временная дискретность)</p> <p>Change of reaction norms in the phenotype ontogenetic realization: destabilization and new stabilization (short phase) between long phases of stability.</p>	<p>морфогенетический вид (В и П, единица эволюции)</p> <p>morphogenetic species (T and S, the unit of evolution)</p>	<p>диапазон «вид-надвид» // морфовид <i>selzli lato</i> (включая дискретный модификационный морфизм)</p> <p>range between “species to superspecies”</p>	<p>через гаметы // геологическое время</p> <p>through gametes // geological time</p>	<p>уникальность фенотипа (диагноз); репродуктивная изоляция или нарастающая устойчивость фенотипа в скрещивании; широкая симпатрия как альтернатива аллопатрии</p> <p>unique phenotype (diagnosis); hard reproductive isolation or increasing stability of the parents phenotypes in hybridization; broad sympatry as an alternative to allopatry</p>
<p>«Шумы» эпигенетической релаксации (стохастика непрерывных во времени отклонений морфогенеза в пределах нормы реакции)</p> <p>The “noises” of the creode stabilization</p>	<p>морфо-географическая раса (П, не единица эволюции)</p> <p>morpho-geographical race (S, not the unit of evolution)</p>	<p>«подтаксон» (не таксон) // географическая раса</p> <p>not the taxon // geographical race</p>	<p>через гаметы // гео-историческое время</p> <p>through gametes // geo-historical time</p>	<p>отличия в состояниях признаков («статистическая морфология»); чётких границ нет (переходы к клине как альтернатива аллопатрии; долгое «растворение» фенотипа в пограничной гибридизации).</p> <p>difference in the state of characters (“statistical morphology”), no clear boundaries (common clinal variation vs allopatry), the “dissolution” of the parents phenotypes in hybridization).</p>

Таблица (продолжение)

1	2	3	4	5
<p>Генетические изменения в популяциях (непрерывная во времени разнонаправленная ассимиляция генотипов «под» фенотип)</p> <p>Genetic changes in populations (genetic assimilation in various directions)</p>	<p>генетическая раса (П, не единица эволюции);</p> <p>genetical race (S, not the unit of evolution)</p>	<p>«подтаксон» (не таксон) // гаплораса («гапловид»)</p> <p>not the taxon) // haplo race («haplo species»)</p>	<p>через гаметы // гео-историческое время</p> <p>through gametes // geo-historical time</p>	<p>отличия в генных частотах (аллелей, гаплогипов); «растворение» в скрещиваниях как альтернатива аллопатрии</p> <p>difference in gene frequencies (alleles, haplotypes); the “dissolution” of the parents phenotypes in hybridization as an alternative to allopatry</p>
<p>Репродуктивно-поведенческое обособление на основе избирательности предпочтений (временная дискретность)</p> <p>Reproductive behavioral isolation based on the partner preferences (some discreteness in time)</p>	<p>социо-поведенческий «вид» («племя», «этнос» в Майр, 1968); единица социальной эволюции</p> <p>“ethnos” in Mayr, 1968; the unit of social evolution</p>	<p>«подтаксон» (не таксон) // социоморфа, социальная раса</p> <p>not the taxon) // social race, socio-ecomorph</p>	<p>Социальное, или сигнальное (BIS) // историческое время</p> <p>Behavioral Inheritance Systems // historical time</p>	<p>вокальная маркировка (возможна частичная корреляция с 2), избирательность скрещиваний при симпатрии, отличия в стереотипах поведения в аллопатрии</p> <p>vocal markings (may correlate with 2), the assortative mating in sympatry, distinction in behavioral stereotypicality in allopatry</p>
<p>Это-экологическое обособление на основе избирательности предпочтений (временная дискретность)</p> <p>Etho-ecological isolation based on the habitat, foraging etc. preferences (the model of “tarbutniks”), some discreteness in time)</p>	<p>экологическая раса, это-экотип, экоморфа (социо-экоморфа при сочетании с 4)</p> <p>ecological race; socio-ecomorph in correlation with 4</p>	<p>подтаксон (не таксон) // синантропная экоморфа; экологическая раса, ценопопуляция</p> <p>not the taxon) // ecological race, synanthropic ecomorph</p>	<p>в основе — социальное (сигнальное) // историческое время</p> <p>Behavioral Inheritance Systems // historical time</p>	<p>чёткие отличия в поведенческой экологии, биотопическая и любая другая эко-поведенческая маркировка (кормовая, гнездовая и т.д.)</p> <p>clear differences in behavioral ecology, habitat selection, etc.</p>

матики. Гаплорасы сами по себе не являются единицами эволюции (разделы 3–5).

3. Популяция как единица морфологического и физиологического разнообразия: классические морфо-географические расы («шумы» эпигенетической релаксации в пределах нормы реакции; особые спектры морфозов или даже не полностью стабилизированные модификации фенотипа одного и того же морфогенетического вида — различия только в «состояниях» признаков); в целом сингенетичны и географически хорошо коррелируют с гаплорасами и хромосомными расами (разделы 3–5).

4–5. Этаж социальной эволюции (сигнальное, или социальное наследование признаков, BISs): [категории 4–5 могут совпадать по объёму понятия как с региональной популяцией (вплоть до формального отождествления с морфо- и гаплорасой), так и с локальными популяциями, — конкретными демо-социумами].

4. Популяция как единица это-экологического разнообразия: экологические расы, синантропные экоморфы, ценопопуляции. Характеризуются особыми «предпочтениями» (биотопическими, кормовыми и т.д.) как стереотипами избирательного поведения или даже особыми сложными стратегиями поведения в конкретные сезоны в течение годового цикла жизни (яркие примеры см. в Piersma, van Gils, 2011).

5. Популяция как единица социо-репродуктивной (поведенческой) обособленности: особые демо-социумы, выявляемые как поведенческие и вокальные расы с избирательностью (ассортативностью) скрещивания на основе стереотипных (общих для группы) визуальных и акустических предпочтений особей.

Категории 3 и 4 часто коррелируют по своему генезису (см. модель дивергенции «тарбутников» в Avital, Jablonka, 2000; Jablonka, Lamb, 2005; Piersma, van Gils, 2011). В объединенном варианте можно говорить о социо-экоморфах как общей

категории этого измерения дивергентных процессов социальной эволюции.

Заключение

Завершая предпринятый нами краткий анализ проблемы вида у птиц, можем констатировать, что именно «широкий» морфогенетический вид, как выражение устойчивой нормы реакции системы развития (онтогенеза), объективно отображает прерывистость (во времени) и дискретность (на временном срезе) дивергенции морфогенеза. Категория морфогенетического вида подчеркивает тот факт, что эволюция фенотипа не имеет линейного отображения в формальных частотных оценках изменения молекулы ДНК. Напротив, принимая гаплорасы за универсальную точку отсчёта в осмыслении биологического разнообразия, мы неизбежно теряем из виду те закономерности филогенеза, которые связаны с эволюцией фенотипа.

Структура вида у птиц в любом его морфо- и генетическом понимании оказывается сложной и во многих случаях не сводимой к категории подвида, которая (категория) не различает разнообразные аспекты дивергенции (разные её «измерения»), между которыми нет внутренней причинности. Наиболее сложной структура вида у птиц оказывается именно в социо-это-экологическом плане, и именно этот аспект дивергенции популяций требует серьёзной проработки независимо от степени их морфологической и генетической маркировки. Хотя социо-экоморфы, строго говоря, не являются единицами биологической эволюции (как и любые другие «расы»¹⁷, они выступают ключе-

¹⁷ Однако даже социально-наследуемые стереотипы поведения (IBSs) конечно же могут канализировать направление отбора морфогенетических траекторий (хорошо известный эффект Болдуина), что остаётся за рамками рассмотрения в данной публикации.

выми «единицами» для осмысленного восприятия существования видов в экологическом времени, в том числе для понимания «места вида» в структуре ландшафтно-экологического разнообразия. К тому же нельзя забывать, что именно от успешного поведенческого решения социо-экоморфами проблемы функциональной сообразности со средой обитания «сегодня» зависит (особенно в критические периоды быстрого и глобального изменения среды) выживание «послезавтра» и даже «через месяц» и «через год» не только гаплорас, но и морфогенетических видов.

Что касается генетической маркировки социоэкоморф, то она не предшествует, а лишь следует за их успешным обособлением, если оно продолжается в течение какого-то исторически долгого времени, так что именно обособление социо-экоморф представляет (у птиц) самые что ни на есть *«начальные этапы»* дивергенции популяций. Акцент же на гаплорасах (т.е. их возведение в статус универсальных видов в системе организмов), маркирующих лишь дробную генеалогию «генетических потоков», уводит внимание зоолога и таксономиста от наиболее важной и интересной это-экологической составляющей «дробления разнообразия» и его динамики в экологическом времени, канализируя развитие околотовидовой таксономии в сторону её чисто формальной генеалогической составляющей.

Примечания

Примечание 1 (к стр. 42). При этом В.Г. Гептнер отметил и то, что история эволюционных воззрений, начиная с её истоков, изобилует примерами парадоксальных «двоемыслий». Например, хотя Дарвин и подчёркивал, что в центре проблемы эволюции находится вид, сам же он одновременно считал это понятие произвольным, созданным для удобства систематика. Нередко проблема «реальности вида» (таксона вообще) сводится к противопоставлению «дис-

кретности языка описания» и «континуальности эволюции» (см. например, в Панов, 1993; Рубцов, 2015). Не вдаваясь здесь в пространное обсуждение вопроса, лишь отмечу, что (1) речь может идти только о дискретности языка таксономии (дискретность смыслового значения слов «вообще» априори преувеличивать не стоит; Налимов, 1979), и что (2) частая констатация «континуальности эволюции» требует уточнения смысла и аргументации. Ведь речь явно не идёт о факте непрерывности череды поколений в существовании живого от его зарождения до наших дней. Если же имеется в виду непрерывность во времени изменчивости состояний молекулярных матриц, то это отнюдь не означает непрерывности в изменении фенотипов (итогов онтогенезов) в той же чередности поколений. Анти-тезой условной дискретности вида (в его «генетическом» статусе) всегда было представление о реальности таксона как проявлении устойчивости (неменяемости, забуферности, канализованности) онтогенеза в длительной чередности поколений (см. раздел 5, Примечание 12–14), на чём, собственно, основаны все модели эволюции по типу «прерывистого равновесия». Соответственно, работа систематика-эволюциониста не может сводиться к механике «разброса форм» по любой частной методике (Майр, 1971), но должна включать стремление к осмыслению причин устойчивости (дискретности) формы во времени и выявлению особых условий преодоления этой устойчивости (Расницын, 2002).

Примечание 2 (к стр. 42). Майр (1968, 1971) был опять же немало «двусмыслен» в этом вопросе. Временами не вызывает сомнений, что он мыслил любые аспекты дивергенции фенотипа (морфологию, экологию, поведение) как конгруэнтные генетическим изменениям (полный сингенез). В других пассажах он прямо указывает на негативные последствия такой предвзятой трактовки, например: *«негласное допущение, ... что эти три типа изолятов совпадают, ... не подтверждается имеющимися фактами и ведёт к необоснованным выводам относительно путей видообразования»* (Майр, 1968, с. 37).

Примечание 3 (к стр. 42). По мнению Абрамсон (2009), игнорирование многих «подводных камней» в методике молекулярной филогеографии почти всегда приводит к значительному и неоправданному завышению числа видов, а частота такой небрежности косвенно выдает присутствие искушения в получении именно такого рода результата (иррациональный аспект систематики, — см. там же комментарий о циклической смене «психологии дробительства» на «психологию объединения» и обратно).

Примечание 4 (к стр. 43). Наиболее значимым моментом может быть не какой-то отрезок краткой интенсивной дивергенции, а сама устойчивость фенотипа (= его полноценность как «адаптивного компромисса») в течение долгого времени, несмотря на нескончаемую сменяемость генофонда данной «линии» и значительную изменчивость среды обитания в пространственно-временном континууме. Собственно, вопросы к молекулярной систематике и сводятся к тому, что генетическое обособление популяции само по себе не является таким значимым моментом. Оно может мыслиться таковым только в том случае, если показано, что это обособление является непосредственной причиной фенотипического своеобразия. Если же, наоборот, адаптивное изменение фенотипа (либо его устойчивость в течение длительного времени) является причиной неспецифического изменения генофонда, как следствия (см. о генетической ассимиляции; разделы 4, 5, Примечание 12), то претензии такой систематики на отображение эволюционно-значимых событий лишены основания.

Примечание 5 (к стр. 44). Аксиоматика СТЭ в виде корпускулярной теории наследственности («ядро» смысловой парадигмы всех версий генетического преформизма, как одного из двух параллельных модусов эволюционного мышления; Татаринов, 2007) включает следующие положения (по Jablonka, Lamb, 2005, с. 29): (1) наследственность (heredity) есть передача от предка к потомку дискретных частиц (генов, как участков молекулы ДНК), которые выступают *носителями ин-*

формации о признаках (фенотипа); (2) изменчивость фенотипа есть следствие случайных процессов (мутаций и рекомбинаций аллелей через половое размножение); (3) *гены застрахованы от прямого воздействия со стороны изменений онтогенеза*; (4) отбор фенотипов приводит к изменению частот аллелей, в чём и есть сущность эволюционного сдвига (метафора: отбор как «сито для мутаций»). В кратчайшем виде все эти положения сводятся к одному: *«эволюция есть изменение в генетическом составе популяций»* (Dobzhansky, 1937, p. 11). В трудах Добржанского ген выступает именно как дискретная единица наследственности; в радикальных «генетических» трактовках фенотипа конца XX в. (Р. Докинс, R. Doukins) ген также мыслится как единица отбора и единица эволюции. Аргументированную критику радикализма Докинса см. в Jablonka, Lamb (2005), в статьях и книгах С.Дж. Гулда (S. Gould) и Д. Нобла (D. Noble).

Примечание 6 (к стр. 45). Эту интуитивно здравую уступку Э. Майра и Дж. Симпсона, как биологов-теоретиков, Майру и Симпсону, как таксономистам, фаунистам и биогеографам, можно добавить ко многим парадоксам в истории эволюционных воззрений, упоминавшихся В.Г. Гептнером. Представления о «широком» виде были изначально близки не только тем «генетическим дарвинистам», кто хорошо видел неоднократную повторяемость фенотипов в рамках одной и той же наследственной («генетической») базы, например, Н.И. Вавилову, но и таким опытным практикам-систематикам, каковым был Л.С. Берг (см. в Георгиевский, 2013). Майр несомненно был знаком с фактами системной авторегуляции морфогенеза, выявленных уже до войны немецкой экспериментальной эмбриологией (работы Х. Шпемана, H. Spemann и других см. в Шмальгаузен, 1982) и *de facto* не мог принять идею о линейных связях генов и признаков (фенотипа), на признание которой его дедуктивно выводила принятая им генетическая аксиоматика СТЭ (Примечание 5). Тем более, что так называемое прямое приспособление животных к среде обитания

через поведение, которое Майр всегда признавал (как и многие, начиная со Спенсера), также с трудом укладывается в схему генетической предопределённости фенотипа. Когнитивный диссонанс в этом вопросе просматривается во всех текстах Майра, неоднократно ссылавшегося, — вопреки всей логике принятой в СТЭ аксиоматики неodarвинизма Вейсмана, — на формулировке Уоддингтона в том плане, что особенности организации (вида, таксона) определяются её эпигенетической системой (см., например, Майр, 1968 с. 432).

Примечание 7 (к стр. 46). Вся морфология, физиология и это-экология популяций так или иначе мыслятся в БКВ и ФКВ (в любом смысловом блоке любой ГТЭ) лишь как фенотипическое выражение «специфически-адаптивного генофонда». Вера в некую генетическую исключительность обособляющихся популяций является исходным пунктом всей пирамиды *post hoc* гипотез, которая ведёт через требование защиты «генетической уникальности» (от его размывания «чужеродными генами») к не менее предвзятой идее создания отбором посткопуляционных (отбор «против гибридов») и прекопуляционных барьеров и, в конечном счёте, к неизбежному в данной схеме мышления пониманию репродуктивной изоляции как главному или даже единственному критерию вида (раздел 3). Примечательно, что рационально-критическое отношение к такой цепочке дедукций (Панов, 1993; Рубцов, 2015) странным образом не исключает принятия той начальной «установки» (как раз «генетической уникальности» таксона), которая порождает эту цепочку дедукций. По-видимому, невозможно избежать двойственности суждений, пытаясь мыслить о дивергенции «широко» в рамках узких базовых установок корпускулярно-генетической парадигмы.

Сам Майр в этом вопросе был раздираем внутренними противоречиями. С одной стороны, как практик зоолог и таксономист, он чётко разделял генетическое обособление и фенотипическую дивергенцию (West-Eberhard, 2005, с. 6543). С другой стороны, оставаясь верным

генетическим постулатам Добржанского, верил, или даже убеждал себя в том, что эти процессы должны быть конгруэнтны (Примечание 2). Во второй половине XX в. эта надуманная конгруэнтность всё более и более воспринималась коллективным сознанием как нечто само собой разумеющееся (Камшилов, 1967; Шмальгаузен, 1982; Шишкин, 1988, 2006), т.е. стала догмой. В молекулярных версиях ФКВ «генетическая уникальность» отождествляется с любой ветвью на кладограмме. Только такая ветвь мыслится монофилетичной, и только такое понимание монофилии становится смысловым центром «древесного мышления». Снова парадоксально (понимая преемственность ФКВ от БКВ), что одним из наиболее ярких критиков такого узкого понимания монофилии были Э. Майр и Дж. Симпсон (Майр, 1971).

Примечание 8 (к стр. 46). *«Каждый вид — это тонко интегрированная генетическая система, которая отбиралась..., чтобы соответствовать определённой нише в определённой среде. Гибридизация привела бы к нарушению этой системы и к образованию дисгармоничных типов. Функция изолирующих механизмов заключается в предотвращении такого разрушения и в сохранении целостности генетической системы видов»* (Майр, 1968, с. 104). *«Вид есть защищённый генофонд»* (Майр, 1971, с. 40). Критический анализ фактологии в защиту идеи отбора «против гибридов» и гипотезы отбора на «разведения признаков» см. в Рубцов, 2015.

Примечание 9 (к стр. 47). Положение об отборе «против гибридов», как важнейшая составляющая учения (в составе БКВ) об изолирующих механизмах, на данный момент не имеет убедительных доказательств (см. в Рубцов, 2015), и с точки зрения ЭТЭ является предвзятой идеей. Вероятно, следует признать, что в дискуссии об устойчивости гибридных зон этот посыл лишён смысла, если на достижение неплодovitости гибридов требуется около 7 млн. лет, а их нежизнеспособности — 11–12 млн. лет (там же). Эти огромные временные отрезки несопоставимы с реальной динамикой ареалов у птиц.

Примечание 10 (к стр. 47). Социально-поведенческая дивергенция на основе избирательности предпочтений (особей), как предполагается, может проходить и в симпатрии, особенно если она коррелирует с экологической дивергенцией (см. модель «тарбутников» в Avital, Jablonka, 2000; Jablonka, Lamb, 2005; Piersma, van Gils, 2011). Предваряющими её условиями могут быть предпочтения к биотопам и любым «экологическим ситуациям», которые выступают аттракторами для особей-носителей таковых предпочтений (схожий механизм активного «выбора стай» предлагался для объяснения возникновения экологических рас у клестов; Benkman, 2007). Подчеркивается, что именно различия в ситуационном поведении (в этом суть модели «тарбутников»), а скажем, не внешние признаки сами по себе, могут быть критичными в формировании стереотипа избирательного предпочтения партнёра. Разную ситуационную значимость могут иметь структурно схожие элементы типичной вокализации.

Примечание 11 (к стр. 48). В любой ГТЭ противопоставляются ненаследственные и наследственные изменения. Первые *«приспосабливают индивидуум»*, вторые — популяцию (Майр, 1968, с. 122). Прорывом в эволюционном мышлении стало понимание того, что это противопоставление ложно. Уже к середине XX столетия И.И. Шмальгаузен, основываясь на результатах экспериментов Р. Гольдшмидта и К. Уоддингтона, сформулировал положение о том, что как мутации (мутантные фенотипы), так и модификации фенотипа, представляют собой в равной степени наследственные изменения (наследуемые и сходные по спектру варианты реагирования одной и той же системы развития); их различие состоит только в доминанте сигналов, контролирующих выбор дискретных траекторий на «развилках» развития (см. в Шмальгаузен, 1982; Шишкин 1988, 2006, 2012, 2016; Расницын, 2002; West-Eberhard, 2003; Jablonka, Lamb, 2005). Если критичны сигналы от молекулярных матриц (точнее, регуляции их активности на уровне

молекулярного эпигенеза), то это то, что генетики начала XX в. называли мутациями, имея в виду как изменения в хромосоме, так и мутанта (мутантную особь). Если же критичны сигналы из среды развития (от функциональных корреляций позднего онтогенеза и жидкости плаценты до температуры и влажности гнездовой камеры, состава почвы и воды), то мы имеем дело с наследственными модификациями. В эволюции живого имеет значение не доминирование тех или других сигналов (в равной степени могут процветать организмы, у которых пол определяется хромосомно или же температурой среды), *а сама устойчивость осуществления синдрома признаков. Отбираются не признаки, а именно устойчивость осуществления организма как целого*, т.е. вся многоуровневая система регуляции физиологического гомеостаза и цепочки индуцирующих друг друга формообразовательных процессов (см. там же). Совокупная изменчивость молекулярных матриц, — в большом разнообразии функционально синонимичных генотипов (Примечание 12 о генетической ассимиляции) — создаёт лишь необходимый баланс «запчастей» для поддержания пороговых состояний в каскадах метаболизма, которые выступают промежуточными сигналами в выборе направления формообразовательных реакций на каждой из миллионов «развилочек».

Примечание 12 (к стр. 48). Реорганизация путей осуществления фенотипа, как итога развития (как нового, так и старого — зависит от выбора на «развилках»), затрагивает все уровни организации живого, от клеточно-тканевых процессов до статистически оцениваемых изменений в наборе «состояний» молекулярных матриц (все потенциальные возможности изменений, с их вероятностями для данной зиготы, представляют её эпигенотип, визуально задаваемый образом «эпигенетического ландшафта» Уоддингтона). Изменения матриц оцениваются только кумулятивно. Говоря образно, главное, чтобы новые их комбинации были «всё ещё терпимы» системой развития, т.е. не нарушали сложившийся ход метаболических событий

как сигналов в цепочках формообразовательных процессов (Примечание 13). Огромное число изменений матриц, вероятно, вообще не может повлиять на ход эмбриогенеза, поскольку в функционально осмысленной транскрипции участвуют только первые проценты сайтов молекулы ДНК (Jablonka, Lamb, 2005). Автоматический процесс такого подбора (через факт осуществления конкретных фенотипов) всё большего числа функционально синонимичных вариаций индивидуальных геномов был назван К. Уоддингтоном *генетической ассимиляцией* (Waddington, 1953, 1959; Noble, 2015). В ещё более сложном варианте и в иных смысловых нюансах подбора состояний матриц под конкретные сигналы из «среды развития» этот процесс был назван М.Дж. Вест-Эберхардом *генетической аккомодацией*. Как результат, «... *the same genes are used over and over in different contexts*» и наблюдается «*maintenance of the same or homologous genes over long periods of evolutionary time*» (West-Eberhard, 2003, p. 6548).

Если держать в уме суть эпигенетической реорганизации онтогенеза и, в частности, ассимиляцию генетических изменений «под» фенотип, то становится понятным одно из наиболее парадоксальных утверждений Шмальгаузена (1982), а именно: «*Не изменения генотипа определяют эволюцию и её направление. Наоборот, эволюция организма определяет изменение его генотипа*». Или, другими словами, «*the genes are follows, not leaders, in adaptive evolution*» (West-Eberhard, 2003, p. 6547). В этом контексте становятся понятными и другие парадоксальные положения теории морфогенеза Шмальгаузена (1982): «... *на сравнительно простых изменениях генотипа строятся весьма сложные преобразования процессов развития, а, следовательно, и всей организации*»; или же «... *на относительно простом генотипе, с эволюцией животного воздвигается все более сложная морфогенетическая надстройка*». Следует также отметить, что Майр, при всём его интересе к работам Уоддингтона и Гольдшмидта (и несом-

ненном знакомстве с некоторыми работами Шмальгаузена), не разобрался до конца в их системном понимании взаимоотношений генотипа и фенотипа (см. также об этом понимании обоих терминов автором, В. Иогансенем, в Камшилов, 1967).

Примечание 13 (к стр. 48). Аксиоматика и все дедукции ЭТЭ, основанной на учении Шмальгаузена-Уоддингтона о наследственности как о сложном системном факторе (несводимом к изменчивости молекулярных матриц) и о нормирующем (стабилизирующем) отборе, в деталях изложены в статьях Шишкина (1988, 2006, 2010, 2012); см. также Расницын, 1987, 2002, 2015; Раутиан, 1988, 1993; Гродницкий, 2000. Тот же алгоритм переосмысления фактов, в том числе большого массива фактов молекулярной биологии, см. в Jablonka, Lamb, 2005, 2007; Jablonka, Raz, 2009. ЭТЭ представляет собой не какую-то новую экстравагантную абстрактную модель эволюции, а «примиряющую» ключевые положения Дарвина и Ламарка смысловую и логическую реорганизацию всего объёма фактов и эмпирических обобщений биологии, от молекулярной генетики до когнитивной этологии, включая весь спектр наук из сектора «биологии развития» (в том числе и такие новые направления, как эво-дево), которые попросту игнорировались в «синтезе» середины XX в. (см. об этом в публикациях М.А. Шишкина, М. Дж. Вест-Эберхард, Э. Яблонки и М. Лэмб с соавторами). В каком-то смысле речь идёт о двух разных модусах эволюционного мышления (генетическом и эпигенетическом), параллельно развивавшихся со времён Аристотеля (Татаринов, 2007). Первый представляет собой удобное упрощение по отношению ко второму, однако такое «удобство» приемлемо только в первичный период накопления фактов, а потом уже тормозит развитие фундаментальной науки (Шмальгаузен, 1982).

В той реорганизации системы взглядов, что представляет собой ЭТЭ, суть морфологического сдвига (видовых, родовых и т.д. отличий) заключается не в генотипической изменчи-

ности (большая часть которой нейтральна, т.е. если и провоцирует любое мелкое «возмущение» по отношению к данному сбалансированному метаболизму, то автоматически буферивается уже на уровне молекулярно-эпигенетического контроля), а в реорганизации осуществления фенотипа, как нормы реакции. Разницу между СТЭ (любой ГТЭ) и ЭТЭ можно косвенно обозначить через отношение к проблеме «случайности в эволюции», как она определялась Майром (1968, с. 171–172): *«Влияние, оказываемое на частоты генов случайными факторами, совершенно очевидно и никем не оспаривается. Спорным является эволюционное значение таких случайных колебаний частот генов в локальных популяциях»*. В СТЭ (в ФКВ заметно более, чем в БКВ) этим «колебаниям» придаётся статус эволюционно значимых событий. ЭТЭ объясняет, что до определённого кумулятивного порога любые генетические «колебания» не меняют ход онтогенеза (воспринимаются системой развития как «несущественные помехи») и, следовательно, «не видны» отбору. Отношение к ним такое же, как у Э. Майра к *«случайному закреплению»* отдельных генов, — *«не имеют никакого эволюционного значения»* (там же, с. 171). Соответственно, нет простой причинно-специфической связи между структурным разнообразием («формой» организмов), т.е. дискретными эпигенотипами таксонов, и непрерывной изменчивостью генофондов. Значимые для эпигенотипа изменения молекулярных матриц не предшествуют морфологическому сдвигу, а следуют ему (Примечания 11 и 12). Важнейшее эмпирическое заключение ЭТЭ состоит в том, что «преодоление устойчивости наследования» (изменение конечного результата процессов формообразования) идёт в черед поколений «сверху вниз», т.е. как бы по Ламарку, начинаясь с менее зарегулированных поздних стадий онтогенеза и всё более погружаясь «вглубь», что *меняет, шаг за шагом, через бесчисленные функциональные корреляции, всю систему развития, т.е. структуру эпигенетического ландшафта*.

та. Иными словами, *«по мере стабилизации новой адаптивной нормы, перестройка её морфогенеза распространяется в поколениях в сторону предшествующих стадий развития, ... что хорошо известно из всего опыта сравнительной эмбриологии и палеонтологии ...под множеством названий — таких как акселерация, конденсация, адюльтация, эмбрионализация и т.д.»* (Шишкин, 2012, с. 6). *«Процесс отбора выступает здесь как последовательность затухающих циклов коррекции, ведущих к стабилизации новой нормы»* (там же). В этом изменении и состоит «творческая роль» отбора (Шмальгаузен, 1982; Шишкин, 1988, 2006, 2010; Расницын, 2002).

Примечание 14 (к стр. 49). *Устойчивость осуществления и есть наследственность*, независимо от того в какой степени траекторию развития контролируют сигналы из внешней среды, метаболические и формообразовательные процессы или же экспрессия молекулярных матриц, регулируемая через петли обратной связи первым и особенно вторым. **Состояния молекулярных матриц не специфичны по отношению к любой типовой траектории развития.** Самые разные сигналы, как от внешней, так и внутренней среды, выводят на одни и те же дискретные траектории развития, что и было показано в опытах К. Уоддингтона, Р. Гольдшмидта, М.М. Камшилова и других (Шмальгаузен, 1982; Шишкин, 1988, 2006; Noble, 2015). Другое дело, что у высших позвоночных пороги нормы реакции исключительно широки, поскольку это крайне гомеорезисные организмы (впрочем, ещё мало что известно о «физиологическом импринтинге» эмбриона в яйце). В то же время сигналы из «среды развития» достигают сложнейшего взаимодействия у этих животных, в чём, собственно, и есть смысл понятия «авторегуляция» в теории морфогенеза Шмальгаузена (1982).

Примечание 15 (к стр. 49). Дестабилизация сопровождается увеличением фенотипического полиморфизма в силу выравнивания вероятности реализации прежних устойчивых (адаптивных) и неустойчивых (морфозы, абер-

рации) модификаций, т.е. траекторий развития зигот. Причинами дестабилизации типичного развития являются «возмущения» (К. Уоддингтон), которые могут быть как «внешними», так и «внутренними», а чаще всего и теми, и другими одновременно (Шишкин, 1988; Jablonka, Lamb, 2015). Типичный вариант внешних возмущений, меняющий статус прежде адаптивных креодов, — запороговое для данной нормы реакции изменение параметров ключевых условий среды обитания. «Внутренние» возмущения предположительно могут быть связаны с запороговыми кумулятивными изменениями генофонда (Михайлов, 2015). Последние могут быть результатом обособления малого изолята (одна крайность) либо гибридизации уже сильно разошедшихся форм (другая крайность). В обоих случаях может нарушаться отлаженная метаболическая авторегуляция по важным параметрам гомеостаза (там же).

Примечание 16 (к стр. 49). Очень часто такой взрыв морфо-разнообразия предвзят трактуется как адаптивная экологическая радиация. Первое может быть, конечно, одной из провокаций второго, поскольку инструментом второго почти всегда выступает поведение, — *мощный упреждающий буфер между функциональной морфологией и структурой среды*. Поведение всегда «ищет» и «упреждает», пытается как-то использовать, методом проб и ошибок, любые морфологические отклонения, переводя успешные решения, — через механизмы социального обучения — на уровень стереотипов поведения (см. раздел 6); возможности «поиска» и «перевода» конечно же зависят от нейро-функциональной организации, т.е. должны различаться в разных таксонах. В любом случае взрывная морфологическая диверсификация (как результат изначальной дестабилизации морфогенеза) и поведенческая экологическая радиация — это очень разные процессы по причинным механизмам, скорости возникновения и гибкости «состояний» в заданном масштабе времени.

Примечание 17 (к стр. 50). Пример с обыкновенной и белшапочной овсянками (Панов

и др., 2003; Рубцов, 2010) показывает, что последствием интенсивной гибридизации может быть явная временная дестабилизация морфогенеза на уровне фенотипических «шумов» релаксации системы развития (множество ещё вполне жизнеспособных морфозов, которые и представляют собой фенотипические гибриды). Давние гибридные популяции в состоянии «слияния», которые находятся в дестабилизированном состоянии, иногда ещё нельзя отнести к какому-то морфогенетическому виду (Любарский, 1996). В дальнейшем такие популяции либо «вернутся» к исходным морфотипам (стабилизация прежних креодов на новом пространстве частотно-генетических вариаций), либо дадут третий вид как стабилизацию нового креода развития на основе одного из гибридных морфозов. Поскольку в паре указанных видов гибридизация имеет давний и циклический характер (Рубцов, 2010), можно констатировать, что всегда имело место возвращение к исходным родительским фенотипам, и следовательно обе формы представляют собой «хорошие виды», проверенные гибридизацией. В других случаях локально массовой гибридизации двух форм быть может правильнее и удобнее априори говорить об этих формах как полувидах (*semispecies*; Майр, 1968).

Примечание 18 (к стр. 51). Поведение выступает мощным буфером между средой и типовой конструкцией организма у большинства животных, что проявляется в разнообразии форм их *приспособительной деятельности* (Зорина, Полетаева, 2002). Именно поведение позволяет достигать каждому социуму и локальной популяции «тонкой» сообразности среде во взаимодействии с многообразием жизненно важных ситуаций на основе базовой для таксона (а нередко и «над-таксона») морфо-физиологии. Важнейшими предпосылками такого адекватного поведения в природе является высоко развитый у птиц «пространственный интеллект» (*spatial intelligence*) и опирающееся на него гибкое ориентировочно-поисковое поведение (Зорина, Полетаева, 2002;

Резникова, 2005, 2009 и ссылки в них). Именно избирательность предпочтений на уровне социумов как проявление высокой нейро-организации особей может быть причиной специфического узора распределения популяций вида в неоднородном пространстве (см. примеры в Михайлов, 1992; 2014 а, б; см. о «сигнальной экологии» в разделе 6). Основу формирования такого поведения в онтогенезе особи составляют когнитивные процессы разной степени сложности, именуемые имитацией, подражанием, обучением в разнообразии их форм (Зорина, Полетаева, 2002). Социальный компонент этих процессов, работающий как мощный катализатор и «гарант надежности» (по сравнению с опытом через личные пробы и ошибки) определяет тот круг проблем, которые относятся к «социальному обучению» и «сигнальному наследованию» (Резникова, 2005, 2009). Проявление когнитивных черт поведения, как в эксперименте, так и в природе (многообразные факты поведенческого оппортунизма особей) связано с появлением мощных носителей памяти и особо сложной нейро-функциональной организацией кластеров клеток нервной ткани (там же).

Примечание 19 (см. 52). У животных со сложно организованной и дифференцированной памятью на структуру окружения и происходящие в ней события утилитарные связи и ведущие к ним («сигнализирующие» о них) перцептивные связи сцеплены в когнитивных картах особей сходным образом (т.е. есть общая специфическая для группы доминанта такого сцепления). Эта общая доминанта отражает общую историю социума («опыт поколений», как называл это А.Н. Промптов), поскольку индивидуальный генезис «сцепления» включает импринтинг сходного сигнального окружения, как и наблюдение одних и тех же реакций и цепочек действий разных по статусу и возрасту особей (с их разными результатами) в течение всей жизни в этом общем для группы сигнальном окружении (Михайлов, 1992; Резникова, 2005, 2009). Собственно, в выравнивании «сцепления» и заключается смысл

понятия «стереотипность» при его социальном наследовании (BISs). Любые варианты адаптивного поведения (в том числе BISs) могут рассматриваться как крайнее выражение гибкости фенотипа (Piersma, van Gils, 2011), а также как и модификации (развития) в широком смысле слова. Как и другие адаптивные модификации, они могут со временем погружаться в онтогенез (Примечание 13); врожденные предрасположенности реагирования на те или иные типы и группы перцептивных стимулов (Резникова, 2005, 2009), если такое погружение эволюционно оправдано. Процессуальность этого «погружения», вероятно, может включать ассимиляцию каких-то многофункциональных нейро-химических циклов «под» устойчивые поведенческие реакции.

Примечание 20 (к стр. 52). Естественно предположить, что высоко развитая психика и соответствующее ей гибкое когнитивное поведение действуют упреждающе в адаптивном аспекте эволюции и всё более «освобождают» морфологическую конституцию таксона от мелочного контроля со стороны отбора на «тонкую» сообразность конструкции (её формы и функции) структуре среды обитания. В этой конституции, как адаптивном компромиссе (Расницын, 1987, 2002), всё более и более выходят на первый план проблемы «внутреннего» умвелта, т.е. эффективная регуляция всех пороговых настроек гомеостаза (Михайлов, 2015). Отсюда понятно, что многие внешние видовые и родовые признаки, маркирующие сам факт расщепления когда-то единого морфогенетического про-таксона, представляют собой лишь «шумы» эпигенетической релаксации (Михайлов, 2003) и не имеют в своем происхождении какой-либо средово-адаптивной значимости. В то же время любые такие отклонения (в морфологии) могут стать основой локальной избирательности скрещивания, т.е. провоцировать процесс социо-поведенческой дивергенции (раздел 7).

Примечание 21 (к стр. 52). Дело не в увеличении числа видов самом по себе, а в понимании того, что «подвид не является единицей

эволюции» и «для определения подвидовой категории не существует никакого объективного критерия» (Майр, 1968, с. 57). В парадигме ЭТЭ хорошо понятен мотив переживаний Майра (хотя в отношении географических изолятов он тут же делал уступку). Морфорасы и гаплорасы априори являются лишь временными «колебаниями» в пределах устойчивого морфогенеза, в подавляющем числе случаев не способными дестабилизировать развитие до такой степени, чтобы вывести его за рамки существующей нормы реакции (что было показано ещё Р. Гольдшмидтом в опытах с расами шелкопряда). Категория подвида изначально была призвана упорядочить группы популяций «сложного» вида по географическому принципу, т.е. «подвид» использовался как синоним географической расы. Однако когда этот термин стал мыслиться как «всегда будущий вид» (против чего возражал Майр) и распространился на любые «уклонения» и «колебания» в истории популяций, включая экологические расы, он стал «вредным», эклектичным понятием, маскирующим разно-причинную природу интереснейших неконгруэнтных процессов в живой истории организмов. Эти процессы и явления, унифицированные под именем подвида, предвзято, по умолчанию, привязываются в их генезисе ко всё той же «пустой» идее генетического обособления (гл. 2–4), что направля-

ет исследование эко-географической истории популяций по ложному следу.

Примечание 22 (к стр. 53). Ни в коей мере не оспаривая ценность метода гаплотипной филогеографии (при чётком понимании границ его приложения и наличия конкретных «подводных камней» в обчёте и интерпретации данных; Абрамсон, 2009), следует помнить, что *социо-поведенческие морфы и расы у птиц могут быть и ещё более дробными, и гораздо более подвижными в эко-географическом пространстве*. Сам факт их существования убеждает в том, что самое интересное в эко-географической истории видов (в том числе вся проблематика «сигнальной экологии») никак причинно не связано с их генетической маркировкой. Игнорирование всей этой «тонкой» структуры видов у животных с «ситуационным» и «пространственным» интеллектом и производным от него сложным поведением, в его приспособительном аспекте, приводит к тому, что интереснейшие и легко фиксируемые наблюдателем феномены попросту исчезают в «братских могилах» видовых разделов «экология», «биотопия» и т.д., будучи проецируемыми на морфорасы и гаплорасы, которые нередко трактуются как полные виды.

Литература

- Абрамсон Н.И. 2009. Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов // Труды Зоол. института РАН. Приложение № 1. С. 185–198.
- Георгиевский Б.Г. 2013. Эволюционное творчество Берга. СПб.: Нестор-История. 152 с.
- Грабовский В.И. 1989. Самоорганизация биосоциальных систем // Поведение животных и человека: сходство и различия. Сб. науч. тр. Пушино. С. 187–204.
- Гродницкий Д.Л. 2000. Две теории биологической эволюции. Красноярск: Ин-т леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. 180 с.
- Зорина З.А., Полетаева И.И. 2002. Элементарное мышление животных: Учебное пособие. М.: Аспект Пресс. 320 с.
- Костина И.Л., Раутиан А.С., Раутиан Г.С. 1982. Сравнительная и эволюционная морфология окраски оперения птиц по материалам аберративной изменчивости из фондов Государственного Дарвиновского музея. М.: Изд-во Дарвиновского музея. 72 с.
- Камшилов М.М. 1967. Роль фенотипа в эволюции. Сообщение 1. Фенотипическая форма наследственной изменчивости // Генетика. № 12. С. 108–116.

- Колчинский Э.И. 2014. Единство эволюционной теории в разделенном мире XX века. СПб.: Нестор-История. 716 с.
- Любарский Г.Ю. 1996. Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. М.: Т-во научных изданий КМК. 434 с.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.
- Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 454 с.
- Михайлов К.Е. 1992. Опознавание ситуаций и пусковые механизмы расселения у птиц // Современная орнитология — 1991. М.: Наука. С. 5–21. (повторная публикация: Рус. орнитол. журнал. 2013. 22 (926). С. 2715–2731).
- Михайлов К.Е. 2003. Типологическое осмысление «биологического вида» и пути стабилизации околотовидовой таксономии у птиц // Орнитология, Вып. 30. С. 9–24 (повторная публикация: Рус. орнитол. журнал. 2014. 23 (994). С. 1305–1330).
- 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. журнал. 23 (978). С. 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. журнал. 23 (979). С. 831–884.
- Михайлов К.Е. 2015. Морфогенез и экогенез в эволюции птиц: их нетождественность и её последствия // XIV Междунар. Орнитол. конференция Северной Евразии (Алматы, 18–24 августа 2015 г.). Т. 2. Доклады. Алматы. С. 181–204 (повторная публикация: Рус. орнитол. журнал. 2016. 25 (1296). С. 2065–2084).
- Найссер У. 2013. Познание и реальность. М. 232 с.
- Налимов В.В. 1979. Вероятностная модель языка. М.: Наука. 303 с.
- Павлинов И.Я. 1995. Классификация как гипотеза: вхождение в проблему // Журнал общей биологии. Т. 53. № 5. С. 757–767.
- Панов Е.Н. 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 512 с.
- Панов Е.Н. 1993. Граница вида и гибридизация у птиц // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. Сб. трудов Зоол. музея МГУ. Т. 30. С. 53–96.
- Панов Е.Н., Рубцов А.С., Монзиков Д.Г. 2003. Взаимоотношения двух видов овсянок (обыкновенной *Emberiza citrinella* и белошапочной *E. leucocephalos*), гибридизирующих в зонах перекрытия их ареалов // Зоол. журнал. Т. 82. № 4. С. 470–484.
- Расницын А.П. 1987. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоэволюционные кризисы. М.: Наука. С. 46–64.
- Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Русск. энтомологич. об-ва. Т. 73. СПб. С. 1–107.
- Расницын А.П. 2015. Эпигенетическая теория эволюции на пальцах // Invertebrate Zoology. Vol. 12. No. 1. С. 103–108
- Резникова Ж.И. 2005. Интеллект и язык животных и человека. Основы когнитивной этиологии. М.: Академкнига. 518 с.
- Резникова Ж.И. 2009. Социальное обучение у животных // Природа. № 5. С. 3–12.
- Рубцов А.С. 2010. Эволюционная роль гибридизации у птиц на примере обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*E. leucocephalos*) овсянок // Чарльз Дарвин и современная биология. Труды междунар. науч. конф. «Чарльз Дарвин и современная биология» (21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург). СПб.: Нестор-История. С. 260–271.
- Рубцов А.С. 2015. Репродуктивная изоляция и понятие вида у птиц // Зоол. журнал. Т. 94. № 7. С. 816–831.
- Раутиан А.С. 1988. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // В.В. Меннер, В.Д. Макридин (ред.). Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра. С. 76–118.

- Раутиан А.С. 1993. О природе генотипа и наследственности // Журнал общей биологии. Т. 52. № 2. С. 132–149.
- Татаринов Л.П. 2007. Молекулярная генетика и эпигенетика в механизмах морфогенеза // Журнал общей биологии. Т. 68. № 3. С. 165–169.
- Шишкин М.А. 1984. Фенотипические реакции и эволюционный процесс (еще раз об эволюционной роли модификаций) // Экология и эволюционная теория. Сб. науч. трудов (отв. ред. Галл Я.М.). Л.: Наука. С. 196–216.
- Шишкин М.А. 1988. Эволюция как эпигенетический процесс // В.В. Меннер, В.Д. Макридин (ред.). Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра. С. 142–169.
- Шишкин М.А. 2006. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. Т.37. С.179–198.
- Шишкин М.А. 2010. Эволюционная теория и научное мышление // Палеонтол журн. № 6. С. 3–17.
- Шишкин М.А. 2012. Системная обусловленность формообразования и ее проявления в палеонтологической летописи // Палеонтол. журн. № 4. С. 3–15.
- Шишкин М.А. 2016. Эволюция онтогенеза и природа гетерохроний // Палеонтол. журн. № 2. С. 11–25.
- Шмальгаузен И.И. 1982. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избранные труды. М.: Наука. 383 с.
- Avital E., Jablonka E. 2000. Animal traditions: Behavioural inheritance in evolution. Cambridge (UK): Cambridge University Press. 432 с.
- Benkman C.W. 2007. Red crossbill types in Colorado: Their ecology, evolution, and distribution // Colorado Birds. July. Vol. 41. No. 3. P. 153–163.
- Benkman C.W., Parchman T.L., Mezquida E.T. 2010. Patterns of coevolution in the adaptive radiation of crossbills // Annals of the New York Academy of Sciences. Vol. 1206. P. 1–16.
- Dobzhansky T. 1937. Genetics and the Origin of Species. N.Y.: Columbia University Press. 364 с.
- Cracraft J. 1983. Species concept and speciation analysis // Current Ornithology. Vol. 1. N.-Y.: L. P. 159–187.
- Haffer J. 1992. The history of species concepts and species limits in ornithology // Monk J.F. (ed.). Avian Systematics and Taxonomy. Bull. British Ornithologists Club. Centenary Supplement 112A. P. 107–158.
- Jablonka E. 2006. Genes as followers in evolution — a post-synthesis synthesis? // Biology and Philosophy. Vol. 21. P. 143–154.
- Jablonka E., Lamb M.J. 2005. Evolution in four dimensions: Genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life. Cambridge (MA): MIT Press. 462 p.
- Jablonka E., Lamb M.J. 2007. Précis of Evolution in Four Dimensions // Behavioral and Brain Sciences. Vol. 30. P. 353–365.
- Jablonka E., Raz G. 2009. Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution // Quart. Review Biology. Vol. 84. No. 2. P. 131–76.
- Noble D. 2015. Conrad Waddington and the origin of epigenetics // J. Exper. Biol. Vol. 218. P. 7–13.
- Piersma T., van Gils J.A. 2011. The flexible phenotype: a body-centered integration of ecology, physiology, and behavior. Oxford University Press, New York. 238 p.
- Waddington C.H. 1953. Genetic assimilation of on acquired characters // Evolution. Vol. 7. P. 118–126.
- Waddington C.H. 1959. Canalization of development and genetic assimilation of acquired characters // Nature. Vol. 183. P. 1654–1655.
- Waddington C.H. 1966. Principles of development and differentiation. N.-Y.: Macmillan. 115 p.
- West-Eberhard M.J. 2003. Developmental Plasticity and Evolution. N.Y.: Oxford University Press. 794 p.
- West-Eberhard M.J. 2005. Developmental plasticity and the origin of species differences // PNAS. Vol. 102. Suppl. 1. P. 6543–6549.
- Zink R.M. 1997. Species concepts // Bull. British Ornithologists Club. Vol. 117. No. 2. P. 97–109.

Оперение птиц и доктрина полового отбора

Е.Н. Панов

*Институт проблем эволюции и экологии РАН им. А.Н. Северцова,
Ленинский просп., 33, Москва, 117071, Россия
e-mail: panoven@mail.ru*

Обсуждается вопрос о соответствии предсказаний теории полового отбора (ТПО) данным по разнообразию полового диморфизма в окраске и в структуре оперения в классе птиц. Рассмотрены физиологические механизмы детерминации полового дихроматизма. На примере изучения окраски курообразных показан дисбаланс в поисках причин происхождения экстравагантного наряда самцов, с одной стороны, и скромной окраски самок, с другой. При переносе акцента с первой проблемы на вторую этот случай предоставляет сильные аргументы против ТПО. Приведены результаты филогенетических реконструкций хода трансформаций полового диморфизма в нескольких таксонах (триба Anatini, род *Icterus* из семейства Icteridae и др.). Эти данные очевидным образом указывают на слабые стороны ТПО. Результаты анализа дивергенции окраски и структур брачного демонстрационного поведения в семействе райских птиц (Paradisaeidae) не укладываются в предсказание о сопряжённой эволюции этих двух комплексов признаков. Сходная картина вырисовывается при попытках выявить соответствия между дивергенцией окраски и структурных особенностей оперения у африканских ткачиков рода *Euplectes*. В целом, накопленные к настоящему моменту данные никак не согласуются с основными предсказаниями дарвиновской ТПО.

Bird plumage and the sexual selection doctrine

E.N. Panov

*A.N. Severtsov Institute for Ecology and Evolution,
Leninsky Prosp., 33, Moscow, 119071, Russia
e-mail: panoven@mail.ru*

The question of a correspondence between predictions of the sexual selection theory (SST) and modern data on the diversity in both sexual dichromatism and plumage structure is discussed. The physiological mechanisms of the sex dichromatism determination in birds are examined. Data on Galliformes illustrate a traditional disparity

between search for causes of the conspicuous male plumage coloration origin, on the one hand, and those concerning dull female plumage, on the other. When the second problem is accentuated, there strong arguments against SST appeared. The results of phylogenetic reconstructions of the process of sex dimorphism transformation in some taxa are presented (tribe Anatini, the genus *Icterus* from the family Icteridae, etc.). These data clearly demonstrate a weaknesses of the SST. The results of analysis of the divergence of both coloration and courtship behavioral structure within Birds-of-paradise family (Paradisaeidae) do not correspond to an idea of apparent coevolution of these two trait complexes. Similar picture appears appears in attempts to find correspondence between the coloration and plumage structure in the African finch genus *Euplectes*. In general, the whole information accumulated to date seems to be poorly corresponding to main predictions of the darvinian SST.

В основе бытующих представлений о принципах обмена информацией в мире животных лежит идея попарно однозначного соответствия между морфологическими структурами, относимыми к категории «орнаментов», и некими программами поведения, функцию которых видят в максимизации визуального эффекта, который это морфологическое оснащение отправителя сигнала оказывает на сенсорные системы потенциальных приёмников сообщения.

Именно под таким углом зрения трактовал наблюдения современников-натуралистов Чарльз Дарвин в главе 13 своего труда о половом отборе под рубрикой «Щеголяние самцов своим оперением». Там сказано следующее: «Украшения всякого рода, как постоянные, так и временно приобретаемые самцами, усердно выставляются ими напоказ и, видимо, служат для возбуждения, привлечения или очаровывания самок... Снегирь делает подходы к самке, становясь прямо против неё, и затем надувает грудь, так что гораздо большее количество красных перьев становится видимыми сразу, чем было бы без этого. В то же самое время он крутит чёрным хвостом и поводит им из стороны в сторону самым смешным образом. Самец-зяблик также стоит против самки, показывая тем самым красную грудь и «синий колокольчик», как английские любители птиц называют его голову; крылья

в то же время слегка расширены, причём становятся хорошо заметными чисто белые полосы на плечах. Обыкновенная коноплянка распушает розовые перья на грудке, слегка распускает бурые крылья и хвост и, таким образом, выставляет их в самом лучшем виде, обнаруживая их белые края» (Дарвин, 1896, с. 365, 369).

Приходится только удивляться тому, что столь проникательный наблюдатель, каким был Дарвин, не заметил, что резкие различия в окраске самцов и самок — явление вовсе не универсальное для птиц. Хорошо выраженный половой дихроматизм отсутствует у множества видов, которые могли попадаться на глаза учёного буквально на каждом шагу. За примерами нет нужды ходить далеко. Отсутствия ярких цветовых отметин и резких различий в окраске оперения свойственны многим врановым (ворона *Corvus cornix*, грач *C. frugilegus*, сорока *Pica pica* и другие), голубям, чайкам, лебедям, цаплям, большинству куликов¹. Этот перечень можно было бы продолжать очень долго. По этому признаку различаются даже виды, близкие филогенетически в большей или меньшей степени. Самцы и самки диморфны по окраске у домового воробья (*Passer domesticus*), но мо-

¹ Турухтан (*Philomachus pugnax*), которого математический генетик Рональд Фишер позже использовал в качестве примера для формальной модели, раскрывающей, якобы, суть полового отбора, — это редкое исключение из общего правила.

номорфны у полевого (*P. montanus*). Другие подобные им пары видов — это варакушка и соловей, синица большая и гаичка, каменки обыкновенная и плясунья, и великое множество других.

Перед нами яркий пример того, как однажды возникшая в сознании человека «красивая» умозрительная гипотеза сужает его поле зрения настолько, что всё, её не подтверждающее, становится попросту ничего не значащим. Примерно так родилась так называемая теория полового отбора.

Действительно ли различия в окраске самцов и самок у птиц есть результат полового отбора?

Опыты выдающегося отечественного биолога М.М. Завадовского (1922) на домашних курах и утках позволили ему разбить все признаки пернатых на три группы:

1) признаки *неполовые (асексуальные)*, которые формируются совершенно независимо от действия половых желёз;

2) признаки *независимые (псевдосексуальные)* также могут формироваться без участия половых желёз, но их развитие может быть остановлено половой железой другого пола. Таковы, в частности, перьевой наряд петуха и шпоры на его ногах. Их развитие может быть приостановлено гормонами яичника.

3) признаки *зависимые (эусексуальные)*, формирование которых возможно лишь при участии семенников либо яичника. У петуха это гребень и борода, способность петь и другие формы полового поведения (например, приглашение кур к корму), а у курицы — структура и окраска её оперения.

Задача пионерных исследований Завадовского состояла в том, чтобы раскрыть сложную диалектику формирования половой конституции самцов и самок в онтогенезе. Позже, под влиянием дарвиновской идеи полового отбора, внимание зоологов сместилось от анализа такого рода прокси-

мальных механизмов, ведающих вторичными половыми признаками, в сторону обсуждений гипотетических сценариев их эволюции². Наиболее популярным из них на рубеже 1980-х и 1990-х гг. стал тот, согласно которому эволюция работает *преимущественно с окраской одного пола*, именно самцов, и приводит, под действием полового отбора, к усилению её яркости и броскости. Эта идея неявно предполагает, что исходным состоянием была тусклая окраска самцов, сходная с таковой самок, которая именуется «покровительственной» в силу её криптичности. Эти представления оказались наиболее влиятельными и стойкими в орнитологии.

Однако возобновление на новом уровне исследований того же характера, что были проведены в начале XX в. Завадским и рядом зарубежных учёных, заставили серьёзно усомниться в весомости этих взглядов. Обзор данных по филогенетическим аспектам детерминации окраски у птиц приводится в работе Р. Кимбелл и Дж. Лейгона (Kimball, Ligon, 1999), на содержании которой стоит остановиться подробнее.

Терминология. Говоря о характере окраски разных полов при половом дихроматизме у птиц, следует различать как минимум четыре его варианта (рис. 1). 1. Особи обоих полов окрашены скромно (мономорфизм по «самочьему» типу окраски). Пример: *Oenanthe isabellina* (Панов, 1999), а также *Cercomela melanura*, *Chenonetta jubata* (Панов, 2014). 2. Особи обоих полов окрашены ярко (мономорфизм по «самцовому» типу окраски). Примеры: *Pica pica*, *Alcedo atthis*, *Upupa epops*, а также *Onychognathus salvadorii*, *Antichromus minutus*, *Pholia sharpii*. 3. Самец окрашен контрастно, самка — тускло. Дихроматизм в строгом смысле слова. Примеры: *Fringilla coelebs*, *Anas platyrhynchos*, *Lyrurus tetrrix*, а также *Dryoscopus pringlii*,

² Одна из первых работ на эту тему появилась в середине 1940-х гг. (Witschi, 1936).

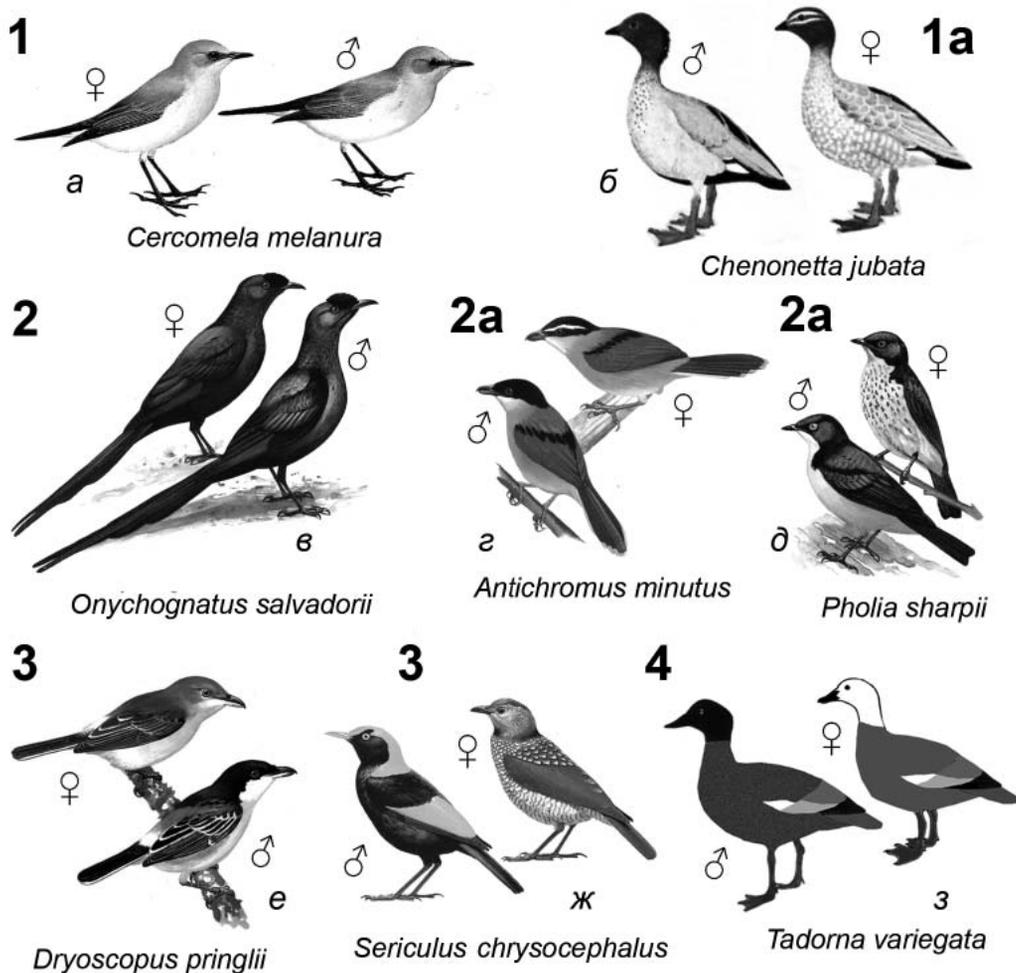


Рис. 1. Варианты отсутствия и проявления полового дихроматизма у птиц. Таксономическая принадлежность видов по семействам: а — дроздовые Turridae; г, е — кустарниковые сорокопуть Malaconotidae; в, д — скворцовые Sturnidae; ж — шалашники Ptilonorhynchidae; б, з — утиные Anatidae. Из: Панов, 2014.
 Fig. 1. Variants of presence and absence of sex dichromatism in birds in families: а — Turridae; г, е — Malaconotidae; в, д — Sturnidae; ж — Ptilonorhynchidae; б, з — Anatidae. From: Панов, 2014.

Sericulus chrysocephalus. 4. Самки окрашены контрастнее самцов у тех немногих видов, которым свойственна реверсия половых ролей (Панов, 1983, с. 59–60, 163–167). Примеры: *Crypturellus boucardi*, *Lobipes (Phalaropus) lobatus*, а также *Tadorna variegata*.

Следует подчеркнуть, что границы между приведёнными категориями достаточно условны, а критерии, лежащие в основе их разграничения (яркость, контрастность, тусклость), основаны на предельно субъективных оценках. Дело в том, что самцы и самки чётко различаются по окраске

только у видов, относимых к категории 3. Как правило, окраска полов различна в той или иной степени и у большинства видов, помещённых в категории 1³ и 2. Здесь самцы зачастую окрашены немного контрастнее самок, хотя, несомненно, существуют виды, у которых пол особей невозможно определить по внешнему виду. Субъективность оценок состоит и в том, что у ряда видов, внешне «мономорфных» по окраске, в действительности она различна у особей разных полов, что, возможно, может быть оценено самими птицами, но не воспринимается человеком (см., например, Santos et al., 2006).

Другой важный момент состоит в том, что у многих видов дихроматизм носит сезонный характер. Так, у большинства воробьинообразных имеется единственная осенняя линька, по окончании которой самцы ряда видов, относимых ко всем трём категориям, утрачивают контрастный «брачный» наряд и становятся похожими на самок. К весне их окраска снова становится яркой за счёт обнаживания светлых дистальных фрагментов контурного оперения.

Что касается механизмов детерминации окраски, то, согласно принятой сегодня терминологии, они делятся на три класса. Суть первого из них была проиллюстрирована выше, когда речь шла об экспериментах Завадовского по кастрации кур и уток. Было показано, что при удалении половых желёз как у самцов, так и у самок результатом оказывается наряд, близкий к контрастному «самцовому». Из этого следует, что у самцов он формируется *в отсутствие* влияния мужского полового гормона тестостерона, а у самок его раз-

витие *тормозится* женским половым гормоном эстрогеном. Коль скоро в наши дни (в рамках парадигмы полового отбора) акцентируется проблема *эволюции окраски самцов*, только последнее обстоятельство легло в основу терминологического определения данного типа детерминации, который был назван «эстроген-зависимым» (ЭЗ)⁴. Это расшифровывается так: присутствие эстрогена препятствует развитию яркой, контрастной окраски самцов. Показано, например, что в крови самцов уток во время осенней линьки в скромный зимний наряд наблюдается повышенный уровень эстрогена.

Другой тип детерминации именуется «тестостерон зависимым» (ТЗ). Суть его в том, что для развития самцового наряда *необходимо* влияние мужского полового гормона. И, наконец, третий тип назван «зависимым от лютеинизирующего гормона⁵» (ЛГЗ). У видов с такой системой ни эстроген, ни тестостерон не влияют напрямую на характер окраски. Наряд самца детерминирован присутствием лютеинизирующего гормона, а скромная

⁴ Не следует, однако, забывать, что в отсутствие тестостерона фенотип петуха будет неполным: разовьются структуры «псевдосексуальные» (окраска), но будут отсутствовать «эусексуальные» — именно, кожные выросты на голове и особенности поведения. Так что при названном подходе, как это вообще принято в западных эволюционных построениях, внимание перенесено с целостной системы на её отдельные «признаки».

⁵ Лютеинизирующий гормон (лютеотропин, лютропин) секретируется гонадотропными клетками передней доли гипофиза. Совместно с другим гипофизарным гонадотропином (фолликулостимулирующим гормоном), он необходим для нормальной работы репродуктивной системы. В женском организме стимулирует секрецию эстрогенов яичниками, а пиковое повышение его уровня инициирует овуляцию. В мужском организме ЛГ включён в процесс выработки тестостерона.

³ Для таких случаев часто вводят дополнительные категории: «диморфизм, особи обоих полов тусклые (drab)» и «диморфизм, особи обоих полов яркие (colorful)». Я в дальнейшем буду обозначать такие ситуации символами 1a и 2a (Burns, 1998; Figuerola, Green, 2000).

Детерминация окрасочного диморфизма

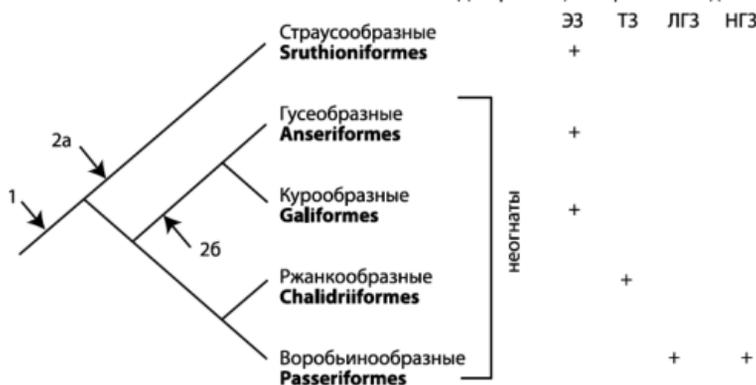


Рис. 2. Становление в эволюции разных форм гормонального контроля над окраской оперения самцов у птиц. ЭЗ — эстроген-зависимый, ТЗ — тестостерон-зависимый, ЛГЗ — зависящий от лютеинизирующего гормона, НГЗ — не зависящий от влияния гормонов. Согласно предлагаемой гипотезе, становление ЭЗ имело место однократно (стрелка 1) либо дважды (2а, 2б). Из: Kimball, Ligon, 1999.

Fig. 2. Evolutionary origin of different forms of hormonal control upon male plumage coloration in birds. ЭЗ — estrogen-dependent, ТЗ — testosterone-dependent, ЛГЗ — luteinizing hormone-dependent, НГЗ — induced by nonhormonal factors. In accordance with the proposed hypothesis, origin of ЭЗ takes place one-time (arrow 1) or twice (2а, 2б). From: Kimball, Ligon, 1999.

окраска самки развивается в его отсутствие.

Три типа детерминации окраски в филогенезе птиц. Гипотеза, согласно которой система ЭЗ свойственна представителям отряда Курообразных (Galliformes), к моменту выхода в свет статьи Кимбелл и Лейгона была подтверждена экспериментально (помимо сделанного ранее на домашних курах р. *Gallus*) ещё на шести видах, относящихся к родам *Callipepla*, *Coturnix*, *Meleagris*, *Phasianus*, *Chrysolophus*, *Syrnaticus* (перепела, куропатки, индейки, фазаны). Материал по отряду Гусеобразных Anseriformes скромнее (два вида уток рода *Anas*), но высказывается уверенность, что тот же принцип может быть приложим к отряду в целом.

На примере шести видов из отряда Ржанкообразных (Charadriiformes — чайки и кулики из трёх родов) была убедительно

показана детерминация полового дихроматизма по схеме ТЗ. И, наконец, данные по девяти видам Воробьинообразных (Passeriformes — к сожалению, только из двух родов) позволили отнести их к третьему типу — ЛГЗ.

Кимбелл и Лейгон наложили эти данные на схему филогенеза птиц⁶ (рис. 2). В своих последующих рассуждениях они попытались реконструировать характер детерминации окраски у древненёбных птиц и на стадии ранней дивергенции неогнат. Эта задача усложняется тем обстоятельством, что среди первых в отношении этих явлений изучен только африканский страус *Struthio camelus*, которому свойственен резкий половой диморфизм (тип

⁶ По: Sibley, Ahlquist, 1990; Mayr, Amadon, 1951; Wetmore, 1960. Эта упрощённая схема не противоречит недавним построениям по филогенезу птиц (например, Livezey, Zusi, 2007).

3), поддерживаемый системой ЭЗ. Коль скоро все прочие страусообразные и близкие к ним тинаму характеризуются мономорфизмом типа 1 (оба пола скромно окрашены), а африканский страус считается эволюционно продвинутой формой (Lee et al., 1997), авторы берут за основу гипотезу, согласно которой система ЭЗ впервые сформировалась ещё у палеогнат.

Следующий вопрос, который они ставят перед собой, состоит в том, единственный ли это случай «возникновения» названной системы, или же она была затем утрачена и сформировалась повторно в сестринских отрядах Курообразных и Гусеобразных, занимающих базальную позицию среди неогнат. Авторы полагают, что, согласно принципу парсимонии, первая гипотеза выглядит более правдоподобной. По их предположению, система ЭЗ могла быть утрачена в филумах, возникших позже, и заменена здесь другими, например, системой ЛГЗ в самом молодом отряде Воробьинообразных.

Статья Кимбелл и Лейгона важна для нашей темы в том отношении, что в ней акцент переносится с идеи отбора на яркую окраску самцов, импонирующей обыденному сознанию, на поиски эволюции подспудных физиологических механизмов, управляющих окраской особей обоих полов. В то же время в работе содержится ряд произвольных предположений, которые чреватые логическими противоречиями. Без конкретных данных по системе детерминации окраски у Страусообразных и близких к ним тинаму слишком поспешной выглядит гипотеза о «возникновении» системы ЭЗ у африканского страуса. Почему бы не предположить, что эта система была исходной для всех птиц. Ведь разница в фенотипическом облике самцов и самок у тинаму, например, по сути дела такая же как, скажем, у обычно-

венного перепела *Coturnix coturnix* (мономорфизм по самочьему типу⁷). А ведь для перепела показано, что такое состояние находится под контролем системы ЭЗ.

То, что всем палеогнатам и тинаму, за исключением африканского страуса, свойственен мономорфизм по самочьему типу, говорит о том, что это состояние могло быть исходным не только для них, но и для всех птиц вообще. Разумеется, не исключено, что у неогнат возобладали другой принцип, и эволюция пошла, как полагают авторы статьи, от мономорфизма по самцовому типу (столь характерному для многих древних отрядов птиц, таких, например, как пингвины) в сторону полового дихроматизма. Все это явно противоречит основной идее относительно роли полового отбора как фактора поступательного усиления яркости окраски самцов.

Последний сценарий представляется мне достаточно правдоподобным. А если так, то следствием функционирования системы ЭЗ могло стать постепенное уменьшение яркости окраски самок. Этот тренд не получил бы развития у тех видов, которые гнездятся в укрытиях, и где насиживающая самка не нуждается в покровительственной окраске (как например, у дятлов и ракшеобразных). Но трансформации наряда самок в названном направлении были бы, бесспорно, адаптивны для видов, у которых самки насиживают в открытых гнёздах на земле. Иными словами, в данном случае картина прекрасно укладывается в схему стандартного естественного отбора и не требует для дальнейших объяснений апелляции к мифическому половому отбору.

Характер окраски курообразных как сильный аргумент против «теории» полового отбора. Самое забавное во всей этой истории состоит в том, что у пресловутого индийского павлина *Pavo cristatus*,

⁷ У этого вида самцы окрашены чуть контрастнее самок.

выступающего в качестве парадного примера всей этой доктрины, половой дихроматизм подчиняется как раз системе ЭЗ. А она, как было сказано выше, может считаться скорее примитивным, нежели эволюционно продвинутым состоянием в классе птиц.

Поэтому, как полагают Такахаша с соавторами, настойчиво муссируемый вопрос о происхождении экстравагантного наряда самцов этого вида оставляет в тени другой — о путях эволюции скромной окраски самок (Takahashi et al., 2008, p. 1216). То же можно сказать о ряде других видов курообразных из семейства Tetraonidae — столь популярных объектов в построениях на тему полового отбора. Здесь резко выраженный половой диморфизм этих птиц принято рассматривать не иначе как в качестве следствия острой конкуренции самцов из-за доступа к самкам на токах (тетерева родов *Tetrao*, *Pediocetes*, *Tympanuchus*).

Для тех, кто верит в догмат полового отбора, идеальным объектом для его подтверждения могла бы быть ещё одна группа курообразных с поистине великолепной окраской самцов, ни в чём не уступающей, на мой взгляд, роскошному наряду павлинов. Это так называемые павлиньи фазаны рода *Polyplectron*, имеющего ближайшего общего предка с филумом, включающим в себя 4 рода павлинов в строгом смысле слова (*Pavo*, *Afropavo*, *Argusianus*, *Reinartia*; в общей сложности 5 видов). Шесть видов павлиньих фазанов населяют тропики Юго-Восточной Азии. В отличие от павлинов рода *Pavo*, у которого глазчатые пятна присутствуют только на надхвостье, у пяти из шести видов этих птиц они распределены почти равномерно на оперении верхней части тела (включая надхвостье) и крыльев, а самые крупные украшают перья хвоста (рис. 3). Это касается не только самцов, но и самок, так что половой дихроматизм выражен здесь

далеко не столь резко, как у павлинов.

У вида *P. inopinatum* эти глазчатые пятна контрастируют с общим тоном верхнего контурного оперения в меньшей степени (рис. 3в), чем у большинства видов рода, а у *P. chalcureum* они присутствуют только на рулевых перьях (рис. 3г). В свете устоявшегося мнения, согласно которому глазчатые пятна павлинов есть результат полового отбора, до недавнего времени было принято считать эти два вида стоящими ближе к истокам рода *Polyplectron*, а их окраску — состоянием примитивным. Однако реконструкция филогенеза этой группы с использованием молекулярных методов показала, что они, напротив, являются наиболее молодыми представителями группы (Kimball et al., 2001).

По данным этого исследования возможны два сценария сравнительно недавней вторичной редукции глазчатых пятен у названных видов. Это могли быть два независимых события, или же утрата имела место ещё у общего предка группы *P. inopinatum* – *P. chalcureum* – *P. bicalcaratum*, после чего у последнего из этих видов произошёл возврат к примитивному глазчатому оперению (рис. 3б). Авторы пишут: «Если утрата признака и его приобретение есть события равно вероятные, то нет возможности отдать предпочтение тому или другому сценарию. Однако утрата столь комплексного признака (trait) как окрасочный дихроматизм была признана событием более вероятным, чем его приобретение (ссылка на работу: Omland, 1997). Поэтому первый сценарий выглядит более правдоподобным (Kimball et al., 2001, p. 193).

Утрата яркого наряда самцов в других таксонах птиц. Прогресс в методологии филогенетических реконструкций (в том числе совершенствование молекулярно-генетических методов), ставший особенно заметным с середины 1990-х гг., поз-

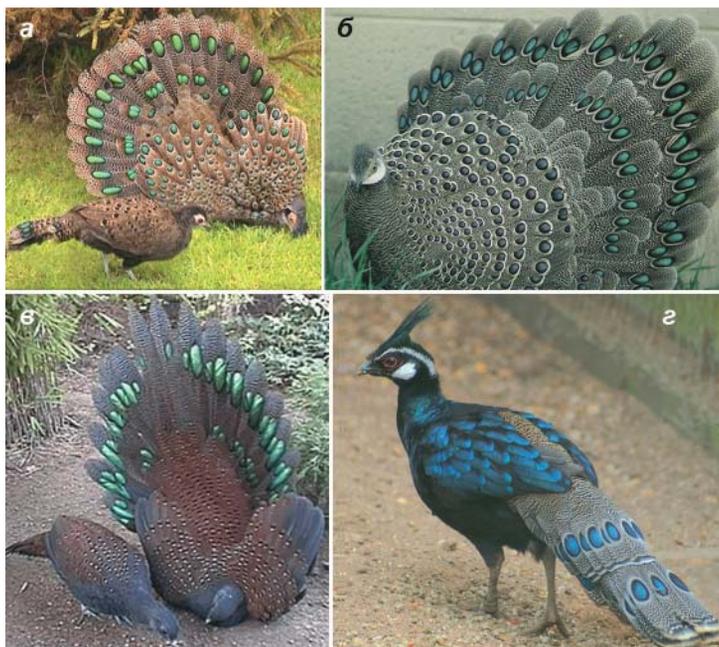


Рис. 3. Павлиньи фазаны: а — *Polyplectron molescus*, б — *P. bilcaratum*, в — *P. inopinatum*, г — *P. chalcarum*. По <https://www.google.ru/search?newwindow=1&q=павлиньи+фазаны>
 Fig. 3. Peacock-pheasants: а — *Polyplectron molescus*, б — *P. bilcaratum*, в — *P. inopinatum*, г — *P. chalcarum*. From: <https://www.google.ru/search?newwindow=1&q=павлиньи+фазаны>

волил получить реальные свидетельства происходящего в сфере эволюции окраски и преобразований форм полового дихроматизма. Оказалось, что утрата яркой окраски самцов, оказавшейся в ряде таксонов признаком анцестральным, — это явление вполне стандартное среди птиц. Как пишет Вайенс, такие потери выглядят даже более обычными по сравнению со случаями усиления контрастности наряда самцов (Wiens, 2001, p. 518).

Реконструкцией филогенеза трибы Anatini (43 вида, относящиеся к пяти родам) было определено показано, что выраженный половой дихроматизм есть в этой группе исходное состояние, которое в 25 случаях уступает место мономорфизму в той или иной форме. Соотношение в числе утрат и приобретений яркой окрас-

ки самцов составляет по двум конкурирующим сценариям 6:5 либо 5:6 (Johnson, 1999) (рис. 4а). Кевин Барнс реконструировал филогенез семейства танагры (Thraupidae) из отряда Воробьинообразных. В своем анализе дивергенции 47 родов этого таксона он использовал более подробную классификацию вариантов соотношения окраски самцов и самок (рис. 4б). По словам автора, стандартная ситуация, предсказываемая догматом полового отбора (переход от мономорфизма типа 1 к дихроматизму с яркой окраской самцов и тусклой — самок), имела место только в редких случаях (Burns, 1998, p. 1222).

Кристофер Хофманн с соавторами исследовали в том же плане эволюцию окраски в роде *Icterus* из семейства американских иволг Icteridae. Они приходят

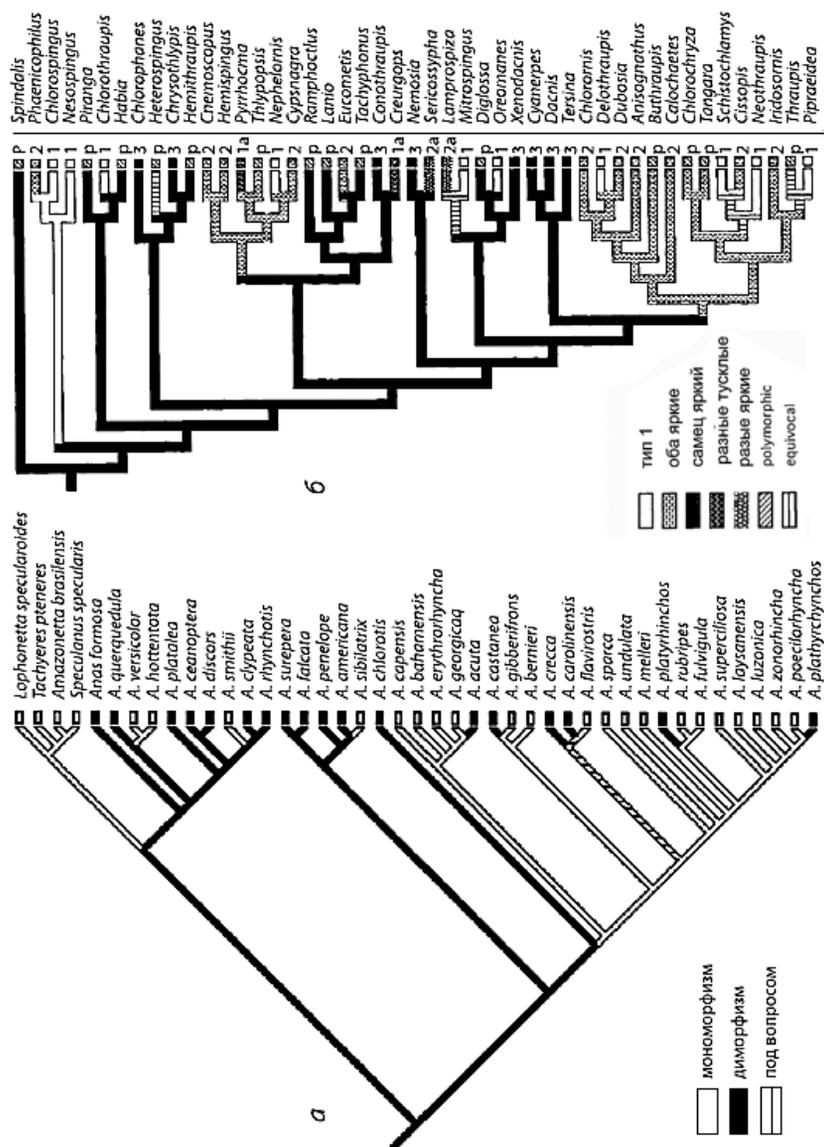


Рис. 4. Эволюция полового диморфизма в семействах утиных Anatidae (а) и танагров Thraupidae (б). Деревья построены с использованием маркеров цитохрома *b*. Цифры в позиции б соответствуют показанным полужирным на рис. 1 (стр. 71). Буква Р («разное») обозначает, что в данном роде имеется несколько вариантов дихроматизма либо он отсутствует. Из: Johnson 1999 (а), Burns 1998 (б, с изменениями).

Fig. 4. Evolution of sex dimorphism in families Anatidae (а) and Thraupidae (б). The trees is constructed using cytochrome *b* sequence data. Figures in б correspond to classification shown on Fig.1 (p.71). Litera P («разное») indicate that in the given genus there are several variants of sex dimorphism or it is absent. From: Johnson 1999 (а), Burns 1998 Thraupidae (б, modified).

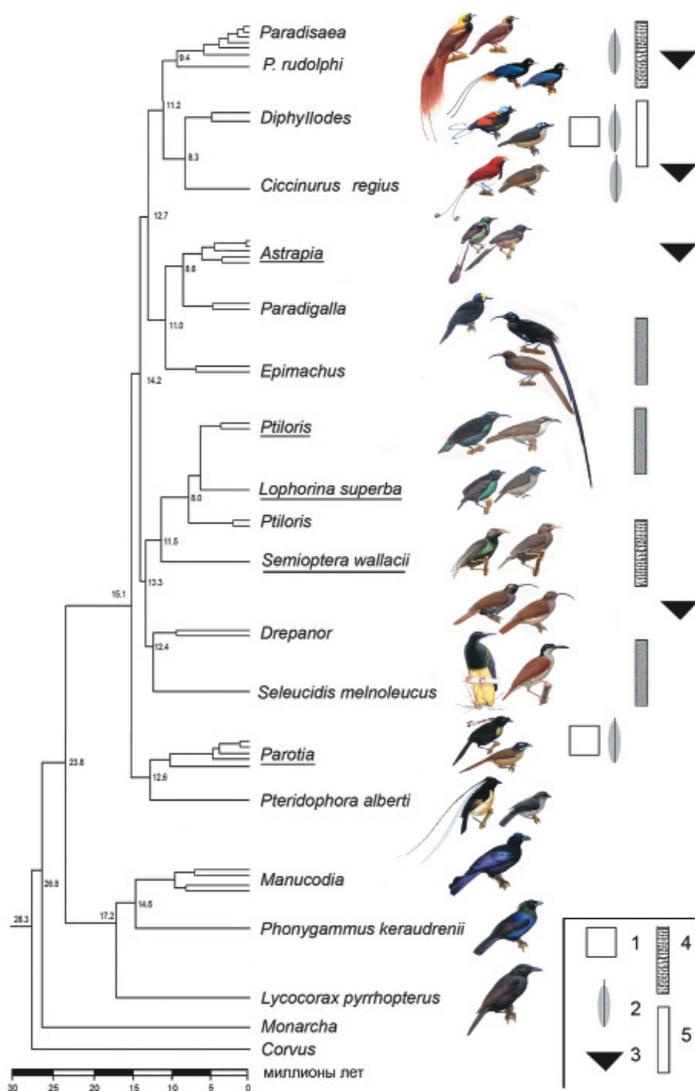


Рис. 6. Филогения райских птиц по: Irestedt et al., 2009. Цифры в узлах ветвлений — миллионы лет. Подчеркнуты имена таксонов, для которых характерен грудной пластрон из металлически блестящих жестких перьев разных оттенков зеленого цвета. Значками показаны поведенческие характеристики, общие для разных родов. 1 — расчистка самцами токовых площадок; 2 — очистка ими ветвей от листьев; 3 — повисание самца вниз головой во время брачных демонстраций; 4 — встреча половых партнеров на верхушках сухих древесных стволов; 5 — то же, на вертикальных побегах растений. Иконки птиц из: Frith, Frith, 2009.

Fig. 6. Phylogeny of birds-of-paradise (after Irestedt et al., 2009). Figures in nodes mark m.y.'s. Taxa underlined in plumage of which there are breast plastron of stiff greenish-metallic feathers. Symbols designate actions and encounters: 1 — clearing of mating by males; 2 — removal of leaves from branches by males; 3 — hanging upside down by males as part of courtship; 4 — contacts of sex partners on apex of broken tree trunks; 5 — the same, on vertical plant sprouts. Pictures of birds after Frith, Frith, 2009.

нами вопроса применительно к этой группе особенно интересен, поскольку разнообразие окрасок и демонстраций у самцов райских птиц считают *самоочевидным* следствием полового отбора и наиболее яркой иллюстрацией его реальности.

Это семейство включает 40 видов, распределённых между 12 родами, из которых 4 монотипичны⁸. Это архаическая группа Воробьинообразных. У большей части видов самцы держатся в сезон размножения на токовых площадках, разнесённых в пространстве, реже образующих кластеры (разреженные арены). Истинная территориальность самцов здесь отсутствует. Только видам семейства Paradisaeidae (за исключением одного) свойственна система токов. Из рисунка 6 хорошо видно, насколько существенна дивергенция между родами по особенностям внешней морфологии, включая, прежде всего, характер оперения разных частей тела. То же можно сказать о различиях по общим размерам особей, что не отражено на приведённой иллюстрации.

У видов всех или некоторых из пяти родов (подчеркнуты на рисунке), относящихся к далеко разошедшимся ветвям семейства, металлически блестящие жёсткие перья груди образуют своеобразный пластрон, чаще всего разных оттенков зелёного цвета. Насколько известно у самцов по крайней мере двух видов из монотипических родов (*Lophorina* и *Semioptera*) эти пластроны оттопыриваются вперёд во время демонстрационных акций. У всех пяти видов рода *Parotia* пластрон становится особенно хорошо заметным на фоне чёрного оперения, когда самец проделывает весьма своеобразный брачный танец на земле⁹. Как можно видеть из рис. 7–9,

во всех этих случаях демонстрация пластрона сочетается с совершенно иными элементами поз и телодвижений, принципиально разными у сравниваемых видов. Этот пример очевидным образом свидетельствует о том, что в данном случае окраску можно рассматривать в качестве более консервативного признака, появление которого предшествовало формированию моторики, обеспечивающей ту или иную конфигурацию демонстрационных поз.

Видовая специфика целостных последовательностей брачного поведения. Совершенно иная картина вырисовывается, если сравнивать не видоспецифические позы, а организацию всех тех действий самцов, которые в итоге приводят к копуляции. Практически у всех видов райских птиц самцы привлекают самок к индивидуальным, заранее избранным «местам свиданий» широковещательными вокальными сигналами. В этом смысле здесь нет никаких отличий от того, что мы видим у всех прочих видов птиц и других животных, обладающих акустическим поведением. Своеобразие райских птиц состоит в том, что эти места свиданий у ряда их видов претерпевают существенные изменения за счёт активности самих самцов. У двух видов из рода *Difillodes* и у пяти из рода *Parotia* они очищают токовые площадки на земле от листового опада и обрывают листья с побегов кустарника, произрастающего в этих местах. У первых двух видов встреча самца и самки перед копуляцией происходит именно на этих вертикальных оголённых побегах (рис. 8). На расчищенной площадке самца паротии такой побег служит организующим стержнем для его брачного танца: в этот

показало, что в силу уникального строения их боковой спектр отражённого света существенно меняется в зависимости от угла его падения и, соответственно, при резких движениях самой птицы (Stavenga et al., 2011).

⁸ Недавние молекулярные исследования заставили исключить из состава семейства роды *Cnemophilus* и *Loboparadisea* (Irestedt et al., 2009, p. 1).

⁹ Изучение структуры этих перьев у *Parotia lawesii*

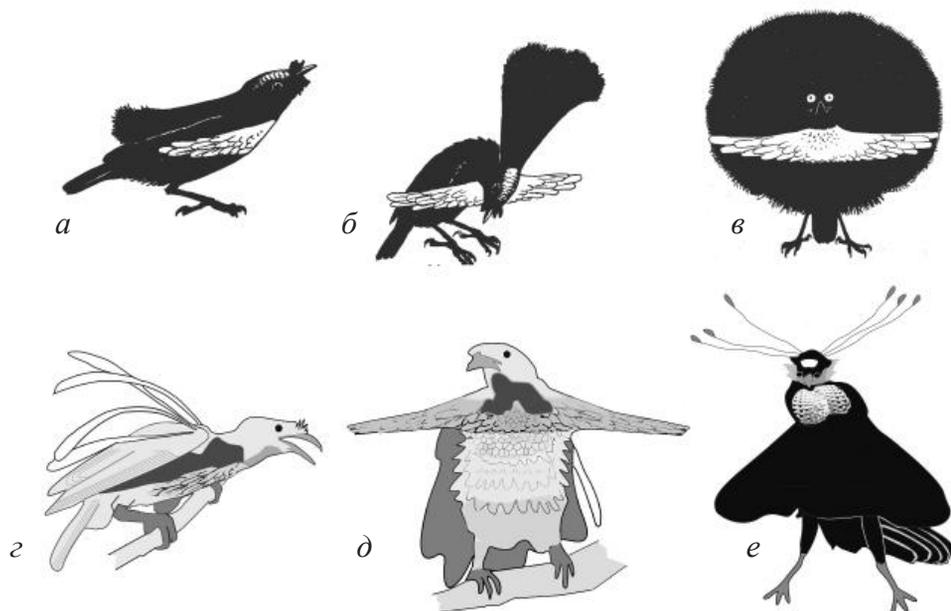


Рис. 7. Элементы брачного поведения райских птиц. *a–в* — последовательные фазы демонстрации самца *Lophorina superba*; *г, д* — позы самца *Semioptera wallacii*; *е* — фрагмент танца самца *Parotia sefilata*. *a* — из: Frith, Frith, 1987; *г, д* — по фотографиям Т. Ламан из: Frith, Frith, 2009.

Fig. 7. Elements of courtship behavior in birds-of-paradise. *a–в* — successive stages of courtship display of *Lophorina superba* male; *г, д* — postures of *Semioptera wallacii* male; *е* — fragment of dance display of *Parotia sefilata* male. *a* — from: Frith, Frith, 1987; *г, д* — after photos by T. Laman from: Frith, Frith, 2009.

момент птица, держа его в поле зрения, ритмично движется вправо и влево по линии, отстоящей примерно на метр от этой вертикальной структуры (Scholes, 2008a).

Встреча самца и самки на вертикальных опорах, как это происходит у двух видов *Difillodes*, свойственна также пяти видам других родов, существенно удалённых друг от друга на филогенетическом древе. У *Seleucidis melanoleucus* (монотипический род) и у видов родов *Ptiloris* и *Epimachus* эти свидания происходят на обломанных вершинах сухих древесных стволов, господствующих над окружающей растительностью. Самцы *Semioptera wallacii* (монотипический род) и по край-

ней мере шести видов рода *Paradisaea* обрывают листья с вертикальных ветвей в кронах деревьев и используют эти оголённые «шесть» в качестве субстрата, на котором имеют место их предсовокупительные контакты с самками (Lecroy et al., 1980. Lecroy, 1981; Frith, Frith, 2009). Характер распределения по таксонам стереотипов обрывания листьев и использования вертикальных структур в брачном поведении райских птиц показан на рис. 6. Совершенно очевидно, что эти особенности поведения входили в той или иной форме в поведенческий репертуар некоего предкового вида¹⁰. Сегодня они сохраня-

¹⁰ Такое поведение выработалось независимо в семействах Pipridae (манакины), Cotingidae (горный

ются в консервативной форме у видов, принципиально различающихся по множеству черт внешней морфологии, таких как общие размеры тела, фактура оперения и его окраска.

Сами эти акции подготовки субстрата к последующим половым взаимодействиям (расчистка токовых площадок и оголения ветвей) совершаются в отсутствие самок. Следовательно, эти формы поведения не подлежат «контролю» с их стороны, что не позволяет объяснить их происхождение действием полового отбора. Впрочем, насколько мне известно, никто и не предпринимал попыток обсуждать механизмы эволюции такого рода акций. Существует мнение, что эти стереотипы повышают шансы самцов быть увиденными самками и облегчают тем маневренность на его участке. Но эти последствия «подготовительной» активности самцов легко объяснить действием стандартного естественного отбора, не апеллируя к гипотетическим селективным факторам, основанным на идее «эстетического вкуса» самок.

Сочетание моторики и особенностей оперения у сестринских видов. Формирование в эволюции гипотетических «предпочтений» самок к особенностям конфигурации брачных поз и окраски самцов («украшениям», по терминологии доктрины полового отбора) кажутся, на первый взгляд, поистине удивительными, когда мы переходим к сопоставлению этих признаков у близких видов. Эти различия, показанные на рис. 8, наводят на мысль, что их причина лежит в случайном накоплении мелких различий по принципу неопределённой изменчивости, положенного в основу всей дарвиновской теории естественного отбора. Масштаб наблюдаемых здесь несходств перестанет удивлять, если принять во внимание, что сравни-

ваемые виды разошлись около 5 млн лет назад. С другой стороны, можно задать вопрос, как под воздействием «межполового» или «внутриполового» отбора могли сформироваться удивительные особенности покровов головы самцов *Difillodes respublica* (а заодно и самок!), резко отличающие этот вид от сестринского *D. magnificus*. Темя и затылок особей первого вида одеты голой кожей синего цвета, пересечённой в *геометрическом порядке* тонкими рядами очень коротких чёрных перышек (рис. 8). Ничего подобного нет у второго вида, у самцов которого, как бы «вместо этого, в угоду самкам», сформировался высокий перьевой «воротник» на зашейке.

Сравнительный анализ структуры брачного демонстрационного поведения. Вернёмся теперь к тем акциям, которые в литературе именуется «брачными демонстрациями». По моей терминологии — это поведенческие конструкции второго уровня интеграции, которые построены из элементарных двигательных актов (ЭДА — Панов, 1978/2009). Из обзора разнообразия таких конструкций у райских птиц в работе Фрита и Фрит (Frith, Frith, 2009) и анализа видеоклипов их брачного поведения в Youtube следует, что даже у филогенетически далёких видов они представляют собой комбинации из ограниченного числа ЭДА, модифицированных в каждом случае в той или иной степени (табл.)¹¹. Эти комбинации непредсказуемым образом сочетаются с комбинациями структурных и окрасочных признаков оперения, как это следует, в частности, из рис. 7. Поэтому напрашивается вывод о независимой эволюции моторики демонстрационного поведения и особенностей внешней морфологии. Таким образом, представления об их

петушок *R. rupicola*) из примитивных воробьинообразных и даже у неворобьиных, таких, например, как аргус.

¹¹ О присутствии сходных элементов в демонстрационном поведении видов из разных родов райских птиц см. также: Frith, 1976; Frith, Frith, 1997.

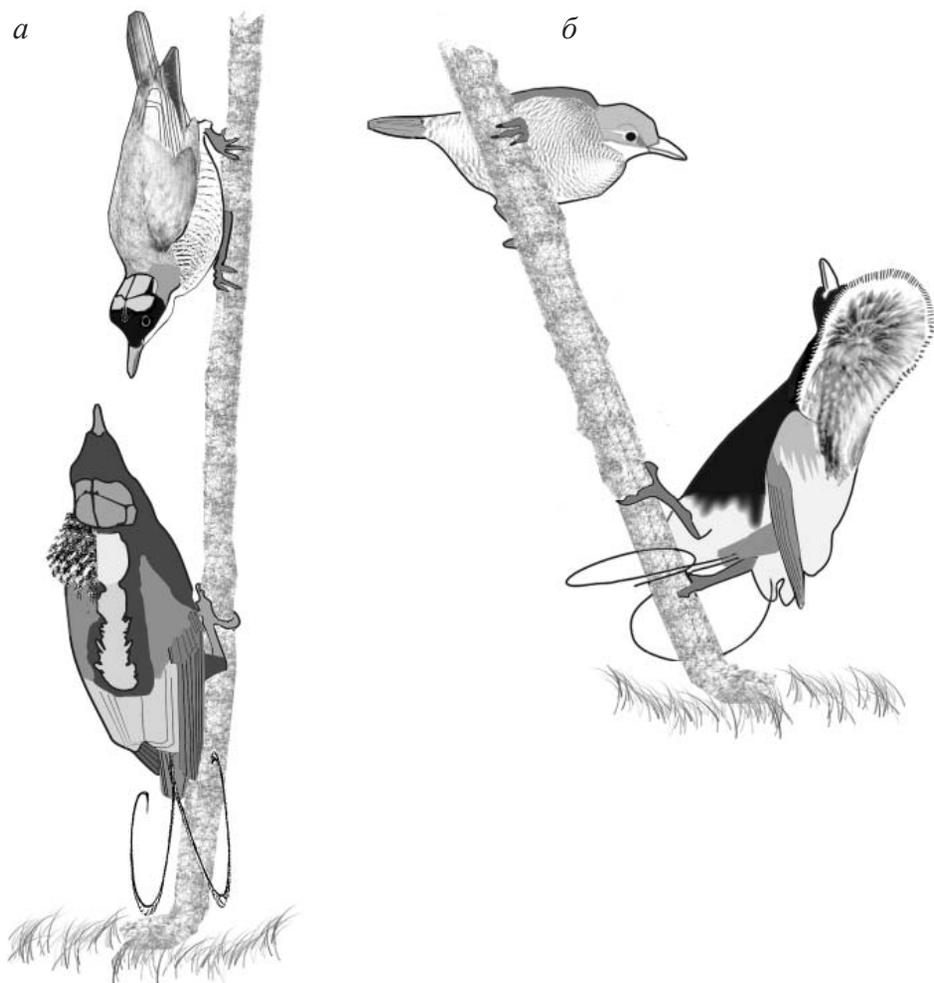


Рис. 8. Предкопуляционные взаимодействия самца (внизу) и самки райских птиц *Diphylloides respublica* (а) и *D. magnificentus* (б). По фотографиям Т. Ламан из: Frith, Frith, 2009.

Fig. 8. Precopulatory encounter between *Diphylloides respublica* (а) и *D. magnificentus* male (bottom) and female (б). After photos by T. Laman from: Firth, Firth, 2009.

сопряжённой эволюции у птиц основываются на поверхностном впечатлении, которое производят на исследователя чисто внешние эффекты, возникающие с неизбежностью на основе столь сложной комбинаторики. Именно этот имманентный процесс приводит к формированию в эволюции сочетаний признаков, *уникальных* для каждого вида. С этой точки зрения нет необходимости привлекать для

объяснения этих эффектов идею полового отбора и сопряжённой эволюции моторики демонстрационного поведения и «украшений», как это делают, в частности, Дж. Биерс с соавторами. Они пишут: «Мы показали, что украшения самцов многих видов сочетаются с компонентами вычурной (conspicuous) моторики демонстраций, и полагаем, что такие украшения часто возникают вторично ради

Таблица. Однотипные элементы демонстрационного поведения
в 13 родах райских птиц
Common elements in display behavior of different species belonging
to 13 Bird-of-paradise genera

	Оттопыривание грудного* оперения Breast plumage raising	Демонстрация зева* Throat showing	Распушение брюшного* оперения в виде юбки Belly plumage fluffing broadly resulting in something like skirt	Поднимание «воротника» на загривке Raising of collar at back of the neck	Размахивание крыльями* Wing waving	Прыжки на пружинящих* ногах Bobbing up and down with spring legs	Приседания* Squatting	Раскачивание в горизонтальной плоскости* Swaying in a horizontal plane	Повисание вниз головой Hanging upside down
<i>Paradisaea</i>	+				+	+		+	+
<i>Diphyllodes</i>	+	+	+						
<i>Cicinnurus</i>	+	+	+		+				+
<i>Astrapia</i>									+
<i>Epimachus</i>		+						+	
<i>Ptiloris</i>	+	+	+		+	+			
<i>Lophorina</i>		+				+			
<i>Semioptera</i>	+				+	+			
<i>Drepanornis</i>		+	+						+
<i>Seleucidis</i>	+				+			+	
<i>Parotia</i>			+					+	
<i>Pteridophora</i>	+						+		
<i>Manucodia</i>	+								

* Элементы поведения, описанные для видов птиц из других семейств.
Elements having described for other bird families

(as a way) усиления [эффектов] сноровки и энергичности сигнальных движений» (Byers et al., 2010).

Э. Шолес, основываясь на своем превосходном сравнительном исследовании четырёх видов рода *Parotia*, приходит к выводу, что одни и те же элементы моторики сигнального поведения в каждом случае объединены в устойчивые комплексы, которые автор называет «модулями» (рис. 9). Это заключение хорошо согласуется с тем, что мной было сказано

в предыдущем абзаце. Однако его интерпретации этой закономерности полностью расходятся с основной идеей этой главы. Он пишет: «Мои результаты показывают, что уровень различий между видами выше при рассмотрении [конструкций] высокого уровня интеграции (демонстрации-модули), чем при сравнении их составляющих¹²». Такого рода модули, — продолжает автор, — присутствовали в

¹² В частности, тех элементов, которые я отношу к категории ЭДА.

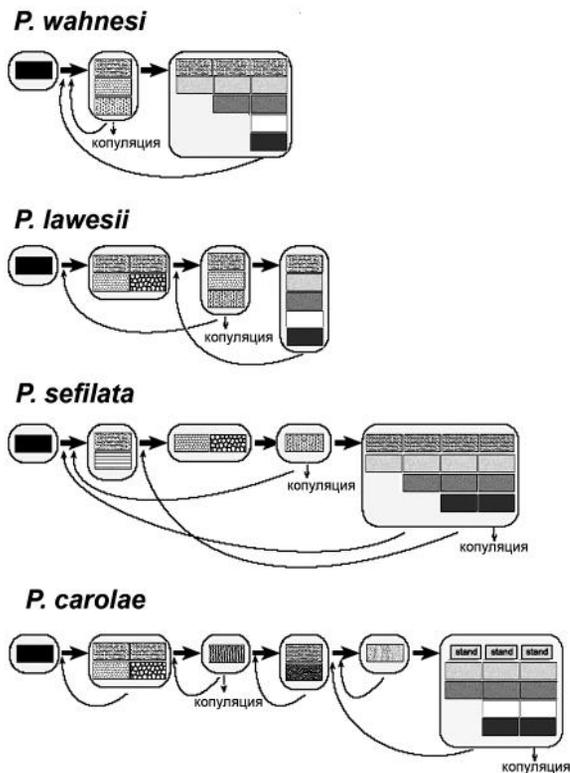


Рис. 9. Последовательности действий самцов четырех видов райских птиц рода *Parotia*, непосредственно предшествующих копуляции. Гомологичные акции обозначены одинаково заштрихованными параллелограммами. Из: Scholes, 2008.

Fig. 9. Succession of acts in male display behavior immediately preceding copulation in four species of the genus *Parotia*. Homologous actions are shown by the same shading. From: Scholes, 2008.

поведении общего предка, а сложность в их проявлении увеличивается во времени, поскольку они диссоциируются и далее *дивергируют независимо друг от друга* (Scholes, 2008b, p. 491). На мой взгляд, этот последний вывод никак не вытекает из эмпирических материалов автора и может рассматриваться, скорее, как уступка доминирующим представлениям.

О том же говорит одно из заключительных замечаний цитируемой статьи: «...приведённые здесь материалы подтверждают справедливость нового сценария, согласно которому половой отбор может быть главным фактором крупномасштабных трансформаций [сигнального поведения] за счёт дубликаций, реорганизации и дивергенции это-фенотипических модулей (Scholes, 2008b, p. 503). На мой взгляд, схема эволюции демонстрационного по-

ведения, предлагаемая автором на основе прекрасно собранных и осмысленных эмпирических данных, показанная на рис. 9, говорит как раз об имманентных, непредсказуемых преобразованиях этих структур, совершенно не требующих апелляции ни к половому, ни даже к естественному отбору. Это своего рода «случайные блуждания» в рамках некой изначально predetermined-ной структурной схемы поведения.

М. Ирестедт с соавторами, оставаясь в рамках доктрины полового отбора, указывают, что важнейшая её идея, согласно которой «половой отбор может генерировать высокую скорость видообразования и быстрые изменения половых орнаментов, не подтверждается данными по райским птицам» (Irestedt et al., 2009: Conclusion). Эти авторы всячески подчёркивают длительность процессов дивергенции в этой группе. В ходе

этого процесса резкий половой диморфизм, свойственный большинству видов этого семейства, практикующих промискуитет, может быть вторично утрачен (у видов рода *Paradigalla*¹³). Замечу, что возможность вторичного перехода к моногамии без утраты резкого полового диморфизма предполагается в отношении синей райской птицы *Paradisaea rudolphi* (Лесрой, 1981).

Разнообразие форм полового диморфизма по структуре оперения у африканских ткачиков рода *Euplectes*

В поисках подтверждения справедливости идеи полового отбора её приверженцы чаще всего обращаются к таким структурным особенностям оперения птиц, как длина и форма хвоста. Первая работа в этом направлении была выполнена М. Андерссоном. Именно она оказалась одним из стимуляторов дальнейшего развития всей этой системы представлений¹⁴. Путём искусственного изменения длины хвоста у африканских полигинных ткачиков *Euplectes progne* (рис. 10) автор показал, что самцы с удлинёнными хвостами привлекали на свои территории достоверно ($p < 0,5$) боль-

¹³ У одного из них сохраняются промискуитетные отношения между полами, у второго характер социальной организации не выяснен. Кстати сказать, идея, согласно которой резкий половой диморфизм свойственен полигамным видам и непременно отсутствует у моногамных, в этом случае не подтверждается. Не доказана она и в отношении шести мономорфных видов из клады *Manucodia – Phonigammus – Lycocorax* (рис. 6 внизу). Среди них моногамия достоверно показана только для *Phonigammus keraudrenii*, тогда как пять других видов в этом отношении не изучены (Frith, Frith, 2009).

¹⁴ На этой почве развернулись попытки Моллера и его многочисленных соавторов доказать, что форма хвоста деревенской ласточки *Hirundo rustica* есть результат полового отбора. О том, как и почему эти попытки потерпели провал, см. Панов, 2014, с. 54–58.

ше самок, чем те, у которых хвосты были оставлены интактными или укорочены. Заключительная фраза этой статьи звучит так: «Представленные здесь результаты подтверждают гипотезу Дарвина о том, что некоторые (certain) орнаменты самцов способствуют самкам в их выборе полового партнёра и, **вероятно (probably)**, возникают в эволюции на этой почве» (Andersson, 1982). Выделенная мной оговорка Андерссона очень важна. В самом деле, позволяет ли строго научный подход выводить без колебаний из событий, имеющих место сегодня, характер тех процессов, которые могли стать их основой? Думаю, что этот приём весьма малопродуктивен.

Осторожность в выводах, проявленная Андерссоном в цитируемой работе, была полностью утрачена в интерпретациях происходящего после того, как идея полового отбора превратилась в господствующую доктрину. В интересной серии исследований, предпринятых в продолжение ранней работы Андерссона, половой отбор рассматривается уже как нечто само собой разумеющееся. Я имею в виду цикл изысканий, проводившихся в последние годы коллективом зоологов Гётеборгского университета (Pryke et al., 2001; Pryke, Andersson, 2002, 2003, 2005, 2008; Prager et al., 2008) на нескольких видах ткачиков рода *Euplectes*.

Итогом этих исследований стала превосходная в плане эмпирического содержания работа М. Прагер «Филогения и разнообразие сигнальных структур у вдовушек и бархатных ткачей» (Prager, 2010). Согласно филогенетическому древу, построенному автором на маркёрах митохондриальной и ядерной ДНК, монофилетической является группа бархатных ткачей (*Euplectes* s. str.), но «истинные» вдовушки принадлежат к другой филогенетической ветви (рис. 10). Как можно видеть, наиболее длиннохвостые виды присутствуют в обоих этих подразделениях. По мнению автора работы «Ныне живущие виды происходят от корот-

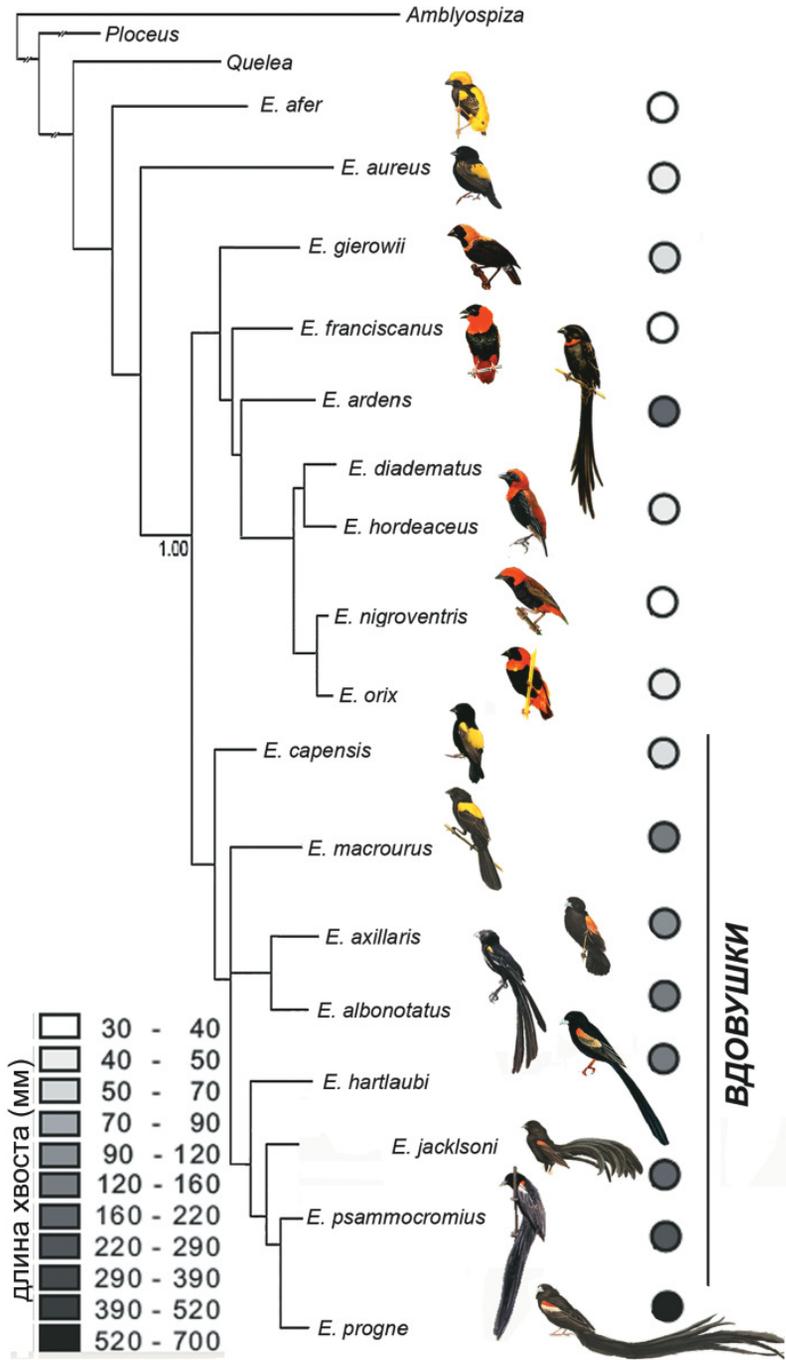


Рис. 10. Филогения африканских ткачиков рода *Euplectes*. По: Prager, 2010.
 Fig. 10. Phylogeny of African weavers of the genus *Euplectes*. After Prager, 2010.

кохвостого предка с жёлтыми сигнальными участками оперения [т.н. «эполеть» на крыльях — *Е.П.*]. Длинный хвост, приобретаемый самцами лишь на время размножения (nuptial tail), и красная окраска эполет формировались в эволюции по крайней мере по одному разу в каждой из двух филогенетических линий, вероятно в качестве *конвергентного ответа на установившийся ранее направленный половой отбор в сторону как можно большей заметности демонстрации самцами своего качества*. Эти результаты находятся в любопытном контрасте с несколькими недавними исследованиями, показавшими лабильность эволюции орнамента у птиц и других животных» (там же: Abstract. Курсив мой — *Е.П.*).

Хочу обратить внимание читателя на несколько любопытных обстоятельств, которые, на мой взгляд, не вполне укладываются в приведённую интерпретацию. Дело в том, что предпочтения самок к самцам с искусственно удлинёнными хвостами показаны не только для трёх видов вдовушек, у которых самцы наиболее длиннохвосты (рис. 10, внизу), но и в отношении сравнительно короткохвостого вида вдовушек *Euplectes axillaris* и даже у *E. ardens*, который относится к кладе типично короткохвостых бархатных ткачей (Pryke, Andersson, 2002, 2008).

Как пишут эти авторы, здесь можно видеть филогенетически исходное (ancestral) предпочтение самок у видов всего этого таксона в отношении самцов с удлинёнными хвостами, вопреки тому обстоятельству, что эти виды лишены полового диморфизма по данному признаку. Объяснение этому можно видеть либо в том, что такая реакция самок унаследована от общего длиннохвостого предка всей группы (а не короткохвостого, как это следует из реконструкции М. Прагер), либо в их свойстве реагировать на соответствующие суперстимулы. По словам самих авторов, интересующее нас явление,

именуемое ими «сдвигом в восприятии» (receiver bias), заставляет самок этих видов позитивно реагировать с большей охотой на незнакомые им ранее признаки самцов (сверхнормальные стимулы), нежели на те, что соответствуют естественному размаху изменчивости сигнала, к которой его приёмник адаптирован генетически, либо на основе предшествующего опыта (Pryke, Andersson, 2008). Здесь эти авторы ссылаются на представления о суперстимулах Н. Тинбергена (Tinbergen, 1954), который видел в явлении некое имманентное свойство восприятия, свойственное в равной мере и бабочке сатиру, и серебристой чайке. Когда птица этого вида предпочитает садиться на яйцо в три раза крупнее обычного, а не на своё собственное, здесь едва ли следует апеллировать к какой-либо специальной форме отбора в качестве эволюционной причины, сформировавшей подобное поведение. Точно так же можно отбросить идею о том, что предпочтения самок ткачиков к самцам с длинными хвостами сформировалось под влиянием полового отбора.

О том, что это возражение не голословно, могут свидетельствовать факты, приведённые в одной из статей Прайк и Андерссона. Она посвящена изучению реакции самок *E. axillaris* (вида, у которых самцы сравнительно короткохвосты) на потенциальных половых партнёров с хвостами, удлинёнными в три раза. Исследователи предварительно оценили естественный размах изменчивости самцов. Как видно из рис. 11а, оказалось, что наиболее длиннохвостые самцы в выборке из 252 особей составляют чуть меньше 15% (Pryke, Andersson, 2002). Из этого, на мой взгляд, с очевидностью следует, что предпочтения самок к длиннохвостым самцам не приводят к сдвигу в соотношении между долями самцов с хвостами разной длины, так что распределение значений остаётся из поколения в поколение

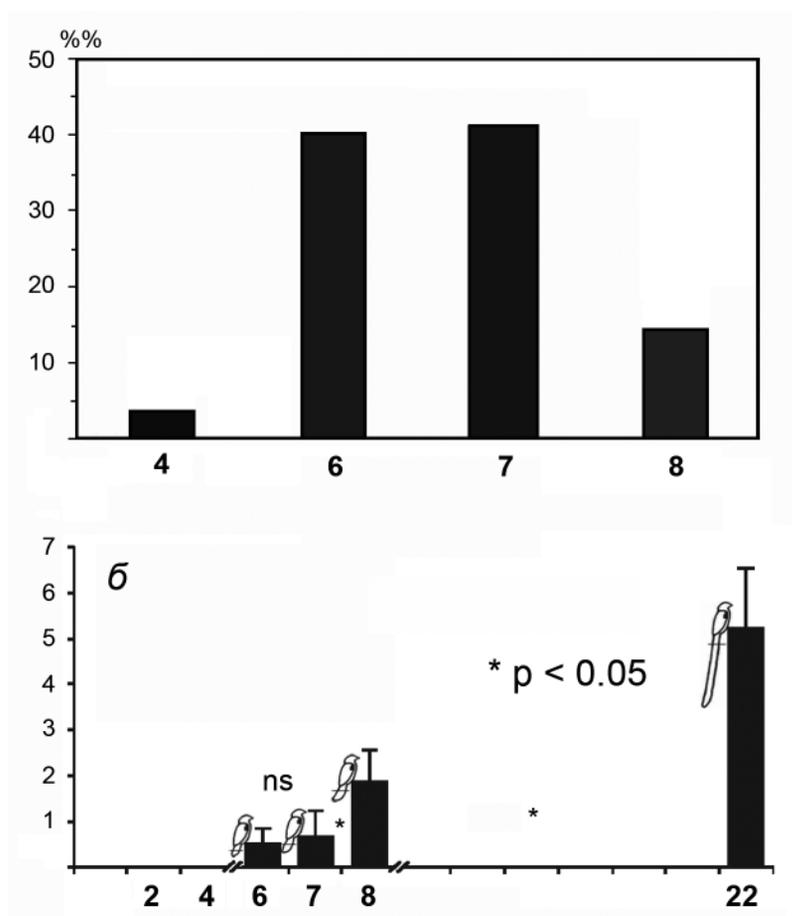


Рис. 11. Значение длины хвоста в брачных взаимоотношениях ткачиков *E. axillaris*: *a* — распределение самцов с разной длиной в естественной популяции; *б* — реакция самок на самцов с естественной и искусственно увеличенной (до 22 см) длиной хвоста. Из: Pryke, Andersson, 2002.

Fig. 11. Significance of males tail length in the *Euplectes axillaris* mating behavior: *a* — distribution of males with different tail length in natural population; *б* — reaction of females upon males with intact and artificially elongated tail (up to 22 cm). From: Pryke, Andersson, 2002.

близким к нормальному¹⁵. Или, другими словами, вопреки мнению авторов статьи, какой-либо очевидный результат действия полового отбора в данной популяции не обнаруживается.

Результат, показанный на рис. 11б, может, в принципе, иметь несколько иную

¹⁵ Это хороший пример так называемого транзитивного полиморфизма (Мейен, 1978, с. 505).

трактовку по сравнению с преподносимой авторами статьи. Мы видим, что самцы с максимальной естественной длиной хвоста (8 см) способны привлечь на свою территорию достоверно больше самок по сравнению с менее длиннохвостыми самцами (6–7 см). Резкое увеличение числа самок на территориях самцов с искусственно удлиненными хвостами может быть результатом своего рода цепной реакции, за-

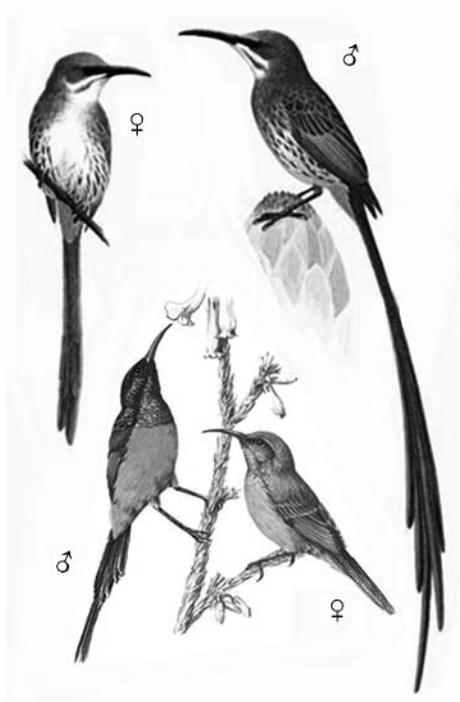


Рис. 12. Внешняя морфология и половой диморфизм у капского сахарного медососа *Promerops cafer* (сем. Promeropidae; сверху) и нектарницы *Antobaphes violacea* (Nectarinidae; внизу). Из: Grégorie et al., 2007. Fig. 12. External morphology and sex dimorphism in the Cape sugarbird *Promerops cafer* (Promeropidae; top) and the Orange-breasted sunbird *Antobaphes violacea* (Nectarinidae; внизу). From: Grégorie et al., 2007.

висящей не столько от длины хвоста обладателя территории, сколько от того, каким здесь было начальное количество самок.

Как показало исследование, проведённое Фридлием и Клюмпом на другом виде ткачиков (*E. orix*) с аналогичной социальной организацией¹⁶, самки распределяются по территориям самцов случайным образом, оказываясь преимущественно на тех из них, где уже есть гнездящиеся самки (Friedl, Klump, 2000). Таким образом, можно до-

¹⁶ У обоих видов самец, занявший территорию, ещё до появления самок строит в её пределах несколько гнёзд (т.н. cock's nests).

пустить, что и в популяции *E. axillaris* при достижении определённого порога численности самок на данной территории процесс их вселения пойдет ускоренно, по принципу положительной обратной связи. Прайк и Андерссон цитируют эту статью, но при пересказе полностью искажают основную идею её авторов. Те буквально пишут, что их исследование *не показало* приверженности самок к территориям с большим числом гнёзд, выстроенных самцами-хозяевами (Friedl, Klump, 2000: Abstract), а в цитировании утверждает, будто распределение самок определяется именно числом таких гнёзд (Pryke, Andersson, 2002, p. 2145).

О неубедительности попыток объяснить структурные особенности оперения птиц действием полового отбора

Чтобы аргументировать мысль, согласно которой эти попытки дают лишь видимость объяснения эволюционных трансформаций, сошлюсь на содержание ещё одной статьи по поводу экстравагантной структуры хвостового оперения птиц. Её недавно опубликовал международный коллектив из пяти орнитологов, которые занимались сравнением строения хвоста у двух неродственных друг другу видов птиц: капского сахарного медососа *Promerops cafer* (Promeropidae) и нектарницы *Antobaphes violacea* (Nectarinidae). У самцов первого вида хвост чрезвычайно длинён, у второго он ступенчатый с сильно удлинёнными средними рулевыми¹⁷ (Grégorie et al., 2007) (рис. 12).

Отлавливая птиц, авторы сравнивали для обоих видов коэффициенты вариации в оперении хвоста («орнаментальные признаки», по их выражению) и других «не орнаментальных» параметров у самцов и

¹⁷ Что вообще свойственно многим видам этого семейства (например, *Nectarinia famosa*, *N. ignicauda*, *N. johnstoni*, *N. gouldae*, *N. phoenicura*, *N. pulchella*, *N. reichenowi*, *N. tacazze*, *N. violacea*).

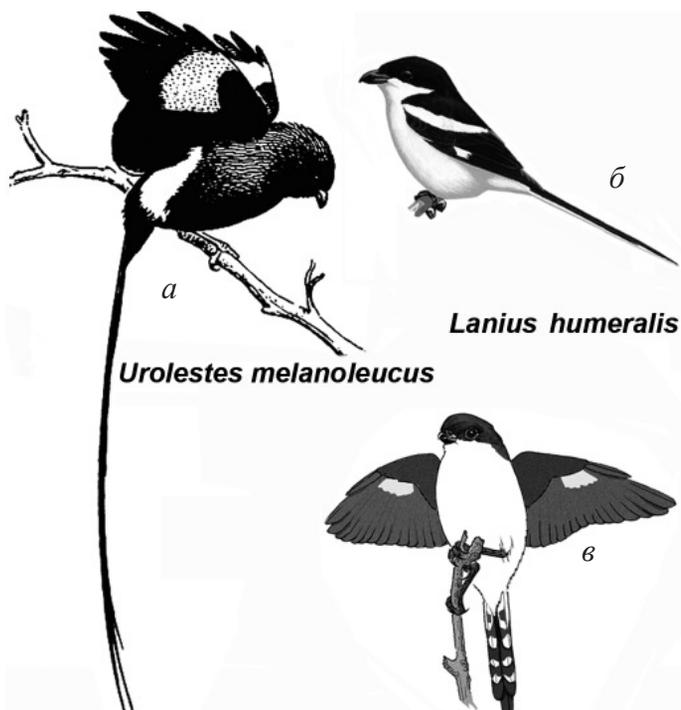


Рис. 13. Различия в структуре хвостового оперения у двух видов семейства Laniidae. *a* — из: Fry et al., 2000; *б* — из: Lefranc, Worfolk, 1997; *в* — по фотографии из: Armstrong, 1947.

Fig. 13. Differences in the rectrices' structure in two species from the family Laniidae. *a* — from: Fry et al., 2000; *б* — from: Lefranc, Worfolk, 1997; *в* — after photograph from Armstrong, 1947.

самок. Оказалось, во-первых, что и там, и тут самцы и самки не различались по коэффициентам вариации признаков второй категории, тогда как орнаментальные признаки в обоих случаях варьировали в гораздо большей степени. Во-вторых, было показано, что изменчивость оперения хвоста была достоверно более высока у капского медососа, нежели у нектарницы. На этом основании сделан вывод, что у капского медососа структура хвоста есть результат полового отбора, тогда как у нектарницы развитие такого рода эксцессивных структур сдерживалось естественным отбором.

Когда, как в данном случае, мы имеем дело с видами, достаточно далёкими друг от друга филогенетически, можно допустить, хотя и с большим трудом, что

их эволюция подчиняется неодинаковым закономерностям общего порядка (каковой считают половой отбор приверженцы этой доктрины). Такая трактовка происходящего выглядит ещё менее правдоподобной, если речь идёт о видах, принадлежащих одному семейству. На рис. 13 показаны два вида семейства Laniidae, характер различий в хвостовом оперении которых даёт полную параллель с тем, что мы видим при сравнении *Promerops cafer* и *Antobaphes violacea*. На мой взгляд, сама постановка вопроса о том, могло ли идти эволюционное становление формы хвоста у *Urolestes melanoleucus* и *Lanius humeralis* в соответствии с разными модулями селекции, выглядит для грамотного биолога чистейшим нонсенсом.

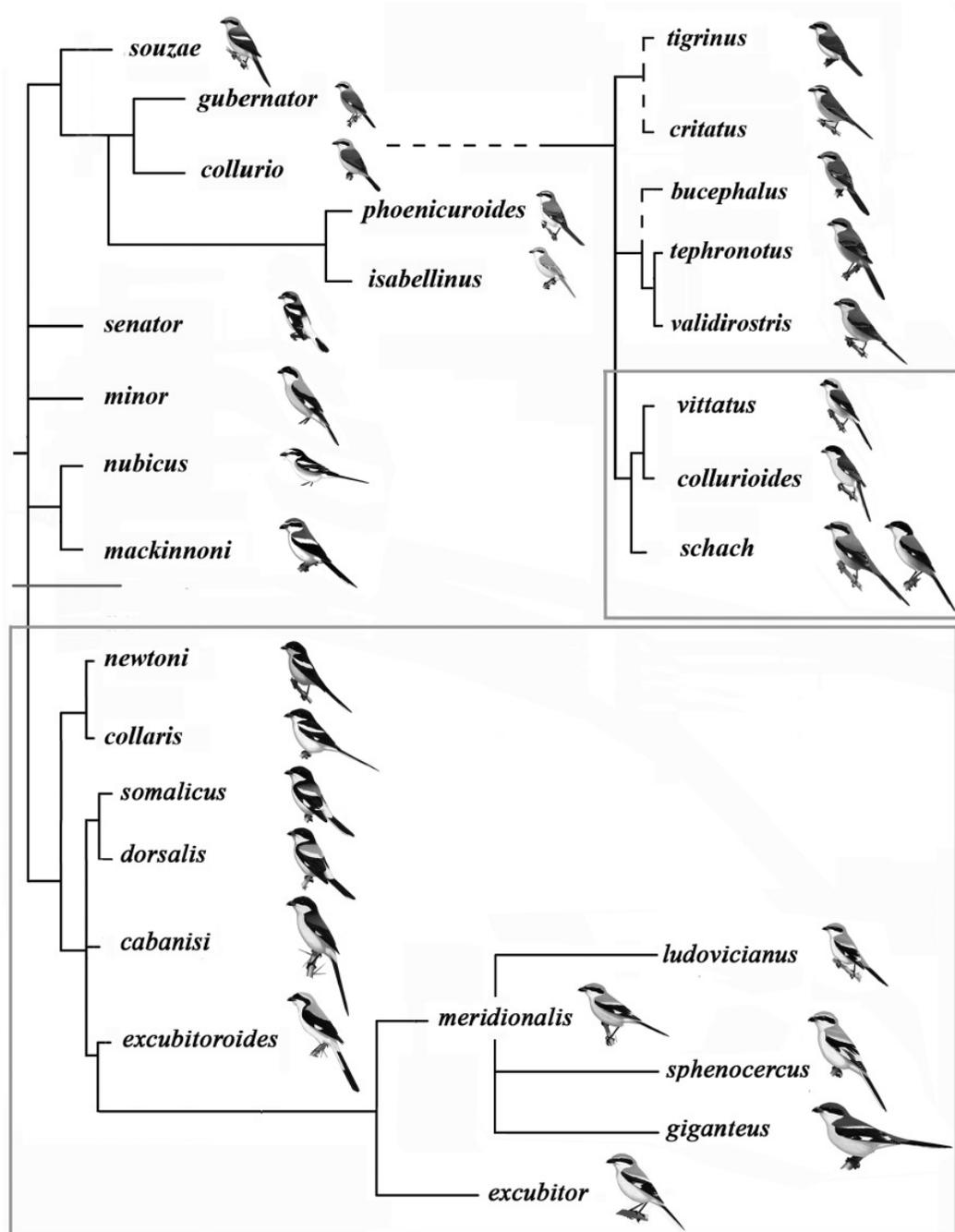


Рис. 14. Межвидовые различия в длине хвоста у настоящих сорокопутов рода *Lanius*. Из: Panov, 2011.

Fig. 14. Interspecific differences in tail length in true shrikes of the genus *Lanius*. From: Panov, 2011.

В роде *Lanius* (настоящие сорокопуты) длиннохвостые виды встречаются во всех его ветвях. Это говорит о том, что потенция к «длиннохвостости» заложена в архетипе этого рода. Однако в наибольшем числе такие виды представлены в двух филумах (рис. 14, обведены рамками). Эту ситуацию можно рационально объяснить тем, что именно в этих группах потенция к удлинению хвоста реализуются наиболее полно в силу неизвестных нам закономерностей морфогенеза. В надвиде *Lanius schach* длина хвоста у разных форм варьирует от 119,5 до 159 мм, отношение длины крыла к длине хвоста — от 0,88 у сравнительно короткохвостой формы до 0,67 у самой длиннохвостой (рис. 15). Было бы крайне нереалистично придумывать свой сценарий эволюции длины хвоста для каждого отдельного случая, ещё и прибегая в этих объяснениях к мифическому половому отбору.

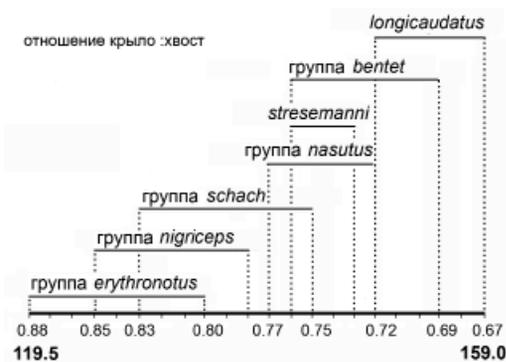


Рис. 15. Географическая изменчивость длины хвоста у длиннохвостого сорокопута *Lanius schach*. Полужирным шрифтом внизу показан разброс средних значений длины хвоста в пределах таксона. По: Dunajewski, 1939.

Fig. 15. Geograpic variation of tail length in Long-tailed shrike *Lanius schach*. Spread of means across taxa is shown in bold. After Dunajewski, 1939.

Литература

- Дарвин Ч. 1896. Происхождение человека и половой подбор. СПб. 586 с.
- Дарвин Ч. 1908. Происхождение человека и половой подбор. Изд. В.И. Губинского. 390 с.
- Завадовский М.М. 1922. Пол и развитие его признаков (к анализу формообразования у животных). Госуд. изд. 296 с.
- Мейен С.В. 1978. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. Т. 39. № 4. С. 495–508.
- Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 306 с.
- Панов Е.Н. 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 423 с.
- Панов Е.Н. 2014. Половой отбор: теория или миф. Полевая зоология против кабинетного знания. М.: Товарищество научных изданий КМК. 412 с.
- Andersson M. 1994. Sexual selection. New Jersey: Princeton Univ. Press. 599 p.
- Burns K.J. 1998 A phylogenetic perspective on the evolution of sexual dichromatism in tanagers (Thraupidae): the role of female versus male plumage // Evolution. Vol. 52. P. 1219–1224.
- Byers J., Hebets E., Podos J. 2010. Female mate choice based upon male motor performance // Animal Behaviour. Vol. 79. No. 4. P. 771–778.
- Darwin Ch. 1871. The descent of man, and selection in relation to sex. London: Murrey.
- Figuerola J., Green A.J. 2000. The evolution of sexual dimorphism in relation to mating patterns, cavity nesting, insularity and sympatry in the Anseriform // Functional Ecology. Vol. 14. P. 701–710.
- Friedl T.W.P., Klump G.M. 2000. Nest and mate choice in the red bishop (*Euplectes orix*): female settlement rules // Behavioral Ecology. Vol. 11. No. 4. P. 378–386.
- Frith C.B. 1976. Displays of the Red Bird-of-Paradise *Paradisaea rubra* and their significance, with a discussion on displays and

- systematics of other Paradisaeidae // *Emu*. Vol. 76. No. 2. P. 69–78.
- Frith C.B., Frith D.W. 1997. Courtship and mating of the King of Saxony Bird of Paradise *Pteridophora alberti* in New Guinea with comment on their taxonomic significance // *Emu*. Vol. 97. No. 3. P. 185–193.
- Frith C.B., Frith D.W. 2009. Family Paradisaeidae (birds-of-paradise) // del Hoyo J., Elliott A., Christie D. (eds.). *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 14. Bush-shrikes to Old World Sparrows. Barcelona: Lynx Edicions. P. 404–459.
- Grégoire A., McFarlane M.L., Faire B., Evans M.R., Cherry M.I. 2007. Patterns of morphological variation in two sexually dimorphic bird species with different tail shapes // *Biological Journal of the Linnean Society*. Vol. 91. P. 437–443.
- Irestedt M., Jönsson K.A., Fjeldså J., Christidis L., Ericson P.G.P. 2009. An unexpectedly long history of sexual selection in birds-of-paradise // *Evol. Biol.* Vol. 9. No. 235. 11 p.
- Irwin R.E. 1994. The evolution of plumage dichromatism in the New-World blackbirds: Social selection on female brightness // *Amer. Nat.* Vol. 144. No. 6. P. 890–907.
- Johnson K.P. 1999. The evolution of bill coloration and plumage dimorphism supports the transference hypothesis in dabbling ducks // *Behav. Ecol.* Vol. 10. No. 1. P. 63–67.
- Hofmann C.M., Cronin T. W., Omland K.N. 2008. Evolution of sexual dichromatism. 1. Convergent losses of elaborate female coloration in New World orioles (*Icterus*) // *The Auk*. Vol. 125. No. 4. P. 778–789.
- Kimball R.T., Ligon J.D. 1999. Evolution of avian plumage dichromatism from a proximate perspective // *Am. Nat.* Vol. 154. P. 182–193.
- Lecroy M. 1981. The genus *Paradisaea*: display and evolution // *Amer. Mus. Novit.* No. 714. P. 1–52.
- Lecroy M., Kulupi A., Peckover W.S. 1980. Goldie's Bird-of-Paradise display, natural history and teraditional relationships of people to the bird // *Wilson Bull.* Vol. 92. No. 3. P. 289–301.
- Lee K., Feinstein J., Cracraft J. 1997. The phylogeny of ratite birds: resolving conflicts between molecular and morphological data sets // D.P. Mindell (ed.). *Avian molecular evolution and systematics*. San Diego, Calif.: Academic Press. P. 173–211.
- 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.* Vol. 149. No. 1. P. 1–95.
- Mayr E., Amadon D. 1951. A classification of recent birds // *Amer. Mus. Novit.* No. 1496. P. 1–42.
- Prager M. 2010. Phylogeny and signal diversity in Widowbirds and Bishops (*Euplectes* spp.). Thesis for the degree of Doctor of Philosophy. University of Gothenburg.
- Prager M., Johansson E.I.A., Andersson S. 2008. A molecular phylogeny of the African widowbirds and bishops, *Euplectes* spp. (Aves: Passeridae: Ploceinae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. Vol. 46. No. 1. P. 290–302.
- Pryke S.R., Andersson S. 2002. A generalized female bias for long tails in a short-tailed widowbird // *Proc. Royal Soc. of London. B: Biol. Sci.* Vol. 269. P. 2141–2146.
- Pryke S.R., Andersson S. 2003. Carotenoid-based epaulettes reveal male competitive ability: experiments with resident and floater red-shouldered widowbirds // *Anim. Behav.* Vol. 66. P. 217–224.
- Pryke S.R., Andersson S. 2005. Experimental evidence for female choice and energetic costs of male tail elongation in red-collared widowbirds // *Biol. J. Linn. Soc.* Vol. 86. P. 35–43.
- Pryke S.R., Andersson S. 2008. Female preferences for long tails constrained by species recognition in short-tailed red bishops // *Behavioral Ecology*. Vol. 19. No. 6. P. 1116–1121.
- Pryke S.R., Andersson S., Lawes M.J. 2001. Sexual selection of multiple handicaps in the red-collared widowbird: female choice of tail

- length but not carotenoid display // *Evolution*. Vol. 44. P. 1452–1463.
- Santos S.I.C.O., Elward B., Lumeij J.T. 2006. Sexual dichromatism in the Blue-fronted Amazon Parrot (*Amazona aestiva*) revealed by multiple-angle spectrometry // *J. Avian Med. Surg.* Vol. 20. No. 1. P. 8–14.
- Scholes E. 2008a. Structure and composition of the courtship phenotype in the bird of paradise *Parotia lawesii* (Aves: Paradisaeidae) // *Zoology*. Vol. 111. P. 260–278.
- Scholes E. 2008b. Evolution of the courtship phenotype in the bird of paradise genus *Parotia* (Aves: Paradisaeidae): homology, phylogeny, and modularity // *Biol. J. Linn. Soc.* Vol. 94. P. 491–504.
- Sibley C.G., Ahlquist J.E. 1990. Phylogeny and classification of birds. New Haven, Conn.: Yale Univ. Press.
- Stavenga D.G., Leertouwer H.L., Marshall N.J., Osorio D. 2011. Dramatic colour changes in a bird of paradise caused by uniquely structured breast feather barbules // *Proc. R. Soc. Ser. B*. Vol. 278. No. 1715. P. 2098–2104.
- Takahashi M., Arita H., Hiragawa-Hasegawa M., Hasegawa T. 2008. Peahens do not prefer peacocks with more elaborate trains // *Anim. Behav.* Vol. 75. P. 209–219.
- Tinbergen N. 1954. The origin and evolution of courtship and thread display // T. Huxley, A.C. Hardy, E.B. Ford (eds.). *Evolution as a process*. London: Allen and Unwin. P. 233–250.
- Wetmore A. 1960. A classification for the birds of the world // *Smithson. Misc. Coll.* Vol. 139. No. 11. P. 1–37.
- Wiens J.J. 2001. Widespread loss of sexually selected traits: how the peacock lost its spots // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 16. No. 9. P. 517–523.
- Witschi E. 1936. Secondary sex characters in birds and their bearing on the theory of evolution // *Scientia* Vol. 60. P. 262–270.

Окрасочные признаки, как маркёры базальных групп певчих воробьиных (Oscines, Passeriformes, Aves)

А.А. Мосалов¹, Е.А. Коблик²

¹ *Московский гос. педагогический университет,
ул. Кибальчича, 6/5, Москва, 129278, Россия*

² *Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ,
ул. Большая Никитская, 2, Москва, 125009, Россия
e-mail: rallus@yandex.ru ; koblik@zmmu.msu.ru*

Настоящее исследование посвящено поиску соответствий современных представлений о родственных связях среди представителей двух сестринских клад Corvides и Passerides с частотами проявления комплекса окрасочных признаков и ряда особенностей структуры оперения, в целом присущих представителям Passeriformes. Сравнительный анализ позволяет оценить специфику указанных базальных групп по значимым критериям, выявить наиболее важные тренды в формировании ансамблей дискретных элементов рисунка и расцветки оперения. Были проанализированы 734 вида клады Corvides и 3668 видов клады Passerides. В процессе исследования не выявлено специфических диагностирующих маркёров окраски оперения только для Corvides, или только для Passerides. При этом значительно различаются частоты проявления ансамблей признаков как расцветки, так и рисунка оперения. К таковым следует отнести выраженность криптических форм рисунка, наличие однотонно-чёрной и чёрно-белой расцветки, а также проявлений эффектов структурной окраски и некоторые другие. Выявлено явление окрасочного параллелизма между отдельными представителями двух сестринских клад Oscines. Приводятся соображения о возможных экологических и филогенетических причинах, объясняющих возникновение различных окрасочных трендов в группах Corvides и Passerides.

Plumage patterns as markers of songbird (Oscines, Passeriformes, Aves) basal groups

A.A. Mosalov¹, E.A. Koblik²

¹ *Moscow Pedagogical State University,
Kibalchicha Str., 6/5, Moscow, 129278, Russia*

² *Zoological museum of Lomonosov Moscow State University, Moscow, Bol'shaya
Nikitskaya Str., 2, Moscow, 125009, Russia*

The study focuses on the analysis of how recent views on phylogenetic relationships of two sister clades Corvides and Passerides correspond with frequencies of occurrence of key plumage color and structure features common to all Passeriformes. A comparison allows to assess specificity of these basal groups according to significant criteria and reveal the most significant trends in formation of ensemble of discrete elements of plumage pattern and coloration. 734 clades of Corvides and 3668 clades of Passerides were analysed. No specific diagnostic markers of plumage patterns were not revealed for Corvides only or for Passerides only. Meanwhile frequencies of occurrence of ensemble of features are differed both for plumage coloration and plumage patterns. Among them there are an expression of cryptic patterns, a presence of solid black or black-and-white colors as well as an occurrence of structural coloration effects and some others. The phenomenon of parallelism in plumage coloration between two Oscines sister clades was found. Possible ecological and phylogenetic reasons for occurrence of different color trends in Corvides and Passerides were suggested.

Всё более широкое использование результатов молекулярно-генетических исследований (в качестве фактологической основы) и кладистической парадигмы (в качестве методологии филогенетических реконструкций) привело к революционному пересмотру представлений систематиков о родственных связях таксонов внутри класса Aves (Ericson et al., 2006; Hackett et al., 2008; Jarvis et al., 2014; Burleigh et al., 2015; Prum et al., 2015, и др.). В последние десятилетия стало очевидным, что «классические» (прежде всего морфологические) критерии, в основном использовавшиеся в таксономических исследованиях XIX–XX вв., не всегда способны учесть многочисленные случаи параллелизмов и конвергенций у птиц и, следовательно, адекватно отразить реальные родственные связи многих таксонов от отрядного до видового ранга. Вместе с тем, бурно развивающиеся «новые методы» в систематике также оказываются явно не свободными от фактических и методологических ошибок, связанных с «болезнями роста» (напр., Зеленков, 2015). Противоречия в таксономических трактовках между «классическими» (напр., Livezey, Zusi, 2006, 2007) и «новыми» методами чаще решаются в пользу последних, что на наш взгляд не всегда оправда-

но, по крайней мере в последних сводках по мировой авифауне (Dickinson, Remsen, 2013; Dickinson, Christidis, 2014; del Hoyo, Collar, 2014, 2016). При взвешенном подходе «классические» методы должны служить независимой системой критериев для выявления ошибок «новых», и наоборот. Вызывающими наибольшее доверие оказываются трактовки, подкреплённые как морфологическими (и другими «классическими») данными, так и результатами генетического анализа и непротиворечивыми филограммами (Коблик, Зеленков, 2015; Редькин и др., 2015).

Сказанное в наибольшей мере относится к отряду воробьеобразных (Passeriformes), состав семейств которого, их родственные связи и порядок следования были в своё время приняты на «договорной основе» (так называемый «Базельский порядок», 1957–1958 гг., и его модификации). Во многом это было следствием анатомической мономорфности представителей отряда и трудностей с построением иерархической системы критериев, маркирующих таксоны от родового до подотрядного ранга. Отход от прежней систематики отряда (Fjeldså, 2013; Dickinson, Christidis, 2014; del Hoyo, Collar, 2016), особенно подотряда певчих (Oscines), представляется в целом оправданным, од-

нако альтернативная система пока выглядит неустоявшейся, подвергается критике (напр., Коблик и др., 2014; Волкова и др., 2015) и явно будет ещё не раз корректироваться. Вместе с тем, на уровне основных базальных групп семейств Oscines новая система вызывает доверие.

В одной из первых альтернативных систем, предложенной Ч. Сибли с соавторами (Sibley et al., 1988; Sibley, Ahlquist, 1990; Sibley, Monroe, 1990), врановые и близкие к ним семейства (парвотряд «Corvida») позиционировались как базальная группа по отношению к более молодым «Passerida», составляющим 4/5 всех Oscines. Биогеографические реконструкции, доказывающие расселение певчих воробьиных из Австралии/Антарктики в Азию и далее по всем материкам

(Ericson et al., 2001, 2014; Ericson, 2012), подкрепляют этот тезис (рис. 1). Для большинства семейств «Corvida» Австралия действительно может рассматриваться в качестве центра разнообразия, чего нельзя сказать о ветвях «Passerida», большинство из которых формировалось в Евразии, а некоторые — в Африке и Новом Свете. Данные новейших генетических исследований разбивают прежних «Corvida» на базальных Oscines (10–11 семейств), не распространённых за пределами Австралии, и собственно Corvida sensu stricto = Corvides, также доминирующих в Нотогее, но широко освоивших и всё Восточное полушарие. В Новый Свет Corvides попали через берингийскую сушу относительно поздно и в ограниченном числе — лишь 3 из 30 семейств: вире-

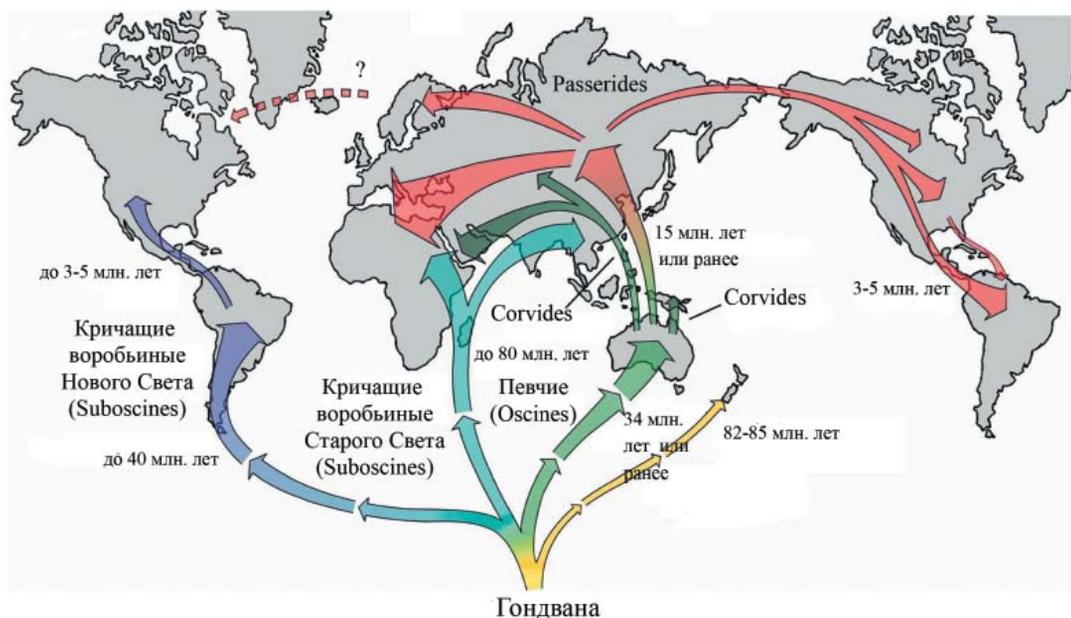


Рис. 1. Предлагаемые пути распространения основных групп воробьеобразных (Passeriformes) из Гондваны на основе филогенетических и биогеографических данных (по Ericson et al., 2001)

Fig. 1. Suggested dispersal routes of major passerine groups (Passeriformes) from Gondwana based on phylogenetic and biogeographic data (after Ericson et al., 2001)

оновые (Vireonidae), врановые (Corvidae), сорокопутовые (Laniidae). В таком узком понимании Corvida (в разных трактовках Corvidae, core Corvoidea, Corvoid Oscines) оказываются для Passerida (Passerides) не базальной группой, а сестринской кладой (рис. 2). Состав и число крупных клад в составе Passerides, насчитывающих около 80 семейств, трактуется противоречиво (Dickinson, Christidis, 2014; Winkler et al., 2015; del Hoyo, Collar, 2016). Обычно обособляют небольшую (8 семейств) группу «базальных Passerida», во-многом схожих с Corvidae и тяготеющих к Австралии. В составе кроновой группы Eurasserii выделяют 4–7 клад, основные из которых — Sylvoidea (славкоподобные), Muscipapoidea (мухоловкоподобные) и

Passeroidea (воробьеподобные). Представители 16 семейств Eurasserii проникают в Западное полушарие (в основном в Северную Америку), а 20 семейств (в основном Passeroidea) эндемичны (или субэндемичны) для Нового Света.

При сравнении Corvidae с Passerides и базальными Oscines обращают на себя внимание многочисленные случаи эколого-морфологических параллелизмов и конвергенций между этими тремя группами певчих воробьиных, которые можно частично объяснить с позиций замещения экологических ниш при географическом викарariate. Шалашники (Ptilonorhynchidae), считавшиеся близкими к райским птицам и врановым (относящимся к Corvidae), оказались в составе базальных семейств Oscines. Гавай-

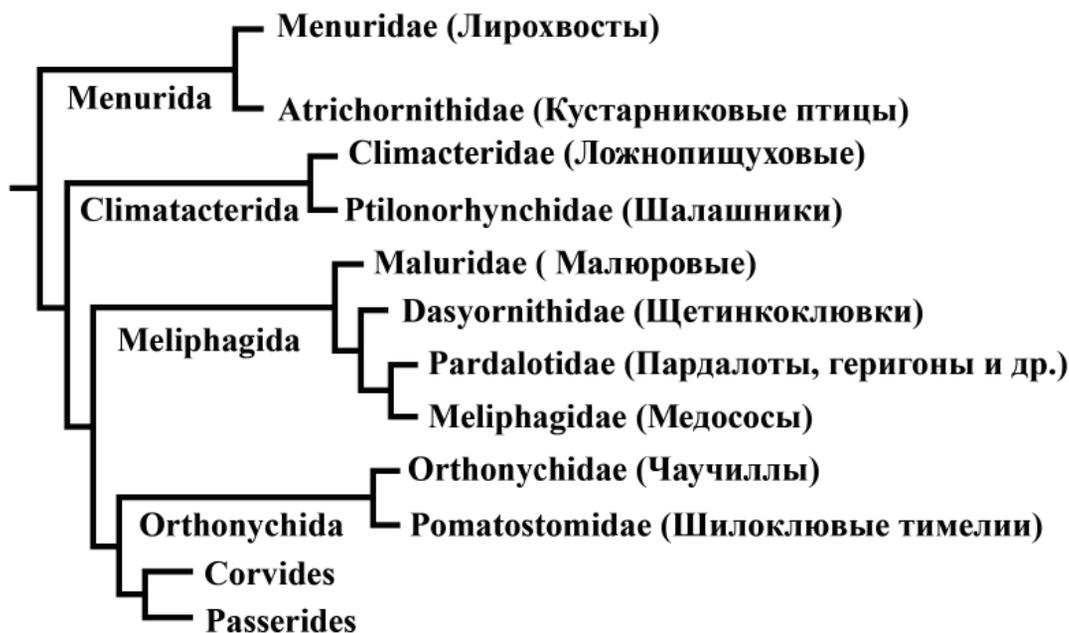


Рис. 2. Реконструкция родственных связей внутри певчих воробьеобразных (Oscines) с указанием семейств базальных Oscines (из Boyd, 2017).

Fig. 2. Reconstruction of relationships within songbirds (Oscines) with “Basal Oscines” families (from Boyd, 2017).

ские медососы мохо и капские медососы выделены в монотипические семейства Mohoidae и Promeropidae (Passerides), далёкие от настоящих медососов Meliphagidae (Basal Oscines). Пример из отечественной фауны — райские мухоловки перемещены в семейство Monarchidae (Corvides), далёкое от Muscicapidae (Passerides). Отметим, что жизненная форма крупной или мелкой «мухоловки» активно «эксплуатируется» представителями множества семейств певчих воробьиных (Mohouidae, Campephagidae, Machaerirhynchidae, Vangidae, Platysteiridae, Rhipiduridae, Dicruridae, Monarchidae, Petroicidae, Stenostiridae, Phylloscopidae, Polioptilidae, Muscicapidae, Hypocoliidae, Ptilonidae и др.), и среди некоторых кричащих воробьиных (Suboscines) Нового Света (семейство Tyrannidae). Лишь ниша специалистов в семеноедении, довольно полно освоенная Passerides (в основном кладой Passeroidea), не реализована среди представителей других базальных групп воробьеобразных, в том числе Corvides.

Настоящее исследование посвящено изучению соответствия современных представлений о родственных связях среди представителей двух сестринских клад — Corvides и Passerides, с частотами проявления комплекса окрасочных признаков, присущих в целом представителям Passeriformes. Такой сравнительный анализ позволяет оценить специфику указанных базальных групп по значимым критериям, выявить наиболее явные тренды в формировании ансамблей дискретных элементов рисунка и расцветки оперения. Важно установить, насколько эта специфика является отражением филогенетических связей, подтверждаются ли филограммы, полученные молекулярными систематиками, вычленяются ли случаи конвергенций и параллелизмов между семействами этих групп, какими экологическими или биогеографическими причинами эти случаи могут объясняться.

Материал и методика

Окраска оперения и других внешних покровов птиц неоднократно становилась предметом внимания систематиков среди прочих таксономических критериев морфологического ряда. Оценивались особенности онтогенеза окраски, детали рисунка и расцветки, другие параметры. В ряде случаев закономерности проявления окраски, как комплекса не-адаптивных признаков, подчинённого в первую очередь половому отбору, а также являющегося важной составляющей механизмов, препятствующих межвидовой гибридизации, оказываются чрезвычайно важными в вычленении действительных и мнимых конвергенций и дивергенций, не «улавливаемых» при анализе адаптивных признаков.

В основу выделения дискретных признаков окраски легли сформулированные авторами теоретические положения и методические подходы анализа рисунка и расцветки (Коблик, Мосалов, 2006), которые были неоднократно апробированы в процессе изучения родственных связей различных таксонов неворобьиных и воробьиных птиц (Коблик, 2001, 2007; Коблик, Мосалов, 2001, 2011, 2016; Мосалов, 2001а,б; Мосалов, Коблик, 2009, и др.). Собственно, сочетание рисунка и расцветки, на наш взгляд, и составляют термин «окраска».

Признаки расцветки представляют собой всё разнообразие цветов, тонов, оттенков, определяемых наличием (или полным отсутствием) в структуре пера пигментов, их концентрацией, состоянием (твёрдые зёрна, раствор в цитоплазме и т.д.), либо морфологическими особенностями бородок пера, отражающих определённые волны видимого светового спектра. Для большинства представителей Passeriformes характерна чисто меланиновая расцветка, у других к меланинам прибавляются пигменты иной природы и/

или структурная расцветка. При этом присутствие ряда цветов, воспринимаемых органами зрения человека, в оперении птиц может быть обусловлено наличием как одного пигмента, так и сочетанием пигментов разной химической природы, например, меланинов и каротиноидов. Поэтому для настоящего исследования были отобраны признаки, чётко диагностируемые без применения специальных химических методов анализа пигментов.

1. Полностью чёрное оперение. Такой тип расцветки обусловлен присутствием в оперении только одного пигмента — гранул эумеланина. При выделении всех признаков расцветки оперения не принималось во внимание наличие у вида окрашенных оголённых участков кожи или яркой окраски клюва.

2. Чёрно-белое оперение. Расцветка, представляющая собой сочетание участков оперения, окрашенных гранулами эумеланина (чёрные) и полностью лишённых пигментации (белые).

3. Наличие частей оперения с выраженным «металлическим отливом», что обусловлено эффектами структурной окраски. Они могут быть следствием преломления света в слоях кератина пера птицы и отражения от гранул эумеланина.

Под рисунком оперения нами принималось распределение различных пигментных пятен по корпусу птицы, их локализация, топография и форма, а также участие тех или иных перьев или партий оперения в формировании этих пятен. Учитывая большую вариабельность рисунка оперения, чем расцветки, именно изучение закономерностей изменчивости рисунка следует считать наиболее плодотворным для таксономических и филогенетических изысканий (Коблик, Мосалов, 2006). В настоящем исследовании мы оценивали проявление у представителей сестринских клад *Corvides* и *Passerides* следующих признаков рисунка оперения:

1. Шапочка (рис. 3). «Шапочкой» мы называем единое цветовое поле, охватывающее лоб, макушку и затылок и в той или иной степени контрастирующее с цветом оперения затылка и боков головы. Она может спускаться до уровня глаз, чаще же отделена от глаза и партий оперения боков головы светлой бровью.

2. Орбитальное кольцо (рис. 3). Довольно часто глаз птицы окаймлён мелкими перьями, образующими светлое кольцо, контрастирующее с уздечкой, заглазничной полосой, щекой и ушными перьями, реже с бровью. Иногда оно может быть неполным — прерванным спереди и сзади тёмной полосой, идущей через глаз. У ряда видов вокруг глаз формируются ярко окрашенные оголённые участки кожи. В данной работе мы учитывали не только присутствие такого признака как орбитальное кольцо (как перьевого, так и кожного), но и наличие радужины глаза, контрастной по отношению к общему фону оперения головы.

3. Маска (рис. 3). Чаще всего так называют окрашенный в тёмный цвет продольно ориентированный участок оперения, маскирующий глаз и включающий бровь, уздечку, щеку и кроющие уха. Маска может быть узкой и не включать нижние отделы щеки и бровь, либо может включать и их.

4. Перевязь (рис. 3). Наиболее часто встречающийся поперечный элемент рисунка. Это контрастная цветовая полоса, идущая поперёк груди или брюха.

5. Манишка (рис. 3). Крупный объединяющий элемент рисунка нижней стороны тела. В классическом варианте это продолжение цветового поля горлового пятна, распространяющееся на оперение зоба. У многих видов она играет ключевую роль в демонстрациях при социальном поведении.

6. Мантия. Наиболее крупный элемент окраски дорсальной стороны тела. В отечественной литературе под мантией понимают общее цветовое поле верха спины,

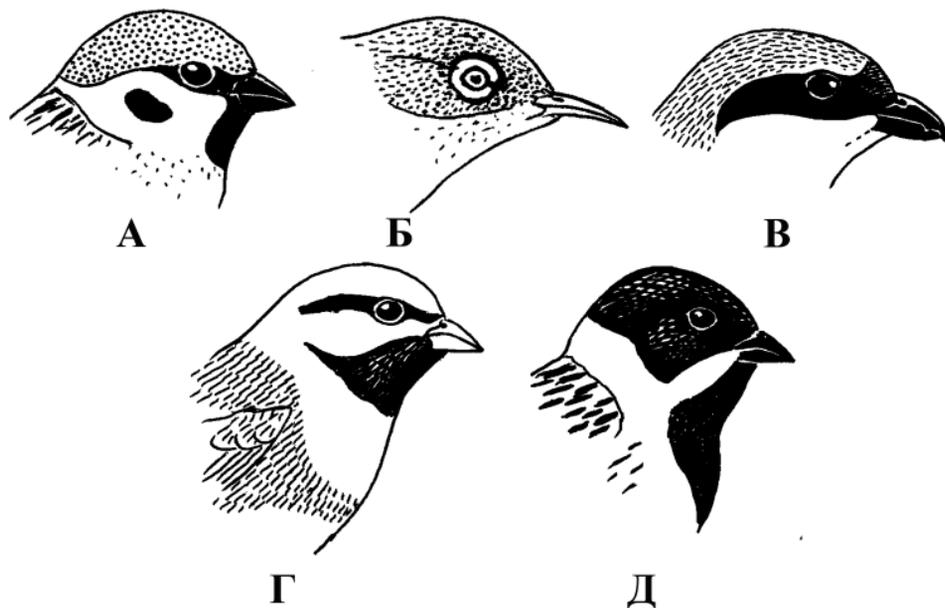


Рис. 3. Типы рисунков в окраске оперения: А — шапочка: полевой воробей (*Passer montanus*), Б — орбитальное кольцо: буробокая белоглазка (*Zosterops erythropleura*); В — маска: голова самца чернолобого сорокопуга (*Lanius minor*); Г — перевязь: самец овсянки Стюарта (*Emberiza stewarti*), Д — манишка: самец камышовой овсянки (*Emberiza schoeniclus*).

Fig. 3. Types of plumage patterns: А — crown: Tree Sparrow (*Passer montanus*), Б — eye-ring: Chestnut-flanked White-eye (*Zosterops erythropleura*); В — eye-stripe: head of male Lesser Grey Shrike (*Lanius minor*); Г — band: male White-capped Bunting (*Emberiza stewarti*), Д — shirt-front: male Reed Bunting (*Emberiza schoeniclus*).

лопаточных партий оперения, а нередко — и кроющих крыльев. Мантия может быть однотонной, или нести рисунок из пестрин разной формы. В последнем случае она выполняет функцию маскирующего элемента окраски и присуща, как правило, наземногнездящимся видам. В настоящем исследовании мы рассматривали сочетание наличия того или иного типа мантии с рисунком на вентральной стороне для характеристики степени развития криптической окраски. Поэтому было выделено два комплексных признака — наличие однотонной мантии и пёстрого низа тела (**условно криптическая окраска**) и наличие

пестрин как на мантии, так и на брюшной стороне (**криптическая окраска**).

Следующая группа признаков не может быть отнесена ни к рисунку, ни к расцветке оперения. Она включает наличие различных украшающих элементов покровов птиц, которые играют важную роль в социальном и брачном поведении. К таковым мы относим **удлинённые перья на голове («хохол»)**, **удлинённые или сильно видоизменённые рулевые перья и перья надхвостья и поясницы**, а также **яркоокрашенную рамфотеку**. Хохла у представителей отряда Passeriformes могут иметь самую разнообразную форму и как правило

присутствуют и у самцов, и у самок. При рассмотрении украшающих перьев хвоста и надхвостья учитывались только те случаи, когда наличие таких перьев служило проявлением полового диморфизма.

Отдельно рассмотрено **проявление полового диморфизма** в окраске оперения и неоперённых покровов. В анализ были включены только признаки, характерные для взрослых птиц. У видов с ярко выраженным половым диморфизмом в окраске оперения рассматривалась только окраска самцов, как наиболее эволюционно продвинутая.

Была проанализирована окраска всех 734 видов клады Corvidae и всех 3668 видов клады Passerides (видовой состав принят по: del Hoyo et al., 1992–2013). Отдельно по тем же самым признакам нами были проанализированы три группы, очень схожих по основным тенденциям формирования признаков окраски оперения, но относящихся к разнымкладам (Corvidae из клады Corvidae; Sturnidae и Icteridae из клады Passerides).

Результаты анализа наиболее значимых признаков окраски и некоторых других элементов оперения приведены в таблице (табл.). Следует помнить, что по числу видов Passerides в 5 раз превосходят Corvidae (а по числу семейств — более чем в 2,5 раза). Поэтому процентные соотношения показывают более наглядную картину представленности признаков, чем абсолютные цифры. Заметим также, что обе группы достаточно многочисленны, чтобы эти процентные соотношения были репрезентативными.

Результаты и их обсуждение

Выраженность полового диморфизма в окраске оперения и «украшающих» партей оперения

Развитый половой диморфизм, как правило, свидетельствует о наличии брачных ритуалов с визуальными эф-

фектами, в которых ведущую роль играют самцы, а самки осуществляют выбор оптимального полового партнёра среди нескольких конкурентов (Borgia, 1986; Beehler, 1989, и др.). По выраженности полового диморфизма в окраске проанализированные группы различаются несущественно — чуть более трети всех видов у Passerides, и немного менее трети — у Corvidae. Отметим, что у мономорфных представителей Corvidae самки обычно имеют продвинутую окраску «самцового типа», тогда как у мономорфных Passerides самцы, наоборот, чаще окрашены как самки. Вместе с тем наличие украшающих перьевых элементов разнится у рассматриваемых групп очень сильно. Число видов, самцы которых, в противоположность самкам, имеют украшающие перья, выше у Corvidae более чем в 3 раза! Интересно, что наличие или отсутствие другого элемента оперения — хохла — у воробьиных птиц не связано с половым диморфизмом (хотя, как правило, у самцов хохол выше и заметнее, чем у самок). По этому признаку Corvidae превосходят Passerides в те же 3 раза! Можно утверждать, что при немного меньшей степени представленности полового диморфизма, члены группы Corvidae намного более, чем Passerides, «склонны» к возникновению украшающих перьевых структур, связанных с брачным поведением как напрямую (значимый элемент наряда самца), так и косвенно (есть у обоих полов, но у самца порой более выражен).

Проявление признаков криптической окраски

Наличие диффузных пестрин по всему корпусу (как в окраске мантии, так и на нижней стороне тела) мы расцениваем как анцестральный вариант рисунка оперения. Он выполняет, прежде всего, криптическую функцию и обычно лучше развит у

Таблица. Значимые признаки окраски и элементы оперения базальных групп и некоторых семейств Oscines
Table. Significant features of coloration and plumage elements of basal groups and some families of Oscines

Признак / Pattern	Corvides N of species, (%)	Passerides N of species, (%)	Corvidae N of species, (%)	Sturnidae N of species, (%)	Icteridae N of species, (%)
Общее число проанализированных видов / Total number of analyzed species (del Hoyo et al., 1992–2013)	734 (100)	3668 (100)	123 (100)	112 (100)	111 (100)
Выражен половой диморфизм в окраске / Sexual dimorphism in color is developed	173 (23,57)	1260 (34,35)	0 (0)	29 (25,89)	55 (49,55)
При половом диморфизме — украшающие перья у самцов / In the presence of sexual dimorphism, decore feathers in males developed	29 (3,95)	42 (1,14)	0 (0)	0 (0)	6 (5,41)
Криптическая окраска (пестрины на верхней и нижней стороне тела) / Cryptic coloration (stripes on the upper and lower side)	5 (0,68)	320 (8,72)	2 (1,63)	2 (1,78)	7 (6,31)
Условно криптическая окраска (однотонный верх и пестрый низ) / Perhaps cryptic coloration (uniform top and striped down)	15 (2,04)	121 (3,29)	0 (0)	3 (2,67)	0 (0)
Полностью чёрная окраска оперения / Fully black plumage	91 (12,39)	99 (2,69)	40 (32,52)	35 (31,25)	32 (28,82)
Элементы структурной окраски (с металлическим блеском) / Elements of structural color (with metallic shine)	347 (47,27)	751 (20,47)	67 (54,47)	82 (73,21)	69 (62,16)
Окраска оперения чёрно-белая / Black-and-white coloring plumage	98 (13,35)	108 (2,94)	11 (8,94)	23 (20,53)	0 (0)
Выражен хохол / Crest is developed	38 (5,18)	65 (1,78)	13 (10,56)	8 (7,14)	7 (6,31)
Выражена маска / Mask is developed	87 (11,85)	113 (3,08)	15 (12,19)	6 (5,36)	4 (3,60)
Яркий клюв контрастирует с оперением / Bright bill contrasts with plumage	98 (13,35)	189 (5,15)	15 (12,19)	38 (33,93)	24 (21,62)
Радужина и/или орбитальное кольцо контрастируют с оперением / The iris and/or orbital ring contrast with plumage	160 (21,79)	340 (9,27)	34 (27,64)	65 (58,03)	28 (25,22)

молодых особей и самок, а у взрослых самцов замещён более продвинутыми вариантами. Такой вариант в значительно большей мере (в 13 раз!) присущ представителям Passerides. Значительно меньше разница (на треть) между Passerides и Corvides в степени представленности несколько более продвинутого варианта рисунка — с однотонным верхом и пёстрым низом. В целом мы ожидали обнаружить разницу в выраженности криптических элементов окраски, с учётом того, что в кладях Passeres значительное число семейств имеет развитую систему звуковой коммуникации, включая территориальные и брачные демонстрации. При этом вокализация играет роль дистантной демонстрации, направленной как на привлечение самки, так и на маркировку границ участка. На долю собственно рекламирования с использованием цветности оперения остаются близкие взаимодействия, во время которых нет необходимости преодолевать визуальную плотность среды обитания. Вероятно, у представителей воробьиных, использующих это направление развития социальных систем, одновременно происходит переключение оценки кондиций самца самкой с анализа качества оперения (что свидетельствует о репродуктивном потенциале особи; Кистяковский, 1958; Borgia, 1986, и др.) на ценностные характеристики территории или предлагаемого места для гнездования. Таким образом, исчезает необходимость отказываться от полезной криптической окраски ради продвинутых (и энергоёмких) вариантов рисунка и расцветки, диктуемых визуальным половым отбором или групповым поведением, основанным на визуализации соседних особей. Напротив, среди Corvides сложная вокальная коммуникация менее распространена. Для многих представителей этой клады известны разнообразные, зачастую групповые, визуальные демонстрации (например, для райских птиц, Paradisaeidae). Вероятно, не-

которое значение имеет и относительный размер птицы. Более крупные формы в большей степени используют визуальную коммуникацию, вне зависимости от стадий обитания, мелкие же ориентируются на звуковую коммуникацию, которая позволяет им расширить свои рекламные возможности. Ещё одной причиной превалирования признаков криптической окраски у представителей клад Passeres следует считать то, что подавляющее большинство наземногнездящихся воробьеобразных являются представителями именно этой группы.

Проявление признаков расцветки и рисунка оперения

Возникновение на месте мелкого диффузного рисунка крупных контрастных цветовых пластронов, «масок», «капошонов», «шапочек», «манишек», «перевязей» и т.п., тенденция к объединению рисунка в насыщенное по цвету (вплоть до чёрного, но не тусклое) однотонное поле, структурная расцветка с металлическим блеском — дальнейшие, продвинутые стадии эволюции окраски оперения. Не выявлено существенных отличий в присутствии в окраске оперения Corvides и Passerides таких признаков рисунка оперения как шапочка, перевязь и манишка. Но по целому ряду других выделенных признаков Corvides превосходят Passerides в 3,5–4,5 раза, лишь по выраженности структурной окраски — немногим больше, чем в 2 раза. Но при этом структурная окраска представлена среди Corvides необычайно широко — почти у половины видового состава, тогда как среди Passerides — лишь у пятой части. Контрасты оперения головы с неоперёнными частями — клювом, глазами, веками/орбитальными кольцами — обеспечивают эффективную сигнальную систему при брачных и групповых контактах и вписываются в ту же тенденцию эволюции окраски. По этим контрастам

Corvides также превосходят Passerides более чем в 2 раза.

Как и в случае с криптической окраской, показательны расхождения между частотами проявления у представителей клад Corvides и Passerides некоторых признаков рисунка оперения, которые могут быть объяснены особенностями реализуемых видами экологических стратегий. Так у Corvides более чем в три раза чаще, чем у Passerides, встречается такой элемент рисунка оперения как маска. Она характерна для представителей Monarchidae, Campephagidae, Malaconotidae и некоторых других семейств. Присуща она и практически всем видам сорокопутов (Laniidae), занимающим нишу маленьких активных хищников, которые охотятся на довольно крупную добычу, используя для её умерщвления клюв. Это своеобразные аналоги некоторых ястребообразных и соколообразных, близких по размерному классу к воробьеобразным и имеющих сходный по форме и функциям дополнительный зубец близ вершины клюва. Учитывая наличие похожей маски у самых мелких дневных хищников (карликовые соколы *Microhierax*, зубчатоклювые коршуны *Gampsonyx* и др.), тёмную полосу, маскирующую глаз, следует расценивать как окрасочный признак, связанный с таким типом кормодобывания.

Особый интерес представляют случаи проявления тождественных или почти тождественных окрасочных паттернов, которые независимо возникают у представителей разных клад Passeriformes. При сравнении Corvides и Passerides можно выявить ряд таких видовых ансамблей (рис. 4). Одним из них является комплекс, образованный представителями семейств Campephagidae из Corvides и видами семейств Ploceidae и Icteridae. У самцов этих видов формируется однотонная чёрная окраска оперения всего тела с характерными жёлтыми или красными паттернами на сгибах крыльев («эполеты»). Дру-

гим примером такого совпадения окрасок могут быть некоторые виды Mimidae (Passerides), в частности кошачий пересмешник (*Dumetella carolinensis*), и горный воронец (*Coracina analis*) (Corvides). Стоит упомянуть появление так называемого «ястребиного» типа окраски, который встречается как среди Corvides (Campephagidae, Laniidae), так и среди Passerides (Sylviidae, Cisticolidae и некоторые другие), появление «синичьего» типа у собственно синиц (Paridae, Passerides) и синичьего фруктоёда (*Oreocharis arfaki*, Paramythiidae, Corvides). Список видов со сходными паттернами окраски может быть продолжен. Причины появления таких сходств, а в некоторых случаях и тождеств, может быть несколько. Так как вышеперечисленные виды и группы видов обладают продвинутыми окрасочными комплексами, которые не могут быть отнесены к анцестральным элементам, то было бы неверно полагать, что это проявление неких архетипичных паттернов окраски оперения, которые могли быть исходными для предковых форм. Напротив, наиболее вероятным видится формирование сходных элементов окраски в условиях сходства различных физических параметров среды обитания. Особенно это заметно на группах лесных видов, которые приурочены к разным вертикальным древесным ярусам. Причины, вероятно, кроются как в образовании сходных криптических расчленяющих признаков, позволяющих лучше маскироваться на местности, так и в возникновении ярких сигнальных элементов, направленных на преодоление информационного сопротивления среды и используемых в различных социальных демонстрациях. Также следуют учитывать, что сходные признаки проявляются у птиц, относящихся к одной размерной категории.

Среди Passerides есть два семейства, представители которых конвергент-

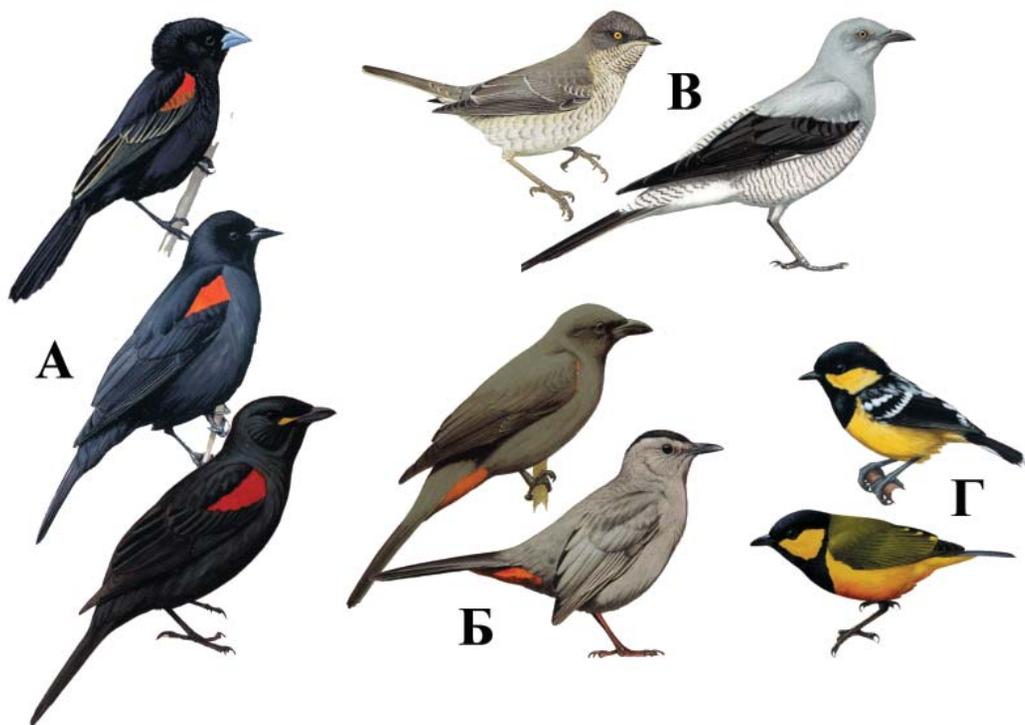


Рис. 4. Параллелизмы в окраске оперения представителей кланды Corvides и Passerides.

А. «Красные эпюлетты» (сверху вниз): ткачики и трупялы (Ploceidae и Icteridae, Passerides) и личинкоеды (Campephagidae, Corvides)

Б. «Тип кошачьего пересмешника» (сверху вниз): личинкоеды (Campephagidae, Corvides) и пересмешники (Mimidae, Passerides)

В. «Ястребиный тип» (слева направо): славковые (Sylviidae, Passerides) и личинкоеды (Campephagidae, Corvides)

Г. «Синичий тип» (сверху вниз): синицы (Paridae, Passerides) и фруктоеды (Paramythiidae, Corvides)

Fig. 4. Parallelisms in plumage coloration in Corvides and Passerides clades.

А. «Red epaulettes» (top to down): Weavers and Icterids (Ploceidae and Icteridae, Passerides) and Cuckooshrikes (Campephagidae, Corvides)

Б. «Catbird type» (top to down): Cuckooshrikes (Campephagidae, Corvides) and Mimids (Mimidae, Passerides)

В. «Sparrowhawk type» (left to right): Sylviidae warblers (Sylviidae, Passerides) and Cuckooshrikes (Campephagidae, Corvides)

Г. «Tit type» (top to down): Tits (Paridae, Passerides) and Painted Berrypeckers (Paramythiidae, Corvides)

но наиболее похожи на представителей Corvides и занимают во многом сходные экологические ниши. В Старом Свете это скворцовые (Sturnidae) из кланды

Muscicapoidea, в Новом Свете — трупяловоы (Icteridae) из кланды Passeroidea. Среди скворцов крупные майны, блестящие скворцы и аплонисы необычайно

напоминают врановых, райских птиц и иволг. А трупиялов и касиков не зря порой называют «американскими иволгами», «американскими скворцами». Именно эти два семейства мы решили отдельно сравнить по тем же выбранным признакам с семейством примерно равного объёма из состава Corvidae — собственно врановыми (Corvidae) (табл.).

Половой диморфизм в окраске присутствует у половины видов трупиялов, четверти видов скворцов, у врановых же отсутствует вовсе. Украшающие перья в наряде самцов развиты только у 6 из 111 видов трупиялов и отсутствуют у скворцов и врановых. По наличию хохла все три семейства оказались примерно в равном положении, с незначительным перевесом в пользу врановых. Варианты криптической окраски с пестринами по всему корпусу или только снизу очень слабо представлены во всех трёх группах (в наименьшей степени — у врановых). Полностью чёрное оперение характерно в почти равной степени — от 29% (трупиялы) до 32,5% (врановые). А вот пегая чёрно-белая окраска в два раза более характерна для скворцов, чем для врановых, и отсутствует у трупиялов. «Чемпионами» по структурной окраске тоже стали скворцы (почти три четверти семейства), наименьший результат (немного более половины) — у врановых, трупиялы заняли промежуточную позицию. Маска, как элемент окраски, выражена у 15 видов врановых, у 6 — скворцов и у 4 — трупиялов. Яркие радужина и орбитальное кольцо наиболее характерны для скворцов (58%) и гораздо менее — для трупиялов (25%) и врановых (28%). Контраст клюва и оперения головы отмечен для трети видов скворцов, пятой части трупиялов и незначительного числа врановых. Из анализа видно, что по признакам окраски и элементам оперения нельзя провести чётких границ между этими тремя семействами, они образуют континуум по

большинству параметров, чуть более других оказались обособлены не врановые, а скворцы. Единственное принципиальное различие между семействами — серьёзные расхождения в степени присутствия полового диморфизма.

Заключение

Анализ соотношения продвинутых и анцестральных признаков в окраске и элементах оперения базальных групп Oscines позволяет сделать вывод о том, что в жизни представителей Corvidae в целом более заметную роль играют визуальные контакты с особями своего вида, чем в жизни представителей Passerides в целом. Возможно, более важной сферой визуализации у Corvidae является групповое, а не брачное поведение, иначе мы могли бы ожидать среди них более высокий процент полового диморфизма, чем у Passerides (а на самом деле он немного ниже).

Нарисованная выше картина специфики базальных групп Oscines, конечно, сделана «широкими мазками». Мы не нашли ни одного значимого окрасочного маркера, который встречался бы только у одной группы и полностью отсутствовал у другой. Только комплекс признаков в определённых соотношениях маркирует каждую из двух этих крупных таксономических групп.

Мы отдаём себе отчёт в том, что выявлять специфику столь обширных групп воробьиных птиц — всё равно, что устанавливать «среднюю температуру по больнице». Совершенно очевидно, что на статистику по Passerides оказывают влияние семейства, многочисленные представители которых обладают преимущественно скромной криптической окраской и предпочитают использование вокализации в качестве главного коммуникативного канала. Таковы славки, пеночки, камышевки, сверчки, цисти-

колы, крапивники, пищухи, большинство жаворонков, тимелий, бюльбюлей, пересмешников и др. Среди *Corvides* семейства с подобными характеристиками (например, вироновые) представляют исключение. Но среди *Passerides* мы находим достаточное число семейств и родов, представители которых по окрасочным признакам сближаются с семействами *Corvides*. Это, например, почти все семейства «Basal Passerida», что не удивительно, учитывая их близость к предкам *Corvides* и общее с ними австралазийское происхождение. В данном случае сходство можно квалифицировать как параллелизм. С другой стороны, схожи с *Corvides* по целому ряду окрасочных характеристик представители весьма эволюционно продвинутых семейств

конусоклювых воробьиных и близких к ним групп из клады *Passeroidea* — ирены, листовки, ткачики, астрильды, вдовушки, вьюрковые, овсянки, танагры, кардиналы. Стоит отметить, что более половины этих семейств эволюционировало в Новом Свете, куда представители *Corvides* расселились поздно и не образовали здесь заметного таксономического и экологического разнообразия. Возможно, в Америке мы имеем дело с неким подобием «окрасочного викариата» *Corvides*, образованного далёкими от них экологически и филогенетически группами *Passerides*. Наибольшее конвергентное сходство с семействами *Corvides* по всему комплексу признаков окраски (а также морфологии и экологии) имеют трупиаловые и скворцы.

Литература

- Волкова Н.В., Рамадзе Д.Т., Зеленков Н.В., Коблик Е.А. 2015. Ранняя эволюция отряда воробьеобразных (*Passeriformes*): конфликт молекулярных методов и палеонтологической летописи // XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии (Алматы, 18–24 августа 2015 г.). Т. 1. Тезисы. С. 111–113.
- Зеленков Н.В. 2015. Методы филогенетики и эволюционной биологии: достижения и ограничения // XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии (Алматы, 18–24 августа 2015 г.). Т. 2. Труды. С. 138–164.
- Кистяковский А.Б. 1958. Половой отбор и видовые опознавательные признаки у птиц. Киев: Изд. КГУ. 200 с.
- Коблик Е.А. 2001. Направления эволюции рисунка оперения певчих воробьиных // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы международной конференции (XI орнитологическая конференция). Казань: Матбугат Йорты. С. 299–300.
- Коблик Е.А. 2007. Таксономическая ревизия рода *Emberiza* L. (*Emberizidae*, *Aves*) (комментарии к Списку птиц Российской Федерации) // Орнитология. Вып. 34 (2). С. 141–163.
- Коблик Е.А., Волков С.В., Мосалов А.А. 2014. Современные взгляды на систему Воробьеобразных (*Passeriformes*): спорные решения и «узкие места» // Зоол. журн. Т. 93. № 10. С. 1186–1198.
- Коблик Е.А., Зеленков Н.В. 2015. Что происходит с макросистематикой птиц? Четверть века после системы Сибли // XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии (Алматы, 18–24 августа 2015 г.). Т. 2. Труды. С. 74–103.
- Коблик Е.А., Мосалов А.А. 2001. Закономерности эволюции окраски птиц и подходы к их изучению // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы международной конференции (XI орнитологическая конференция). Казань: Матбугат Йорты. С. 297–299.

- Коблик Е.А., Мосалов А.А. 2006. Окраска оперения птиц: типологизация и эволюция // Зоол. журн. Т. 85. № 3. С. 266–282.
- Коблик Е.А., Мосалов А.А. 2011. Окраска представителей космополитических таксонов гусеобразных: поиск эволюционно-географических трендов // Гусеобразные Северной Евразии: география, динамика и управление популяциями. Международная конференция (Элиста, 2011). Тезисы. С. 41.
- Коблик Е.А., Мосалов А.А. 2016. Особенности окраски луней и канюков и внутриродовая систематика этих групп: поиск соответствий // Хищные птицы Северной Евразии. Проблемы и адаптации в современных условиях. Ростов-на-Дону: Изд. Южного федерального ун-та. С. 43–58.
- Мосалов А.А. 2001а. Эволюция и роль в поведении птиц рисунка оперения // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы международной конференции (XI орнитологическая конференция). Казань: Матбугат Йорты. С. 443–444.
- Мосалов А.А. 2001б. Окраска оперения врановых в связи с их географическим распространением, биотопическими предпочтениями и особенностями поведения // Врановые в антропогенном ландшафте. Вып. 4. Липецк: ЛГПУ. С. 50–63.
- Мосалов А.А., Коблик Е.А. 2009. Эколого-географические тренды окраски оперения хищных птиц (Aves: Falconiformes) как отражение их эволюционной биогеографии // Эволюция и систематика: Ламарк и Дарвин в современных исследованиях. Труды Зоологического музея МГУ. Т. 50. С. 299–322.
- Редькин Я.А., Архипов В.Ю., Волков С.В., Мосалов А.А., Коблик Е.А. 2015. Вид или не вид? Спорные таксономические трактовки птиц Северной Евразии // XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии (Алматы, 18–24 августа 2015 г.). Т. 2. Труды. С. 104–138.
- Beehler V.M. 1989. The Birds of Paradise // Scientific American. Vol. 261. P. 116–123.
- Borgia G. 1986. Sexual selection in bowerbirds // Scientific American. Vol. 254. P. 92–98.
- Boyd J.H. 2017. Taxonomy in Flux Checklist: Version 3.08. <http://jboyd.net/Taxo/>
- 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. No. 84. P. 53–63.
- del Hoyo J., Collar N.J. (eds.) 2014. HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. Vol. 1 Non-passerines. Lynx Editions, Barcelona. 903 p.
- del Hoyo J., Collar N.J. (eds.) 2014. HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. Vol. 2 Passerines. Lynx Editions, Barcelona. 1013 p.
- del Hoyo J., Elliott F., Sargatal J., Christie D.A. (Eds.) 1992–2013. Handbook of the Birds of the World. Vol. 1–17. Lynx Editions, Barcelona.
- Dickinson E.C., Christidis L. (eds.) 2014. The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 4th. Edition, Vol. 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, Vol. 1. Eastbourne, UK. 461 p.
- Ericson P.G.P., Christidis L., Cooper A., Irestedt M., Jackson J., Johansson U.S., Norman J.A. 2001. A Gondwanan origin of passerine birds supported by DNA sequences of the endemic New Zealand wrens // Proceedings: Biological Sciences. Vol. 269. No. 1488. P. 235–241.
- Ericson P.G.P. 2012. Evolution of terrestrial birds in three continents: biogeography and parallel radiations // J. Biogeogr. Vol. 39. No. 5. P. 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. Lett. Vol. 2. No. 4. P. 543–547.
- Ericson P.G.P., Klopstein S., Irestedt M., Nguyen J.M.T., Nylander J.A.A. 2014. Dating

- the diversification of the major lineages of Passeriformes (Aves) // *BMC Evolutionary Biology*. Vol. 14. No. 8. doi: 10.1186/1471-2148-14-8.
- Fjeldså J. 2013. Avian classification in flux // *Handbook of the Birds of the World. Special vol.: New Species and Global Index*. Lynx Editions, Barcelona. P. 77–146.
- 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., Yuri T. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history // *Science*. Vol. 320. No. 5884. P. 1763–1768.
- Jarvis E.J., Mirarab S., Aberer A.J., Li B., Houde P., et al. 2014. Wholegenome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds // *Science*. Vol. 346. No. 6215. P. 1320–1331.
- 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.* No. 37. P. 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.* Vol. 149. No. 1. P. 1–95.
- Prum R.O., Berv J.S., Dornburg A., Field D.J., Townsend J.P., Lemmon E.M., Lemmon A.R. 2015. A comprehensive phylogeny of Birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing // *Nature*. No. 15697. doi. P. 10.1038
- Sibley Ch.G., Ahlquist J.E., Monroe B.L. 1988. A classification of birds of the World based on DNA-DNA hybridization studies // *Auk*. Vol. 105. No. 3. P. 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.
- Winkler D.W., Billerman S.M., Lovette I.J. 2015. Bird Families of the World: An Invitation to the Spectacular Diversity of Birds. Lynx Editions, Barcelona. 599 p.

Копетдагский ополовник *Aegithalos caudatus rustamovi* subsp. nova

Я.А. Редькин¹, О.А. Лукьянчук²

¹ Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ имени М.В. Ломоносова,
ул. Большая Никитская, 2, Москва, 125009, Россия
e-mail: yardo@mail.ru

² Биологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова,
Ленинские горы, 1/12, Москва, 119234, Россия
e-mail: neun.welle@gmail.com

Ареал ополовника в Копетдаге на границе Ирана и Туркменистана изолирован от гор Северного Ирана, занятого *Ae. c. alpinus*. Нами были изучены окрасочные и размерные признаки 5 особей из Копетдага и 20 экземпляров формы *Ae. c. alpinus*, выявленные отличия позволили описать новый подвид из Копетдага — *Aegithalos caudatus rustamovi* Redkin et Lukyanchuk subsp. nova. Он отличается от *Ae. c. alpinus* более светлой — чисто-серой (Medium Neutral Gray, с. 84) окраской спины, более узкими чёрными полосками по бокам головы, светлой, беловатой окраской подбородка, кроющих уха и боков шеи. а также меньшим тёмным пятном на горле. От *Ae. c. tephronotus* и *Ae. c. passekii* копетдагский подвид отличается более тёмной окраской спины и более насыщенной окраской осветлённых перьев лба, темени и живота. Новый подвид назван в честь выдающегося зоолога и деятеля охраны природы Анвера Кеюшевича Рустамова (1917–2005), внесшего огромный вклад в изучение авифауны Туркменистана и других регионов Средней Азии.

The Kopetdagh Long-tailed Tit *Aegithalos caudatus rustamovi* subsp. nova

Ya.A. Red'kin¹ O.A. Lukyanchuk²

¹ Zoological museum, Lomonosov Moscow State University,
Bol'shaya Nikitskaya Str., 2, Moscow, 125009, Russia
e-mail: yardo@mail.ru

² Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University,
Leninskie Gory, 1/12, Moscow, 119899, Russia
e-mail: neun.welle@gmail.com

The range of Long-tailed Tit on the Kopetdag ridge on the border of Iran and Turkmenistan is isolated from the territory of the northern Iran which occupied by the subspecies *Ae. c. alpinus*. We have compared the coloration of 5 specimens from the Kopetdag with 20 specimens of *Ae. c. alpinus* and found a number of differences. Thus, we describe a new subspecies from the Kopetdag, *Aegithalos caudatus rustamovi* Redkin et Lukyanchuk subsp. nova is distinguished from *Ae. c. alpinus* by a lighter, purer-gray (Medium Neutral Gray, c. 84) back color, narrower black stripes on the sides of the head, light-whitish coloring of the chin, ear-coverts and sides of the neck, and also by smaller dark spot on the throat (in average). From *Ae. c. tephronotus* and *Ae. c. passekii* the Kopetdag race is differentiated by a darker back and darker (brownish) color of brightened feathers of forehead, top of head and abdomen. The new subspecies is named after the eminent zoologist and conservationist Anver Keyushevich Rustamov (1917–2005), who made a great contribution to the study of the avifauna of Turkmenistan and other regions of Central Asia.

Длиннохвостая синица или ополовник, *Aegithalos caudatus* (Linnaeus, 1758), представляет собой широко распространённый палеарктический вид с резко выраженной географической изменчивостью окраски и общих размеров. Направления и возможные причины изменчивости окраски оперения этого вида были проанализированы в работе И.Б. Волчанецкого (1972), в которой, в частности, было показано, что географическая изменчивость отдельных элементов наряда связана в коррелирующие ряды. Выделяют несколько групп подвидов ополовника (рис. 1), три из которых распространены в западной части Евразии (Vaurie, 1959; Harrap, Quinn, 1996; Dickinson, Christidis, 2014; Лукьянчук и др., 2017). Группа «caudatus» включает все северные белоголовые популяции. Это птицы с полностью белой головой и чёрной спиной, с некоторым количеством розового цвета на боках живота и спины, широко распространённые в северной части Евразии от Скандинавии до Камчатки и тихоокеанского побережья. Подвиды группы «europaеus» отличаются наличием хорошо выраженных чёрных полос по бокам верхней стороны головы, чёрной окраской оперения большей части спины и интенсивным развитием винно-розового оттенка на боках живота и пояснице. Формы этой группы занимают Британские

о-ва, западные, центральные и юго-восточные части Европы к югу до центральных районов Иберийского п-ова, Балеарских о-вов, Альп, Балканского п-ова, западного побережья Чёрного моря. Формы группы «alpinus» отличаются самыми мелкими размерами, преимущественно серой окраской спины, коричневой или коричнево-чёрной окраской полос на верхней стороне головы, заметно развитым рисунком из продольных пестрин на кроющих уха, а также наличием тёмного пятна в области горла, свойственного большинству представителей этой группы. Подвиды этой группы распространены в Средиземноморье — в южной Испании, Италии, на островах Корсика и Сицилия, а также в Малой Азии, на Кавказе, в горах Эльбурс, Загрос и Копетдаг. В последних регионах участки гнездового ареала представляю собой географические изоляты.

Участок ареала ополовника, охватывающий западный Копетдаг, представляется изолированным от области распространения данного вида в северном Иране в горах системы хребта Эльбурс и его восточных отрогов безлесными пространствами долины р. Атрек (Mansoori, 2001; Porter, Aspinall, 2010). Традиционно птиц, обитающих в Копетдаге, относили к подвиду *Ae. c. alpinus* (Hablizl, 1783), описанному из Эльбурса и распространённого к западу до юго-вос-

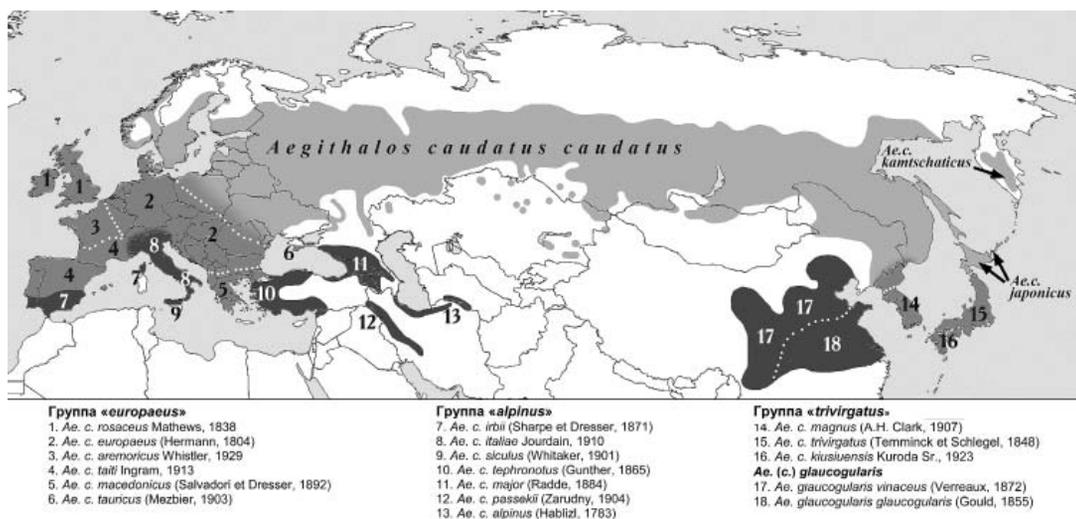


Рис. 1. Распространение подвидов ополовника (*Ae. caudatus*) (по Лукьянчук и др., 2017). Области гнездований различных групп подвидов показаны разными оттенками серого цвета. Пунктиром оконтурены территории, занятые отдельными формами, обозначенные цифрами.

Fig. 1. Distribution of subspecies of the Long-tailed Tit (*Ae. caudatus*) (after Lukyanchuk et al., 2017). Nesting areas of different sub-species groups are shown in different gradations of gray colour. Ranges, which are occupied by different forms (denoted by numbers), are located by dotted line.

точного Азербайджана (Тальш и район г. Ленкорань). Проведённое в Зоологическом музее МГУ сравнение 5 взрослых ополовников, собранных на юге Туркменистана, обнаружило заметные отличия всех экземпляров этой серии от 20 особей *Ae. c. alpinus* из Азербайджана и северного Ирана, вследствие чего мы сочли возможным описать эту форму в качестве самостоятельной географической расы.

Материал и методы

В основу данного исследования были положены результаты камеральной обработки коллекционных материалов Зоологического музея МГУ (далее ЗММГУ) и Зоологического института РАН (ЗИН). Визуальное исследование окраски оперения птиц проводилось при дневном освещении. Названия оттенков окраски,

используемые в тексте, приведены в соответствии со шкалой цветов (Smith, 1975). Номера оттенков по указанной шкале приводятся в скобках после соответствующих названий (в русском переводе авторов).

Для всех особей выполнялись следующие промеры (таблица): длина крыла, длина вершины крыла, длина хвоста, длина цевки, а также длина клюва, его ширина и высота. Крыло измерялось линейкой при максимальном выпрямлении его на плоскости. Прочие промеры выполнялись штангенциркулем. Длина вершины крыла оценивалась как расстояние от вершины 11-го (первого второстепенного) махового до самого длинного из первостепенных маховых (3-го или 4-го). Длина хвоста измерялась от основания центральной пары до конца крайних рулевых; цевки — от интертарзального сустава до основания среднего пальца; длина клюва оценива-

Таблица. Размеры подвидов *Aegithalos caudatus rustamovi*, *Ae. c. alpinus*, *Ae. c. tephronotus*
 Table. Measurements of subspecies *Aegithalos caudatus rustamovi*, *Ae. c. alpinus*, *Ae. c. tephronotus*

Размеры/Measurements	<i>Ae. c. rustamovi</i> subsp. nova		<i>Ae. c. alpinus</i>		<i>Ae. c. tephronotus</i>	
	самцы/ males					
	n	lim (M ± m)	n	lim (M ± m)	n	lim (M ± m)
Длина крыла, мм / Wing length, mm	2	60,6; 62,5	12	56,5–62,2 (59,4 ± 0,2)	2	57,9; 62,0
Длина вершины крыла, мм / Primaries projection, mm	2	12,4; 13,2	12	11,0–13,3 (12,2 ± 0,2)	2	11,5; 12,0
Длина хвоста, мм / Tail length, mm	2	68,7; 71,0	12	63,0–73,5 (67,6 ± 0,4)	2	64,6; 72,4
Длина цевки, мм / Tarsus length, mm	2	17,0; 17,1	12	16,1–17,7 (17,1 ± 0,1)	2	17,0; 18,2
Длина клюва от края рамфотеки, мм / Bill length, mm	2	6,3; 6,5	11	6,1–7,0 (6,4 ± 0,1)	2	6,4; 6,4
Длина клюва от ноздри, мм / Bill length from anterior side of nostril, mm	2	4,3; 4,4	11	4,1–5,0 (4,4 ± 0,1)	2	4,2; 4,2
Высота клюва, мм / Bill height, mm	2	3,0; 3,5	6	3,1–3,5 (3,35 ± 0,1)	2	3,2; 3,4
Ширина клюва, мм / Bill width, mm	2	4,1; 4,3	11	3,4–4,6 (4,1 ± 0,2)	2	3,9; 4,1
	самки/ females					
	n	lim (M ± m)	n	lim (M ± m)	n	lim (M ± m)
Длина крыла, мм / Wing length, mm	3	58,0–59,0 (58,4 ± 0,1)	8	57,2–60,4 (58,9 ± 0,1)	1	57,3
Длина вершины крыла, мм / Primaries projection, mm	3	11,5–12,5 (12,0 ± 0,15)	8	11,5–13,3 (12,3 ± 0,2)	1	12,0
Длина хвоста, мм / Tail length, mm	3	62,8–67,2 (65,2 ± 0,3)	8	62,3–70,0 (67,0 ± 0,3)	1	63,0
Длина цевки, мм / Tarsus length, mm	3	16,5–16,8 (16,7 ± 0,03)	8	16,1–17,1 (16,8 ± 0,1)	1	17,1
Длина клюва от края рамфотеки, мм / Bill length, mm	3	5,9–6,3 (6,1 ± 0,1)	8	6,1–6,8 (6,4 ± 0,1)	1	6,5
Длина клюва от ноздри, мм / Bill length from anterior side of nostril, mm	3	4,2–4,4 (4,3 ± 0,05)	8	4,1–4,6 (4,3 ± 0,1)	1	4,2
Высота клюва, мм / Bill height, mm	1	3,0	8	3,1–3,4 (3,3 ± 0,1)	1	–
Ширина клюва, мм / Bill width, mm	3	3,9–4,1 (4,0 ± 0,1)	8	3,8–4,4 (4,1 ± 0,15)	1	4,0

лась от переднего края ноздри до конца клюва (дл. клюва от ноздри), а также по коньку клюва от заднего края рамфотеки (дл. клюва от края рамфотеки), ширина клюва измерялась у его основания на уровне заднего края рогового покрытия по бокам верхней челюсти, высота клюва — на уровне заднего края ноздри. Из других пластических признаков оценивалась формула крыла (отсчёт маховых с внешней стороны — первое самое короткое) — положение вершины 2-го относительно вершин других первостепенных маховых (далее ПМ).

В общей сложности были изучены окрасочные и размерные признаки 5 особей из Копетдага, добытых в декабре 1989 г. и в феврале 1942 г. (ЗММУ), 20 экземпляров формы *Ae. c. alpinus* (ЗИН n=14; ЗММУ n=6), собранных с октября по май (включая лектотип «*Mecistura pöltzami* Severtzov, 1873»), 3 экземпляра формы *Ae. c. tephronotus* (Gunther, 1865), собранные в октябре-декабре (ЗИН n=2; ЗММУ n=1), также 75 взрослых особей кавказского подвида *Ae. c. major* (Radde, 1884) (ЗММУ).

Результаты и обсуждение

Подвиды ополовника, населяющие Переднюю Азию, Кавказ, Закавказье, Иран и Туркменистан, принадлежат морфологической группе «*alpinus*». Из них наиболее резко выделяется *Ae. c. major*; населяющий Предкавказье, Кавказ, юго-восточное побережье Чёрного моря, западные и северо-восточные районы Закавказья. Эта форма отличается значительно большей длиной хвоста, отсутствием тёмного пятна на горле, а также коричневой окраской продольных полос (бровей) по бокам головы. Прочие формы значительно более сходны по внешнему облику и практически не отличаются по размерам (Vaurie, 1959; Narrap, Quinn, 1996). Среди них наиболее тёмной общей окраской выделяется *Ae.*

c. alpinus, характеризующаяся наиболее тёмно-серой окраской спины, самым насыщенным буровато-охристым оттенком оперения боков головы, лба, темени и нижней стороны тела, очень широкими чёрными бровями и наиболее крупным тёмным пятном на горле. Птицы из юго-восточного Азербайджана (ЗИН; ЗММУ) и северного Ирана (ЗИН) по окраске оперения не отличаются. Типовой экземпляр «*Mecistura pöltzami* Severtzov, 1873» из Астрабада (ЗИН) не отличается от других *alpinus*, таким образом, это имя должно считаться младшим синонимом *Ae. c. alpinus* (Hablizl, 1783).

Ae. c. tephronotus из Передней Азии заметно светлее, с пепельно-серой спиной, более светлой нижней частью тела, верхом и боками головы, с более узкими бровями и меньшим по размерам пятном на горле. *Ae. c. passekii* (Zarudny, 1904), распространённая в горах Загрос и прилегающих районах, характеризуется наиболее бледной окраской из всех форм группы «*alpinus*». Спина у птиц этой формы бледно-серая, тёмные брови узкие, светлые участки оперения головы и нижней стороны тела беловатые (Vaurie, 1959; Narrap, Quinn, 1996).

На основе морфологического единства всей имеющейся серии птиц из Копетдага мы пришли к выводу о правомерности выделения их в качестве новой самостоятельной формы, близкой к *Ae. c. alpinus*, но более светлоокрашенной, и при этом более тёмной, чем *tephronotus* и *passekii*.

Aegithalos caudatus rustamovi Redkin et Lukyanchuk subsp. nova

Голотип. Самец ad., 1.12.1989 г., Туркменистан, Ашхабадская обл., окр. пос. Айdere, 38.3833°N; 56.7333°E. Коллектор О.И. Роздина (тушка). Хранится в ЗММУ под номером R-111530.

Паратипы: Самец ad., 1.12.1989 г., там же. Коллектор С.А. Букреев (тушка). Хранится в ЗММУ под номером R-111529.



Рис. 2. Окраска *Ae. c. alpinus* (слева) и *Ae. c. rustamovi* (справа), вид сверху.
 Fig. 2. Coloration of *Ae. c. alpinus* (left) and *Ae. c. rustamovi* (right), top view.

Самка ad., 1.12.1989 г., там же. Коллектор С.А. Букреев (тушка). Хранится в ЗММУ под номером R-111531.

Самка ad., 1.12.1989 г., там же. Коллектор С.А. Букреев (тушка). Хранится в ЗММУ под номером R-111532.

Самка ad., 1.02.1942 г., Туркменистан, Ашхабадская обл., окр. пос. Фируза, 37.9167°N; 58.0833°E. Коллектор Е.С. Птушенко (тушка). Хранится в ЗММУ под номером R-54706.

Описание. Копетдагский ополовник отличается от *Ae. c. alpinus* в целом более светлой окраской. Чёрные полосы по бокам головы более узкие, вследствие чего осветлённый участок в центральной части головы шире (рис. 2). Лоб и темя немного светлее, с менее выраженным коричневатым налётом. Серая окраска спины светлее, чисто-серого оттенка (Medium Neutral Gray, С. 84), тогда как у *Ae. c. alpinus* верх тёмно-серый (Dark Neutral Gray, С. 83). Подбородок, кроющие

уха и бока шеи светлее, более беловатые, с менее выраженным коричневатым налётом (рис. 3, 4). Тёмно-серое пятно на горле в среднем меньше, чем у *Ae. c. alpinus*.

От малоазиатской *Ae. c. tephronotus* и западно-иранской *Ae. c. passekii* новая форма отличается, напротив, более тёмной общей окраской, будучи в этом отношении ближе к *Ae. c. alpinus*. У *tephronotus* спина светлее, пепельно-серого цвета (Glaucous, С. 79). Лоб, темя, бока головы и шеи, подбородок и грудь у копетдагского подвида темнее, с более интенсивным коричневатым налётом; розовый оттенок на боках живота занимает большее пространство. Ширина чёрных бровей и тёмного пятна на горле у *rustamovi* и *tephronotus* примерно сходны. *Ae. c. passekii* по окраске несравнимо бледнее новой расы, будучи наиболее светлоокрашенной формой всей группы «alpinus».

Размеры. По размерам статистически достоверных отличий новой формы от *alpinus* не установлено (табл.). Формула



Рис. 3. Окраска *Ae. c. alpinus* (слева) и *Ae. c. rustamovi* (справа), вид сбоку
 Fig. 3. Coloration of *Ae. c. alpinus* (left) and *Ae. c. rustamovi* (right), side view.



Рис. 4. Окраска *Ae. c. alpinus* (слева) и *Ae. c. rustamovi* (справа), вид снизу
 Fig. 4. Coloration of *Ae. c. alpinus* (left) and *Ae. c. rustamovi* (right), ventral view.

крыла у всех 5 имеющихся экземпляров из Копетдага — $5 \geq 4 > 6 > 3 > 7 > 8 > 9 > 2 > 10$, сходна с таковой у большинства экземпляров *Ae. c. alpinus*.

Дифференциальный диагноз. Копетдагский ополовник отличается от *Ae. c. alpinus* более светлой, чисто-серой окраской спины, более узкими чёрными полосками по бокам головы, светлой, беловатой окраской подбородка, кроющих уха и боков шеи. От *Ae. c. tephronotus* и *Ae. c. passekii* копетдагский подвид отличается более тёмной окраской спины и более насыщенной окраской осветлённых перьев лба, темени и живота.

Распространение. Эндемик хребта Копетдаг. Распространён к северу от долины р. Атрек (рис. 5), несомненно, как на территории Ирана, так и в пределах Туркменистана. По современным данным (Рустамов, 2013), указан для долин рек Сумбар и Чендыр. Добыт также у пос. Фирюза близ Ашхабада (ЗММУ). Восточные пределы распространения не ясны. Населяет участки с пойменной древесной растительностью речных долин и сады.

Этимология. Новый подвид назван в честь выдающегося зоолога и деятеля охраны природы Анвера Кеюшевича Рустамова (1917–2005), внёсшего огромный

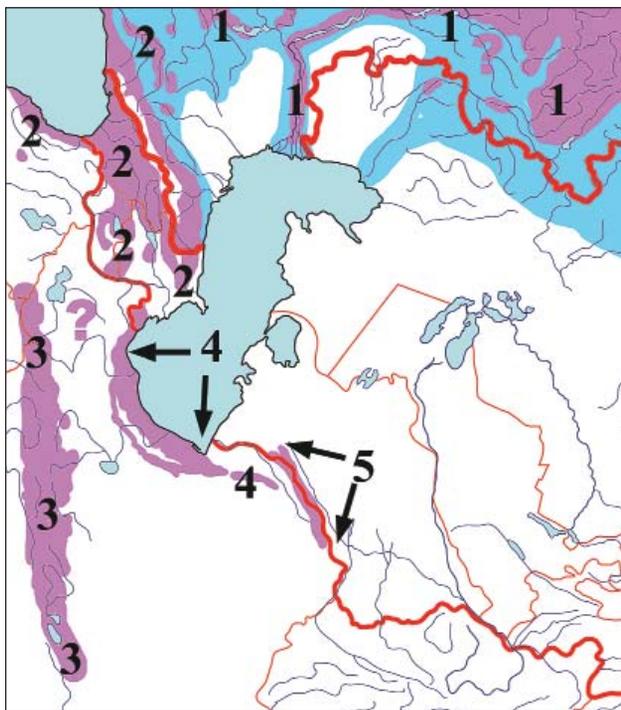


Рис. 5. Распространение подвидов длиннохвостой синицы (*Ae. caudatus*) в Прикаспийском регионе. Фиолетовым цветом показаны места круглогодичного пребывания, голубым — области кочёвок в негнездовое время.

Fig. 5. Distribution of subspecies of Long-tailed Tit (*Ae. caudatus*) in the Caspian region. The violet areas indicate where a subspecies is a year-round resident, the blue one shows where was found in non-breeding time.

1 — *Ae. c. caudatus*; 2 — *Ae. c. major*; 3 — *Ae. c. passekii*; 4 — *Ae. c. alpinus*; 5 — *Ae. c. rustamovi*.

вклад в изучение авифауны Туркменистана и других регионов Средней Азии.

Заключение

Юго-западная группа подвидов ополовника «alpinus» теперь должна рассматриваться в объёме восьми географических рас: *Ae. c. irbii*; *Ae. c. italiae*; *Ae. c. siculus*; *Ae. c. tephronotus*; *Ae. c. major*; *Ae. c. passekii*; *Ae. c. alpinus* и *Ae. c. rustamovi*. Последняя является эндемиком хребта Копетдаг и самой восточной по своему распространению в данной группировке.

Следует отметить, что тренды изменчивости окраски оперения ополовника в Закавказье, Иране и на юге Туркменистана практически соответствуют тенденции, прослеживающейся у синиц рода *Parus sensu lato*. Для московки *P. ater* и лазоревки *P. caeruleus* популяции северного Ирана (Эльбурс) и Талыша, представленные расами *P. a. gaddi* (Zarudny, 1911) и *P. c. satunini* (Zarudny, 1908), также являются одними из самых тёмных; на западе Ирана, главным образом в лесах гор Загрос, эти виды представлены значительно более светлыми формами *P. a. phaeonotus* Blanford, 1873 и *P. c. persicus* Blanford, 1873; а в Копетдаге обитают подвиды *P. a.*

chorassanicus (Zarudny et Bilkevitch, 1911) и *P. c. raddei* (Zarudny, 1908), более близкие к североиранским формам, но окрашенные лишь незначительно бледнее.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность В.М. Лоскоту (г. Санкт-Петербург) за предоставленную возможность работы с коллекционными материалами отделения орнитологии Зоологического института РАН, а также А.А. Мосалову за помощь в техническом оформлении карты распространения географических рас. Работа подготовлена в рамках государственной темы АААА-А16-116021660077-3 — «Таксономический и биохронологический анализ животного мира как основа изучения и сохранения структуры биологического разнообразия», при поддержке грантов РФФИ 14-50-00029 «Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем» и РФФИ офи-м 15-29-02445 «Создание и размещение в Интернете электронной интегрированной базы данных по научной типовой коллекции Зоологического музея МГУ как ключевого информационного ресурса для изучения видового разнообразия многоклеточных животных».

Литература

- Волчанецкий И.Б. 1972. К изучению географической изменчивости рисунка и окраски оперения птиц // Проблемы эволюции. Т. 2. Новосибирск: Наука, СО. С. 198–214.
- Лукьянчук О.А., Марова И.М., Редькин Я.А. 2017. Географическая изменчивость морфологических и акустических признаков северных популяций ополовника *Aegithalos caudatus* (Passeriformes, Aegithalidae) // Зоол. журн. Т. 96. № 4. С. 429–438.
- Рустамов Э.А. (ред.) 2013. Птицы Туркменистана: полевой иллюстрированный определитель. Ашхабад: Ылым. 688 с.
- Dickinson EC., Christidis L. (eds.) 2014. The Howard and Moore complete checklist of the birds of the World. 4th edition. Vol. 2. Passerines. Eastbourne: Aves Press. 752 p.
- Harrap S., Quinn D. 1996. Tits, Nuthatches and Treecreepers. London: A & C Black. 464 p.
- Mansoori J. 2001. Field Guide to the Birds of Iran. Tehran: I.R. of Iran. 270 p.
- Porter R., Aspinall S. 2010. Birds of the Middle East. Second edition. London: Christopher Helm. 384 p.
- Smithe B.F. 1975. Naturalist's Color Guide. New York: The American Museum of Natural History.
- Vaurie Ch. 1959. The birds of Palearctic fauna. London: H.F. & G. Witherby Ltd. 762 p.

Дискуссионные вопросы орнитологии. К 100-летию А.К. Рустамова (1917–2005).

Труды Мензбировского орнитологического общества, том 3. С. 121–137.

Debatable Questions of Ornithology. To the 100-years of A.K. Rustamov (1917–2005).

Archives of the Menzbier Ornithological Society, Volume 3. Moscow: KMK Scientific Press. 2017. P. 121–137.

Популяционно-географическая изменчивость песни птиц

И.М. Марова, В.А. Антипов, В.В. Иваницкий

*Биологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова,
Ленинские горы, 1/12, Москва, 119234, Россия
e-mail: collybita@yandex.ru*

Хотя географические вариации в пении певчих птиц (Oscines) изучаются уже свыше ста лет, интерес к этому предмету, благодаря огромному разнообразию песни у разных видов птиц, важности её биологических функций, и, главное, её уникальной двойственной природе, сочетающей как врождённые, так и выученные паттерны, не уменьшается. Проявления изменчивости чрезвычайно многообразны. Они могут быть наблюдаемы на разных уровнях: внутривидовом и межвидовом (географическом), включая всё пространство ареала вида. Изменчивость может быть постепенной (клинальной), а может реализоваться в форме хорошо очерченных и обособленных вокальных паттернов, часто именуемых диалектами. Разные типы песен из состава репертуара вида могут совершенно по-разному варьировать как внутри популяций, так и на пространстве ареала. Вокальные конструкции певчих птиц подвержены изменчивости не только в пространстве, но и во времени. Наконец, большой теоретический интерес и большую важность с точки зрения практической таксономии представляет изменчивость песни птиц в зонах вторичного контакта и гибридизации близкородственных видов. В этом обзоре мы рассматриваем все вышеупомянутые аспекты изменчивости песни с привлечением данных литературы и материалов наших многолетних исследований внутривидовой и географической дифференциации песни на пространстве ареалов и в гибридных зонах разных видов камышевок (*Acrocephalus*), пеночек (*Phylloscopus*) и соловьёв (*Luscinia*).

Population and geographic variation in avian song

I.M. Marova, V.A. Antipov, V.V. Ivanitskii

*Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University,
Leninskie Gory, 1/12, Moscow, 119234, Russia
e-mail: collybita@yandex.ru*

Although geographical variations in singing of songbirds (Oscines) have been studied for over a hundred years, interest in this subject has not diminished due to

the huge variety of songs in different bird species, the importance of its biological functions, and its unique dual nature, combining both inherited and learned patterns. The manifestations of variability are extremely diverse. They can be observed at different levels: intrapopulation and interpopulation (geographic), including the entire range of the species. The variability can be gradual (clinal), but can be realized in the form of well-defined and isolated vocal patterns, often referred to as dialects. Different types of songs from the composition of the repertoire of the species can vary quite differently both within populations and in the range space. Vocal structures of songbirds are subject to variability not only in space, but also in time. Finally, great theoretical interest and great importance from the point of view of practical taxonomy is represented by the variability of the bird song in zones of secondary contact and hybridization between closely related species. In this review, we consider all the above aspects of the song's variability with the use of literature data and materials from our long-term studies of intrapopulation and geographical differentiation of the song in the distribution ranges and in hybrid zones of various species of reed-warblers (*Acrocephalus*), leaf-warblers (*Phylloscopus*) and nightingales (*Luscinia*).

Географические вариации в пении певчих птиц (Oscines) находятся в центре внимания орнитологов, биоакустиков и многочисленных любителей птиц уже свыше ста лет (Шамов, 1876; Lucanus, 1907; Промптов, 1930; Мальчевский, 1959; 1976; Симкин, Ильичёв, 1965; Thielcke, 1969; Catchpole, Slater, 2008). Непреходящий интерес к этому предмету вызван многими причинами, в ряду которых можно упомянуть и огромное разнообразие песен у разных видов птиц, и важность биологических функций песни, и её уникальную двойственную природу.

Известно, что рекламная вокализация певчих птиц (Oscines) имеет врожденную основу, однако для полного развития песни молодая птица должна слышать и запоминать пение взрослых особей своего вида. Процесс запоминания (запечатления) и последующего формирования дефинитивной песни сложен и протекает в несколько этапов, продолжительность которых варьирует у разных видов (Hultsch, Todt, 2004; Beecher, Brenowitz, 2005). Как следствие, структурные особенности песни могут независимо передаваться от поколения к поколению и по генетической линии, и по каналам культурной преемственности, т.е. путём обучения. Это порождает сложную

и динамичную картину изменчивости песни во времени и в пространстве, которую можно изучать на разных уровнях, начиная от отдельных поселений и локальных популяций до всего пространства ареала данного вида. Не случайно проблема внутрипопуляционной и межпопуляционной (географической) изменчивости песни птиц в настоящее время привлекает к себе большое внимание и подвергается всестороннему исследованию с применением новейших методов биоакустики, популяционной экологии и молекулярной генетики.

Изменчивость пения типична для многих певчих птиц. Её проявления чрезвычайно многообразны. Во-первых, её можно наблюдать на разных уровнях: внутрипопуляционном и межпопуляционном (географическом). Во-вторых, изменчивость может носить постепенный (клинальный) характер, а может реализоваться в форме хорошо очерченных и обособленных вокальных паттернов, часто именуемых диалектами. В-третьих, разные типы песен из состава репертуара вида могут совершенно по-разному варьировать как внутри популяций, так и на пространстве ареала. Наконец, вокальные конструкции певчих птиц подвержены изменчивости не только в пространстве, но и во времени.

Межпопуляционная (пространственная) изменчивость песни

В основе современных представлений о пространственной изменчивости песни птиц лежит понятие о вокальных диалектах. По аналогии с языковыми диалектами в лингвистике вокальными диалектами у птиц принято называть специфические особенности вокализации, распространённые на определённой территории и отсутствующие на прочих территориях, заселённых данным видом. Главным механизмом возникновения диалектов считают аккумуляцию ошибок копирования в процессе обучения песне. Накапливаясь в ряду поколений, они постепенно изменяют репертуар данной популяции по сравнению с сопредельными популяциями. При этом основное внимание в литературе уделяется именно «вертикальной» составляющей эволюции, т.е. трансформации диалекта за счёт ресурсов акустической изменчивости, сосредоточенных исключительно внутри популяции. В то же время процессы «горизонтального» (межпопуляционного) переноса вокальных моделей и их вклад в эволюцию диалектов ныне остаются практически неизученными.

Понимание природы внутривидовой и географической изменчивости песни птиц невозможно без детального изучения механизмов их дисперсии. В особенности важны возврат перелётных птиц после зимовки к месту рождения, т.е. филопатрия, а также возвращение в район прежнего гнездования — «верность гнездовой территории» (гнездовой консерватизм). У разных видов певчих птиц оба эти популяционных показателя варьируют в широких пределах (Соколов, 1991).

На основании существования у певчих птиц местных «диалектов» пения ещё в начале прошлого столетия Луканус (Lucanus, 1907) сформулировал положение о регу-

лярном возврате перелётных птиц на места прежнего гнездования (Мальчевский, 1958, 1959). Существует две основных теории возникновения диалектов: теория строгого консерватизма Говарда, согласно которой почти все птицы возвращаются к месту рождения и гнездования, и теория смешанных групп Мальчевского, согласно которой большинство особей в популяции — это иммигранты из других районов, и, следовательно, наличие диалектов объясняется обучением пению всех окрестных молодых особей, возможно прилетевших из разных регионов, одним старым самцом (Соколов, 1991).

Учитывая многочисленные данные о незначительном возврате молодых птиц (первогодков) к месту рождения, ближе к реальности вторая теория. Так, у дрозда-белобровика *Turdus iliacus* первое время после прилёта некоторые особи (по-видимому, самцы-первогодки) поют весьма неопределенно. Вероятно, тогда они и усваивают местный напев. Старые же птицы сохраняют свой напев даже в другой местности (Мальчевский, 1959). То есть, в результате регулярного разлёта птиц с места рождения осуществляется постоянный обмен особями между локальными группами, и границы таких «акустических популяций» обусловлены скорее не генетически, а обучением у старых самцов — учителей.

Несмотря на значительный объём исследований, вопросы о механизмах формирования диалектов, разнообразии их форм и биологической роли пока далеки от окончательного решения. Вплоть до настоящего времени абсолютное большинство исследований популяционной и географической изменчивости песни птиц выполнено на видах с раздельным типом вокализации. Элементарные единицы анализа в данном случае очевидны уже изначально — это отдельные песни, имеющие, как правило, относительно

небольшую (несколько секунд) и постоянную для данного вида длительность и отделённые друг от друга чёткими промежутками (паузами).

Начиная с работ Мальчевского (1958), а также Марлера и Тамуры (Marler, Tamura, 1962), привлёкших внимание орнитологов к проявлениям дискретности в процессах пространственной дифференциации песни, большая часть исследований вокальных диалектов выполнялась на видах с ограниченным объёмом индивидуальных репертуаров. Отметим в связи с этим, что классический объект изучения диалектов — белоголовая зонотрихия *Zonotrichia leucophrys*, в сущности, вообще не имеет репертуара, поскольку каждый самец этого вида в течение всей жизни исполняет единственный тип песни (Baptista, 1975; Baker, 1975; Baker, Cunningham, 1985). Такое же построение рекламной вокализации присуще и дрозду-белобровику, который служит европейским орнитологам популярным объектом для изучения диалектов (Мальчевский, 1958; Bjerke et al., 1981). И у зонотрихии, и у белобровика самцы, обитающие в одном локальном поселении, обычно исполняют одинаковые типы песен, репертуары самцов из поселений, удалённых друг от друга на значительное расстояние, содержат разные типы песен.

В настоящее время на территории Европы хорошо изучены также вокальные диалекты обыкновенной овсянки *Emberiza citrinella* (Hansen, 1979; Rutkowska-Guz et al., 2004; Рубцов, 2007) и просянки *Miliaria calandra* (McGregor, 1980; Latruffe et al., 2000; Osiejuk et al., 2003; Osiejuk et al., 2012). Индивидуальные репертуары этих видов невелики и содержат обычно всего 2–3 типа песен, которые у соседних самцов, как правило, одинаковы, но всегда различаются в разных поселениях. У просянки варьирует вся структура песни, у обыкновенной овсянки маркёрами диалектов служат лишь конечные ноты песни.

Пример вида с иной пространственно-географической дифференциацией песни — зяблик *Fringilla coelebs*. Индивидуальные репертуары самцов этого вида малы (обычно 2–3 типа песен), но в локальных поселениях разными самцами исполняется множество типов песен. Так, в одном лесном массиве на юге Англии от 42 самцов были записаны 36 разных типов песен при среднем объёме репертуара особи 2,9 типов песен. Но и в составе этого ограниченного поселения степень общности репертуаров очень низка: 21 тип песен исполнялся единственным самцом, а самый распространённый тип песен отмечен у 22 самцов. По мнению авторов, вокализация зябликов, записанных в этом лесу, не обладала чертами, оправдывающими выделение её как диалекта (Slater et al., 1980).

Близкие оценки совокупного репертуара локальных поселений зяблика получены также на Украине: на территории Каневского заповедника записаны 32 типа песни от 186 самцов, в Сеймском ландшафтном парке — 29 типов песен от 139 самцов (Яблоновская-Грищенко, 2005а,б; Яблоновская-Грищенко, Грищенко, 2006). Интересно, что 18 из этих 61 типа песен найдены в обоих локалитетах, расположенных примерно в 230 км один от другого и разделённых преимущественно безлесными пространствами.

Обобщая результаты своих многолетних исследований, Яблоновская-Грищенко и Грищенко (2007) пришли к выводу о том, что зяблики, обитающие в пределах лесной и лесостепной зоны Украины, образуют три крупные территориальные группировки: правобережную, левобережную и карпатскую. В совокупном репертуаре каждой из них есть особые типы песен, область распространения которых не выходит за пределы ареала данной группировки. Вместе с тем, имеется немало типов песен, общих для разных

группировок, а некоторые распространены по всей Украине и даже за её границами. Несколько типов песен из Украины были ранее зарегистрированы в средней полосе России (Симкин, 1983; Симкин, Штейнбах, 1988). Упомянутые группировки неоднородны и сами по себе, на их территории можно выделить «вокальные субпопуляции» с более ограниченным ареалом. Тем не менее, авторы полагают, что эти группировки зябликов достаточно отграничены друг от друга и могут быть названы вокальными диалектами со сложной структурой субдиалектов внутри каждой из них (Яблоновская-Грищенко, Грищенко, 2007).

Выделение диалектов у зяблика осложняется весьма значительной степенью сохранности его репертуаров на значительных территориях. Как пример такой сохранности можно привести работу Кислякова и Иваницкого (2017) по изучению изменчивости и пространственной дифференциации песни зябликов в городских парках Москвы — одного из крупнейших мегаполисов мира. Только в границах МКАД его площадь составляет 870 км², протяжённость с севера на юг — 38 км, с запада на восток — 30 км. Москва — один из самых озеленённых мегаполисов. На её территории находятся несколько обширных лесопарковых массивов (Лосинный остров, Битцевский, Измайловский и др.), множество более мелких парков и скверов. Результаты изучения состава репертуаров зябликов по всему городу и в отдельных пунктах и анализ зависимости между составом репертуаров на разных территориях и их физической удалённостью друг от друга не выявили чётко выраженных паттернов в пространственном распределении разных типов песен на территории Москвы. Московская городская популяция зябликов оказалась гомогенной в биоакустическом отношении, вопреки значительной величине и

выраженной расчленённости её ареала. Степень различий между совокупными репертуарами зябликов, записанных в разных пунктах Москвы, не зависит от расстояния между этими пунктами. Более того, сравнение популяционного репертуара московских зябликов с репертуарами из Курской области и Украины выявило широкое распространение отдельных типов песен, протяжённость ареалов которых может достигать 1000 км.

У других видов певчих птиц диалектная структура ареала может быть выражена намного более чётко. Приведём в качестве примера результаты наших исследований популяционно-географической дифференциации песни восточного соловья *Luscinia luscinia*. Мы проанализировали состав репертуаров 388 соловьёв, записанных в 2010–2014 гг. в Москве (в границах Московской кольцевой автомобильной дороги), а также в Московской, Тульской и Калужской областях. Обследованная территория простирается на 320 км с севера на юг: от городов Дубны и Талдома до города Тулы и Тульских Засек — исторического лесного массива, заповеданного свыше 300 лет тому назад. С запада на восток обследованная территория простирается на 260 км: от пос. Бородино и г. Можайска до г. Шатура и пос. Черусти.

Последовательность анализа была следующей. Вначале мы составили каталог всех типов песен, записанных на обследованной территории. Затем для каждого самца определили состав репертуара, т.е. перечень исполняемых им типов песен. По этим данным составили матрицу парного сходства между репертуарами всех самцов. В качестве меры сходства использовали коэффициент Жаккара. Такая же матрица была составлена и для физических расстояний между точками записи для каждой пары самцов (км).

Чтобы рассмотреть изменчивость песни в разных пространственных масшта-

бах, мы проанализировали корреляцию матрицы сходства репертуаров и матрицы физических расстояний отдельно для всей обследованной территории и только для территории города Москвы. В Москве коэффициент сходства между индивидуальными репертуарами варьирует от 10 до 100% (в среднем 47%). Корреляция между матрицами отсутствует (Mantel permutation test; $R=0,001$; $P=0,44$). Это означает, что сходство репертуаров самцов во всем городе не зависит от расстояния между ними. Поют ли они в одном парке или на противоположных окраинах Москвы, мы можем ожидать, что в их репертуаре имеется около половины общих типов песен. Иными словами, пространственная дифференциация в песне московских соловьёв практически отсутствует, то есть здесь мы видим полное совпадение с приведёнными выше результатами, полученными для зяблика.

Принципиально иная картина наблюдается на всём обследованном пространстве. Многие пары самцов соловьёв не имеют общих типов песен (коэффициент Жаккара равен 0), среднее сходство репертуаров составляет всего 14,8%. Ни один из записанных нами типов песен не был распространён по всей изучаемой территории. В этих условиях закономерно, что соответствующие матрицы связаны сильной и достоверной отрицательной корреляцией (Mantel permutation test; $R=-0,893$; $P < 0,001$).

Таким образом, вокальная культура московской городской популяции соловьёв может быть охарактеризована, как чрезвычайно монолитная, с высоким сходством индивидуальных репертуаров на всем её ареале. Вместе с тем, при изменении масштаба рассмотрения (т.е. при увеличении изучаемой территории) значительная пространственная изменчивость вокальных паттернов становится совершенно очевидной.

Мы полагаем, что на всей изученной территории Московской и Тульской области выделяются нескольких диалектов, связанных с крупными ландшафтно-геоботаническими подразделениями, относящимися к трём природным зонам. Так, ареал центрального диалекта занимает большую часть Московской области, исторически принадлежащую к зоне хвойно-широколиственных и широколиственных лесов (ныне сохранившихся лишь отчасти). Северный диалект связан с заболоченными южно-таёжными лесами Верхневолжской низменности, лежащей к северу от Клинско-Дмитровской гряды. Южный диалект сформировался, как можно думать, в условиях лесостепной зоны. Ядро восточного диалекта локализовано в наиболее низменной и заболоченной части Мещеры. Менее определённой выглядит ситуация на западе Московской области, где перемешиваются типы песен центрального и северного диалектов (Марова и др., 2015б).

Таким образом, в границах обследованной территории намечается известное совпадение распределения её ландшафтно-ботанических особенностей и вокальных диалектов соловья. Следует, однако, подчеркнуть, что выявленная выше приуроченность типов песен к ландшафтам южной тайги или лесостепи ни в коей мере не может быть экстраполирована на другие территории, локализованные в этих же природных зонах. Так, нами не найдено ни одного общего типа песен при сравнении двух популяций восточного соловья, обитающих в зоне южной тайги на расстоянии 420 км друг от друга: к северу от Клинско-Дмитровской гряды в Московской области и в долине р. Унжа в Костромской области, где нами были записаны песни 30 самцов. Такой же результат получен при сравнении между собой трёх лесостепных популяций из Тульских заповед-
сек, Центрально-Чернозёмного заповед-

ника (Курская область, записаны песни 60 самцов) и из окрестностей Урюпинска (Волгоградская область, записаны песни 20 самцов), расположенных в 280–420 км друг от друга.

Отметим, что во всех обследованных нами популяциях степень сходства индивидуальных репертуаров неизменно была очень высокой, причём это сходство распространяется не только на репертуары типов песен, но и на очерёдность их исполнения по ходу вокальных сессий, то есть на синтаксическую организацию. В каждой популяции восточного соловья со временем вырабатываются универсальные синтаксические модели, которым следует большинство исполнителей. Мы называем их программами. Это, безусловно, способствует формированию очень монолитных вокальных культур на основе механизмов взаимного копирования и, в конечном итоге, обуславливает существование чётко выраженных вокальных диалектов, известных любителям соловьиного пения ещё в XIX в. (Шамов, 1876).

Механизмы горизонтального перемещения вокальных моделей

В ходе наших исследований мы имели много возможностей убедиться в том, что механизмы горизонтального перемещения вокальных моделей у певчих птиц действуют весьма эффективно и способны обеспечивать передачу вокальных паттернов на весьма значительные расстояния. Эти механизмы заслуживают внимания. Известно немало примеров удивительной сохранности паттернов пения на весьма значительных территориях вопреки действию таких хорошо известных факторов изменчивости, как ошибки в копировании и процессы импровизации (Byers, 1996).

В роли ключевого механизма, обеспечивающего высокую сохранность вокальных паттернов во времени и простран-

стве, выступает, по всей видимости, культурная наследственность, построенная на хорошо известном умении певчих птиц с высокой точностью копировать пение других особей своего (а иногда и других) вида. В результате многократного копирования выстраивается протяженная «эстафета обучения», благодаря которой на весьма значительное расстояние (сотни километров) могут распространяться не только отдельные песни, но даже целые вокальные композиции.

Мы специально изучали этот вопрос на примере садовой камышевки *Acrocephalus dumetorum* — вида с большим объёмом репертуара и склонностью к подражанию голосам других видов птиц (Марова и др., 2010). Песня садовой камышевки, будучи по сути слитной и непрерывной, состоит из коротких стереотипных фрагментов (фраз), отделенных друг от друга характерными щелчками. Нами установлено, что некоторые фразы распространены практически по всему ареалу этого вида. Даже при сравнении наиболее удалённых друг от друга групп популяций — самой западной (Швеция, Финляндия, Ленинградская область, Белоруссия) и самой восточной (среднее течение Енисея и окрестности Красноярска) — обнаружены 17 общих типов песни. Расстояние между этими группами популяций превышает 4000 км. В центре ареала находится популяция Южного Урала. Её отделяют от западной группы примерно 2500 км и объединяют 20 общих типов песни. При сравнении хорошо изученных популяций Костромской области и Южно-Уральского заповедника (между ними 850 км) обнаружены 34 общих типов песни; всего 4 типа встречались только на Урале и всего 2 типа — только в Костромской области. В популяции из Оренбургской области, несмотря на ограниченную выборку (всего 3 самца), найдены в общей сложности 22 типа песен, общих с другими геогра-

фическими популяциями, — 20 из них объединяют оренбургскую популяцию с ближайшей — южно-уральской (320 км).

Как и следовало ожидать, самое широкое распространение по ареалу садовой камышевки характерно для типов песен, являющихся имитациями других видов. Так, тревожный сигнал зяблика («пиньканье») присутствовал в репертуаре 29 самцов из 6 популяций (не отмечен на Енисее), а другой тревожный сигнал этого вида («рюмение») — у 22 самцов во всех популяциях. Также широкое распространение установлено для имитаций тревожных криков чечевицы *Carpodacus erythrinus* (отсутствует в Подмоскowie) и домового воробья *Passer domesticus* (не отмечен в Оренбургской и Томской областях). На Енисее, где к числу многочисленных видов певчих птиц принадлежит пеночка-зарничка *Phylloscopus inornatus*, многие самцы садовой камышевки включали в песню ее тревожный крик, в других популяциях он отмечен только у одного самца из Костромской обл. В трёх популяциях садовые камышевки копируют тревожный крик серой славки *Sylvia communis*, имеющий довольно сложную структуру.

Хотя садовая камышевка без сомнения принадлежит к числу лучших пернатых имитаторов, копирует она в основном всё же достаточно простые по своей структуре вокальные конструкции. Это в полной мере касается и внутривидовой имитации. Любопытно, что даже в пределах одной локальной популяции (поселения) в репертуарах разных самцов присутствуют исключительно простые типы песен. Сложные типы песен обычно являются сугубо «авторскими произведениями», то есть исполняются только одним самцом и никогда не встречаются в разных популяциях.

Возможность внутривидовой передачи намного более сложных вокальных паттернов, причём на большое расстоя-

ние, иллюстрирует королевская пеночка *Phylloscopus proregulus* (Иваницкий, Марова, 2012). По своей структуре песня этого вида также является слитной и к тому же определённно принадлежит к числу наиболее сложных вокальных конструкций, описанных к настоящему времени у певчих птиц. Песня королевской пеночки включает несколько уровней организации: 1) отдельные элементы (ноты); 2) отдельные ноты (элементы) группируются в трели (фразы); 3) фиксированные совокупности разных трелей, исполняемых в варьирующей очерёдности, образуют композиции; 4) фиксированная совокупность композиций, всегда исполняемых в одном и том же порядке, образует программу. Индивидуальный репертуар самца королевской пеночки включает свыше 250 вариантов трелей и других вокальных компонентов, образующих элементную базу репертуара; свыше 20 вокальных композиций, каждая из которых содержит до 10–12 типов трелей с варьирующим порядком их исполнения (импровизация), и до 5–6 программ исполнения композиций общей продолжительностью до 240 сек.

Мы записывали королевских пеночек в 4 пунктах на достаточно обширной территории в южной части Красноярского края: 1) окрестности г. Красноярска (заповедник «Столбы»); 2) окрестности г. Дивногорска; 3) Енисейский кряж в окрестностях пос. Придивинск; 4) Кутурчинское Белогорье (отроги Восточного Саяна). Расстояние между этими пунктами варьирует от 80 (Красноярск – Дивногорск) до 250 (Придивинск – Белогорье) км. Для сравнения в другом масштабе мы использовали записи королевских пеночек, сделанные на юге Приморья и на Сахалине.

Даже беглый просмотр индивидуальных каталогов вокальных компонентов песни королевских пеночек, записанных в Красноярском крае, убеждает в том, что у разных самцов они перекрываются в очень

большой степени, причём на всём обследованном нами пространстве. Многие типы компонентов (ноты и трели) являются в сущности универсальными и присутствуют в репертуаре если не всех, то большинства самцов. Одни из них исполняются разными самцами идентично, другие — с известными вариациями. Напротив, доля уникальных вокальных компонентов невелика — вопреки весьма впечатляющему объёму вокальных репертуаров.

Исполняют ли разные самцы корольковой пеночки одинаковые композиции? На этот вопрос мы можем ответить положительно, отметив самое широкое распространение подобной практики. Более того, в пределах одной популяции (Восточный Саян, Кутурчинское Белогорье) разные самцы способны эффективно копировать друг у друга разные программы.

Таким образом, судя по приведённым данным, корольковая пеночка располагает весьма эффективными механизмами, обеспечивающими распространение сложных вокальных конструкций (в том числе и синтаксических моделей) на расстояние по крайней мере 200–250 км. Для выяснения предельных расстояний требуются дополнительные исследования.

Анализ записей корольковых пеночек с о. Сахалин показал, что в их репертуаре имеется множество трелей (фраз), идентичных красноярским, причём это сходство распространяется не только на относительно простые односложные трели, но и на составные трели, образованные элементами с более сложной частотной модуляцией. Стоит отметить, однако, что последовательность исполнения однотипных трелей на Сахалине и в Красноярском крае разная, хотя принципы построения (синтаксическая организация) песни в обоих регионах одинакова: трели группируются в композиции, а композиции образуют программы.

Интригующей особенностью акустических репертуаров некоторых видов

птиц является присутствие в их составе разных вариантов песни, различающихся по структуре, по функциям и механизмам онтогенеза. Параметры их внутривидового и межвидового (географического) варьирования также могут быть совершенно различными. Например, пенсильванские славки *Dendroica pensylvanica* исполняют песни двух структурных типов — с чётко выраженным завершающим слогом («завершённые») и без такого слога («незавершённые»). «Незавершённые» песни используются в сфере территориальных взаимоотношений самцов, «завершённые» песни служат для привлечения самок. Установлено, что «незавершённые» песни подвержены значительной внутривидовой и географической изменчивости, их разнообразие велико и структура отличается лабильностью, благодаря чему в локальных поселениях соседние самцы легко перенимают друг у друга разные типы песен, что ведёт к формированию микрогрупп с очень сходными вокальными репертуарами. Напротив, разнообразие «завершённых» песен в репертуаре пенсильванской славки является ограниченным, зато песни этого типа распространены почти по всему ареалу вида и, будучи при этом высоко стереотипными, практически не подвержены географической изменчивости, а в пределах одной популяции распределяются в пространстве случайным образом, не образуя ярко выраженных кластеров (Byers, 1996).

Ещё одним примером такого рода может служить обыкновенная чечевица. Как показано в работе Синежук и Кречмара (2010), у неё имеется два типа стереотипных песен — короткие и длинные. Самцы-первогодки исполняют исключительно короткие песни, длинные песни исполняют только более старшие самцы с яркой брачной окраской. Внутривидовая изменчивость коротких песен

очень велика, и многие из них имеют широкие области распространения, поэтому выделять диалекты практически невозможно. Напротив, у длинных песен отмечается достаточно хорошо развитая внутривидовая стабильность, а в масштабе всего ареала чечевицы по этим песням просматривается достаточно чётко выраженная диалектная структура. Нередко бывает так, что все самцы чечевиц, обитающие на достаточно обширной территории, исполняют один и тот же тип длинных песен, но в общей сложности — множество вариантов коротких песен (Bjorklund, 1989).

Изменчивость песни во времени

Изменчивость песни во времени изучена в настоящее время намного менее полно, чем изменчивость в пространстве. Существуют, однако, свидетельства того, что скорость изменений популяционных репертуаров в ряду лет может значительно варьировать у разных видов (Podos, Warren 2007) или даже в разных популяциях одного вида (Luther, Baptista, 2009; O'Loghlen et al., 2013). Разные компоненты популяционных репертуаров также могут меняться с неодинаковой скоростью: одни исполняются на данной территории в течение многих лет, другие за тот же период претерпевают значительные изменения, третьи полностью исключаются из репертуара (Ince et al., 1980).

Скорость изменений популяционных репертуаров во многом зависит от источника вокальных инноваций. Если в этой роли преобладает «вертикальная составляющая» (ошибки копирования, элементы импровизации), то можно ожидать медленных изменений. Напротив, при «горизонтальном» переносе возможно внедрение в репертуар данной популяции совершенно новых вокальных моделей, которые по тем или иным причинам мо-

гут получить широкое распространение на новой территории (Mundinger, 1982; Марова и др., 2015а).

Пример «горизонтального» переноса и быстрого изменения популяционного репертуара описан нами по результатам акустического мониторинга московской городской популяции восточного соловья, который проводится с 2010 г. В 2014 г. пение московских соловьёв по составу репертуаров, частотным, структурным и синтаксическим характеристикам значительно больше напоминало пение птиц из удалённых южных популяций (к югу от Оки и до Тульских Засек), нежели пение соловьёв, записанных здесь же в Москве всего 3–4 года тому назад. Причина этих изменений коренится, как мы полагаем, в аномальных погодных условиях весны 2014 г. Май в 2014 г. в масштабах планеты стал самым тёплым за всю историю метеорологических наблюдений (с 1880 г.). В Москве май в среднем был на 2,9°C теплее нормы, причём самыми тёплыми выдались именно II и III декады, когда происходит прилёт соловьёв, их размещение по территории и наиболее интенсивное пение. В этот период аномалии среднедекадных температур достигали +4...+7°C (информация на сайте Гидрометцентра России <http://meteoinfo.ru>).

Таким образом, в 2014 г., судя по всему, повторилась ситуация, описанная для второй половины 1970-х гг., когда «в жесточайшие засухи, охватившие южные районы Центральной России ... зарегистрировали массовое вторжение на территорию Московской области тульских, калужских и рязанских соловьёв» (Симкин, 1986). В связи с этим интересен вопрос о механизмах таких переселений, происходящих вопреки склонности соловьёв к гнездовому консерватизму и филопатрии. Пока ответ возможен лишь в форме гипотезы. Например, речь может идти о

молодых самцах (первогодках), которые родились и запечатлели песню на юге, а следующей весной под влиянием аномально тёплой погоды в массе продвинулись намного севернее своей родины, обеспечивая тем самым внедрение южных вокальных моделей в репертуар северных популяций. Доля годовалых особей в популяциях разных видов мелких певчих птиц варьирует от 40 до 75% (Павевский, 2008), поэтому в годы массового переселения первогодков их вокальная активность способна заметно преобразить репертуар популяции. Известно, что даже взрослые (≥ 2 лет) самцы восточного соловья часто включают в свой репертуар новые типы песен, если их регулярно исполняют соседи (Sorjonen, 1987).

Результаты, полученные нами в 2015 и 2016 гг., свидетельствуют о том, что популяционный репертуар московских соловьёв после резких изменений, произошедших в 2014 г., оставался стабильным. Более того, многие типы песен сохраняются в городском репертуаре и составляют его основу в течение всего периода мониторинга, т.е. с 2010 г. Любопытно, что эти типы песен не только сохранили свою высокую популярность, но и продолжают исполняться по ходу пения большинства соловьёв в прежнем порядке. Таким образом, самые распространённые типы песен отмечаются в репертуарах московских соловьёв по крайней мере с 2010 г. Но, вместе с тем, некоторые типы песен, которые в 2010–2011 гг. входили в репертуары более половины самцов, в 2014–2016 гг. исполняются чрезвычайно редко. В настоящее время московский диалект восточного соловья выглядит очень консолидированным: изменчивость объёмов репертуаров в целом невелика, большинство самцов исполняют одинаковые типы песен, причём в одной и той же последовательности (Samokhvalova et al., 2017).

Изменчивость песни в зонах вторичного контакта и гибридизации

Изменчивость песни в зонах вторичного контакта и гибридизации близкородственных форм, часто имеющих не вполне определённый таксономический статус и балансирующих на грани вид/подвид, привлекает к себе повышенное внимание. Хорошо известно, что репродуктивная изоляция между близкими видами певчих птиц в условиях симпатрии в значительной степени обеспечивается за счёт различий в их акустической сигнализации (Панов, 1989). Вместе с тем, рекламная песня самцов, выполняющая функцию привлечения брачного партнёра, включает как врождённую основу, так и компоненты, приобретаемые за счёт научения (Catchpole, Slater, 1995). Поэтому в зонах контакта близких форм двойственная природа песни создаёт предпосылки для протекания разнонаправленных процессов. С одной стороны, совершенствование изолирующих механизмов сопряжено с усугублением различий в звучании песен (Eriksson, 1991). С другой стороны, может происходить сближение характеристик вокализации близких видов за счёт взаимного обучения (феномен «смешанного» пения) (Thielke, 1986) или гибридизации (Грабовский, Панов, 1992).

Мы проводили исследования в двух зонах вторичного контакта: восточно-европейской *Phylloscopus collybita abietinus* и сибирской *Ph. c. tristis* теньковок на Южном Урале и западной *Ph. trochiloides viridanus* и восточной *Ph. t. plumbeitarsus* зелёной пеночек в Красноярском крае. В обеих этих парах близкие формы хорошо различаются по песне, что, однако, не является препятствием для их гибридизации (Ковылов и др., 2012; Марова, Шипилина, 2015; Marova et al., 2013, 2017). Эксперименты с воспроизведением песни на территориях самцов в обеих парах форм дали

сходные результаты: в зоне симпатрии самцы реагируют как на конспецифичную, так и на гетероспецифичную вокализацию, тогда как в аллопатричных популяциях реакция на песню близкородственной формы полностью отсутствует.

Тем самым результаты экспериментов с трансляцией указывают на то, что в смешанных популяциях самцы обеих форм «узнают» песню друг друга и могут расценивать неконспецифическую песню как релевантную, а её исполнителя как возможного соперника в конкуренции за самок и территорию. Ещё одним свидетельством такого «узнавания» может быть феномен двуязычия. Например, в смешанных популяциях восточно-европейской и сибирской теньковок регулярно встречаются самцы, которые попеременно исполняют то типично сибирский, то типично европейский вариант песни. Здесь стоит напомнить о том, что песни этих теньковок имеют множество различий и легко различимы на слух. И, тем не менее, двуязычные самцы в период обучения песне одновременно запечатлевают оба варианта пения.

Таким образом, полученные нами данные противоречат гипотезе «смещения признаков» в зоне контакта близкородственных форм. Сравнительный анализ частотно-временных характеристик песни теньковок и зелёных пеночек в аллопатричных и симпатричных популяциях показал, что в зонах контакта происходит сближение признаков вокализации (конвергенция), а не усугубление различий (дивергенция). Конвергенция песни в условиях симпатрии описана также для обыкновенной *Certhia familiaris* и короткопалой *C. brachydactyla* пичух (Thielke, 1986), каменки-плешанки *Oenanthe pleschanka* и испанской каменки *Oe. hispanica* (Грабовский, Панов, 1992), обыкновенной *Emberiza citrinella* и белошапочной *E. leucocephala* овсянок (Панов и др., 2003).

Ещё одна любопытная особенность вокализации в смешанных популяциях близкородственных видов — асимметричность межвидового копирования. По-видимому, она имеет широкое распространение. В качестве примера асимметрии можно привести акустические взаимоотношения мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* и мухоловки-белошейки *F. albicollis*. В смешанных популяциях этих близкородственных видов межвидовое копирование также широко распространено и носит асимметричный характер: склонность к заимствованию элементов неконспецифичного репертуара проявляет исключительно пеструшка. Хотя этот пример асимметричного межвидового копирования привлек к себе много внимания и был исследован с разных позиций, до сих пор не удалось получить объяснения тому, зачем такое копирование происходит и почему оно имеет строго односторонний характер. Примечательно, что пеструшка и белошейка в области симпатрии гибридизируют друг с другом (Helb et al., 1985; Naavie et al., 2004; Вабищевиц, 2011).

Ещё один пример такого рода — акустические взаимоотношения восточного и южного *Luscinia megarhynchos* соловьёв в узкой, но достаточно протяжённой зоне симпатрии этих видов в центральной Европе. Пение этих видов устойчиво различается по многим частотно-временным и синтаксическим параметрам (Lille, 1988; Марова и др., 2015б). Тем удивительнее, что пение многих восточных соловьёв, записанных в зонах вторичного контакта, содержит заимствования из репертуаров южных соловьёв (включая целые типы песен), в то время как эти последние вообще не проявляют склонности к копированию вокализации восточного соловья. Широкое распространение межвидового копирования и его ярко выраженная асимметричность были найдены во всех изученных к настоящему времени смешан-

ных популяциях восточного и южного соловья, причём, как показали специальные исследования, заимствование вокальных моделей восточными соловьями определённно не связано с процессами генетической интрогрессии и, как полагают, осуществляется исключительно на основе механизмов обучения (Sorjonen, 1986; Becker, 2007; Vokurkova et al., 2013).

В других случаях относительный вклад генетических факторов и культурной наследственности в процессы дифференциации песни в гибридных зонах может быть иным. Наши данные по вокализации сибирских и восточно-европейских теньковок в смешанных популяциях, а также данные многих других исследований свидетельствуют о существенной роли именно генетической компоненты. На Южном Урале из 53 самцов с известными митотипами и диалектами лишь 3 (5,6%) исполняли несоответствующую песню и ни один из 25 самцов, для которых было установлено совпадение морфотипа и митотипа, не исполнял песни чуждого диалекта (Марова и др., 2016; Marova et al., 2017). Эти данные наводят на мысль о том, что генетический компонент (даже на уровне митохондриальной ДНК, передающейся, как известно, только по материнской линии!) играет важную роль в формировании песни пеночки-теньковки в смешанных популяциях. Ещё более убедительные свидетельства важности генетической компоненты песни были получены нами при анализе ядерной ДНК (Shipilina et al., 2017).

Отметим, что и 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).

Вероятно, сложность вокализации и тип обучения видовой песне играет су-

щественную роль в степени межвидового копирования в зонах контакта близкородственных форм. Пеночка-теньковка — вид с относительно простой видовой песней, формирование которой происходит, по-видимому, в первый год жизни. Восточный соловей — вид со сложной вокализацией, обучение которой происходит в течение всей жизни, что способствует заимствованиям вокальных элементов и модификации репертуаров у самцов любого возраста (Sorjonen, 1987). Важность социального окружения для формирования песни показана для многих видов со сложной вокализацией. Например, при изучении диалектов форм из группы «чёрная каменка» (объединяющей три формы с различными фенотипами — *opistholeuca*, *capistrata* и *picata*) было показано, что самцы с разными фенотипами, но относящиеся к одной микропопуляции и занимающие соседние территории, могут иметь сходные и даже идентичные типы пения (Костина, Панов, 1981). Это свидетельствует в пользу того, что у этого вида формирование песни происходит в значительной степени под действием обучения.

Заключение

Таким образом, современный этап изучения популяционно-географической изменчивости песни птиц характеризуется широким синтезом и включает множество направлений. Мы полагаем, что перспективные программы исследований в этой области должны опираться на традиционные представления о двойственной природе песни, её многофункциональности, ведущей роли в поддержании репродуктивной изоляции, но, вместе с тем, в полной мере использовать возможности новейших методов популяционной экологии, молекулярной генетики, таксономии и зоогеографии. Наряду с продолжением исследований популярных

модельных объектов, подобных белоголовой зонотрихий или зяблику, насущной задачей является, на наш взгляд, всемерное расширение круга изучаемых видов, различающихся по величине репертуара, синтаксической организации и другим особенностям построения песни. Пристального внимания заслуживают и зоны гибридизации близкородственных форм певчих птиц. Комплексное использование

методов биоакустики наряду с молекулярно-генетическими методами утвердилось в роли современного стандарта исследований, проводимых в этих «лабораториях эволюции». Во многих случаях такие исследования способствуют лучшему пониманию путей эволюции и таксономической структуры политипических видов птиц с обширными и сложно расчленёнными ареалами.

Литература

- Вабищевич А.П. 2011. Межпопуляционная и индивидуальная изменчивость песни мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 24 с.
- Грабовский В.И., Панов Е.Н. 1992. Конвергенция песен каменки плешанки *Oenanthe pleshanka* и испанской каменки *Oenanthe hispanica* в зонах вторичного контакта // Зоол. журн. Т. 71. Вып. 4. С. 75–84.
- Иваницкий В.В., Марова И.М. 2012. Корольковая пеночка — маленький генный большого вокала // Природа. Вып. 6. С. 37–44.
- Кисляков И.В., Иваницкий В.В. 2017. Изменчивость и пространственная дифференциация песни зяблика (*Fringilla coelebs*) в городе Москве // Зоол. журн. Т. 96. Вып. 8 (в печати).
- 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. Т. 91. Вып. 6. С. 702–713.
- Костина Г.Н., Панов Е.Н. 1981. Индивидуальная и географическая изменчивость песни у черной каменки (*Oenanthe picata*) // Зоол. журн. Т. 60. С. 1374–1385.
- Мальчевский А.С. 1958. Местные напевы и географическая изменчивость песни у птиц // Вестн. Ленинградского ун-та. Вып. 9. С. 109–119.
- Мальчевский А.С. 1959. Гнездовая жизнь певчих птиц. Размножение и постэмбриональное развитие лесных воробьиных птиц Европейской части СССР. Л.: Изд-во Ленинградского университета им. Жданова. 282 с.
- Мальчевский А.С. 1976. Звуковое общение животных (на примере птиц) // Вестник Ленинградского университета. Вып. 21. С. 19–30.
- Марова И.М., Антипов В.А., Иваницкий В.В. 2015а. Аномальные климатические явления и горизонтальный перенос вокальных моделей у восточного соловья (*Luscinia luscinia*) // Доклады Академии наук. Т. 463. Вып. 1. С. 120–123.
- Марова И.М., Иваницкий В.В., Вепринцева О.Д. 2010. Индивидуальная, популяционная и географическая дифференциация рекламной песни садовой камышевки (*Acrocephalus dumetorium*, Sylviidae) // Зоол. журн. Т. 89. Вып. 6. С. 724–740.
- Марова И.М., Шипилина Д.А. 2015. Гибридные зоны у птиц: морфологические, биоакустические и генетические аспекты. // XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии. (Алматы, 18–24 августа 2015 г.). Т. 2. Доклады. С. 373–395.
- Марова И.М., Ивлиева А.Л., Вепринцева О.Д., Иваницкий В.В. 2015б. Сравнительный анализ дифференциации песни восточного (*Luscinia luscinia*) и южного (*Luscinia megarhynchos*) соловьев на пространстве их ареалов // Зоол. журн. Т. 94. Вып. 6. С. 1–10.
- Марова И.М., Шипилина Д.А., Фёдоров В.В., Алексеев В.Н., Иваницкий В.В. 2016. Гибридизация восточно-европейской и сибирской теньковок (*Phylloscopus collybita abietinus* — *Ph. c. tristis*): комплексный ана-

- лиз зоны симпатрии на Южном Урале // Орнитология. Вып. 40. С. 27–45.
- Паевский В.А. 2008. Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц. М.: Тов-во научн. изданий КМК. 235 с.
- Панов Е.Н., Рубцов А.С., Монзиков Д.Г. 2003. Взаимоотношения двух видов овсянок (*Emberiza citrinella*, *E. leucocephalus*), гибридизирующих в зонах перекрывания их ареалов // Зоол. журн. Т. 82. Вып. 4. С. 470–484.
- Панов Е.Н. 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 512 с.
- Промптов А.Н. 1930. Географическая изменчивость песни зяблика (*Fringilla coelebs* L.) в связи с общими вопросами сезонных перелетов птиц // Русский Зоол. журн. Т. 10. Вып. 3. С. 17–42.
- Рубцов А.С. 2007. Изменчивость песни обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белощапочной (*E. leucocephalus*) овсянок как показатель структуры популяций и эволюционной истории видов // Зоол. журн. Т. 86. Вып. 7. С. 863–876.
- Симкин Г.Н., Ильичёв В.Д. 1965. Географическая изменчивость голоса животных как экологическая и эволюционная проблема // Зоол. журн. Т. 43. Вып. 4. С. 483–493.
- Симкин Г.Н. 1983. Типологическая организация и популяционный филогенез песни у птиц // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 88. Вып. 1. С. 15–28.
- Симкин Г.Н. 1990. Певчие птицы. Справочное пособие. М.: Лесная промышленность. 399 с.
- Симкин Г.Н., Штейнбах М.В. 1988. Песня зяблика и вокальные микрогруппировки у птиц // Орнитология. Вып. 23. С. 175–182.
- Синежук Е.Б., Кречмар Е.А. 2010. Географическая изменчивость демонстративной песни обыкновенной чечевицы (*Carpodacus erythrinus*) // Зоол. журн. Т. 89. С. 1–14.
- Соколов Л.В. 1991. Филопатрия и дисперсия птиц // Труды Зоол. Института АН СССР. Т. 230. Ленинград. 232 с.
- Шамов И.К. 1876. Наши певчие птицы. Их жизнь, ловля и правильное содержание в клетках. 1-е издание. М.: типография В.М. Саблина. 104 с.
- Яблоновская-Грищенко Е.Д. 2005а. Каталог типов песен зяблика Каневского природного заповедника // Заповідна справа в Україні. Т. 11. Вып. 1. С. 39–45.
- Яблоновская-Грищенко Е.Д. 2005б. Каталог песен зяблика центральной части Сеймского регионального ландшафтного парка // Заповідна справа в Україні. Т. 11. Вып. 2. С. 24–30.
- Яблоновская-Грищенко Е.Д., Грищенко В.Н. 2006. До питання стабільності територіальних комплексів типів пісень зяблика // Заповідна справа в Україні. Т. 12. Вып. 2. С. 53–58.
- Яблоновская-Грищенко Е.Д., Грищенко В.Н. 2007. Дialeкты песни зяблика на территории лесной и лесостепной зон Украины и региона Украинских Карпат // Беркут. Т. 16. Вып. 1. С. 141–155.
- Яблоновская-Грищенко Е.Д., Грищенко В.Н. 2010. Комплекс песен зяблика г. Киева и его территориальные связи // Беркут. Т. 19. Вып. 1–2. С. 161–172.
- Baker M.C. 1975. Song dialects and genetic differences in white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys*) // Evolution. No. 29. P. 226–241.
- Baker M.C., Cunningham M.A. 1985. The biology of bird-song dialects // Behavioral and Brain Sciences. Vol. 8. P. 85–133.
- Baptista L.F. 1975. Song dialects and demes in sedentary populations of the white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*) // University of California Publications in Zoology. No. 105. P. 1–52.
- Becker J. 2007. Nachtigallen *Luscinia megarhynchos*, Sprosser *L. luscinia* und ihre Hybriden im Raum Frankfurt (Oder) — weitere Ergebnisse einer langjährigen Beringungsstudie // Vogelwarte. Bd 45. S. 15–26.
- Beecher M.D., Brenowitz E.A. 2005. Functional aspects of song learning in songbirds // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 20. No. 3. P. 143–149.
- Bensch S., Helbig A.J., Salomon M., Seibold I. 2002. Amplified fragment length polymorphism analysis identifies hybrids between two subspecies of warblers // Molecular Ecology. Vol. 11. No. 3. P. 473–481.
- Bjerke T.K., Bjerke T.H. 1981. Song dialects in the redwing *Turdus iliacus* // Ornis Scandinavica. No. 12. P. 40–50.

- Byers B. 1996. Geographic variation of song forms within and among chestnut-sided warbler populations // *Condor*. Vol. 113. P. 288–299.
- Bjorklund D.M. 1989. Microgeographical variation in the song of the Scarlet Rosefinch, *Carpodacus erythrinus* // *Ornis Scand*. No. 20. P. 255–264.
- Catchpole C.K., Slater P.J.B. 2008. Bird song. Biological themes and variation. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge. 348 p.
- Conrads K., Conrads W. 1971. Regionaldialekte des ortolans (*Emberiza hortulana*) in Deutschland // *Vogelwelt*. No. 92. P. 81–100.
- Eriksson D. 1991. The significance of song for species recognition and mate choice in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *Acta Universitatis Upsaliensis*. No. 311. P. 23–35.
- Haavie J., Borge T., Bures S., Garamszegi L.Z., Lampe H.M., Moreno J., Qvarnström A., Török J., Sætre G.-P. 2004. Flycatcher song in allopatry and sympatry — convergence, divergence and reinforcement // *Journal of Evolutionary Biology*. No. 17. P. 227–237.
- Hansen P. 1979. Vocal learning: its role in adapting sound structures to long-distance propagation and a hypothesis on its evolution // *Animal Behaviour*. Vol. 27. P. 270–271.
- Helb H.-W., Dowsett-Lemaire F., Bergmann H.-H., Conrads K. 1985. Mixed Singing in European Songbirds — a Review // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. No. 69. P. 27–41.
- Ince S.A., Slater P.J.B., Weismann C. 1980. Changes with time in the songs of a population of chaffinches // *Condor*. Vol. 82. P. 285–290.
- Hultsch H., Todt D. 2004. Approaches to the mechanisms of song memorization and singing provide evidence for a procedural memory // *Annals of the Brazilian Academy of Sciences*. Vol. 76. No. 2. P. 219–230.
- Latruffe C., McGregor P.K., Tavares J.P., Mota P.G. 2000. Microgeographic variation in corn bunting (*Miliaria calandra*) song, quantitative and discrimination aspects // *Behaviour*. No. 137. P. 1241–1255.
- Lille R. 1988. Species-specific song and mixed singing of nightingale and thrush nightingale (*Luscinia megarhynchos*, *L. luscinia*) // *Journal für Ornithologie*. Bd 129. No. 2. S. 133–159.
- Lucanus. 1907. Lokale Gesangserscheinungen und Vogeldialekte, ihre Ursachen und Entstehung // *Ornithol. Monatsber*. S. 7–8 (цит. по Мальчевский, 1958).
- Luther D., Baptista L. 2009. Urban noise and the cultural evolution of bird songs // *Proc. R. Soc. B* (2010). No. 277. P. 469–473
- Marler F., Tamura M. 1962. Song «Dialects» in Three Populations of White-Crowned Sparrow // *Condor*. Vol. 64. P. 318–337.
- 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 // N. Rodríguez, J. García, J.L. Copete. (Coord.). *El Mosquitero ibérico*. Grupo Ibérico de Anillamiento. León. P. 119–139.
- Marova I., Shipilina D., Fedorov V., Alekseev V., Ivanitskii V. 2017. Interaction between Common and Siberian Chiffchaff in a contact zone // *Ornis Fennica*. Vol. 94. P. 66–81.
- McGregor P.K. 1980. Song dialects in the corn bunting (*Emberiza calandra*) // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. No. 54. S. 285–297.
- Mundinger P.C. 1982. Microgeographic and macrogeographic variation in acquired vocalization of birds // *Acoustic communication in birds*. Vol. 2. D.E. Kroodsma, E.H. Miller (Eds.). Academic Press, N.Y. P. 147–208.
- O’Loughlen A.L., Merrill L., Rothstein S.I. 2013. Fidelity of song imitation and stability of dialect songs in brown-headed cowbirds // *Condor*. Vol. 115. No. 3. P. 677–686.
- Osiejuk T., Bielecka A., Skierczyński M. 2012. What exactly is “local song” in a population of Ortolan Buntings with a common dialect? // *Journal of Ethology*. No. 30. P. 133–142.
- Osiejuk T.S., Ratynska K., Cygan J.P., Dale S. 2003. Song structure and repertoire variation in Ortolan Bunting (*Emberiza hortulana* L.) from isolated Norwegian population // *Annales Zoologici Fennici*. No. 40. P. 3–16.
- Petruskova T., Diblíková L., Pipek P., Petrussek A. 2015. A review of the distribution of Yellowhammer (*Emberiza citrinella*) dialects in Europe reveals the lack of a clear macrogeographic pattern // *Journal of Ornithology*. No. 156. P. 263–273.
- Rutkowska-Guz J.M., Osiejuk T.S. 2004. Song structure and variation in Yellowhammers *Emberiza citrinella* from western Poland // *Polish Journal of Ecology*. Vol. 55. No. 3. P. 333–345.

- Samokhvalova A.V., Marova I.M., Antipov V.A., Ivanitskii V.V. 2017. Long-term dynamics of song types in the repertoire of the Moscow urban population of the Thrush Nightingale (*Luscinia luscinia*) // Abstr. 17th IBAC Congress, India, Haridwar. P. 39.
- Shipilina D., Serbyn M., Ivanitskii V., Marova I., Backström N. 2017. Patterns of genetic, phenotypic, and acoustic variation across a chiffchaff (*Phylloscopus collybita abietinus / tristis*) hybrid zone // Ecol Evol. No 7. P. 2169–2180. <https://doi.org/10.1002/ece3.2782>
- Slater P.J.B., Ince S.A., Colgan P.W. 1980. Chaffinch song types: Their frequencies in the population and distribution between repertoires of different individuals // Behaviour. Vol. 75. P. 207–218.
- Sorjonen J. 1986. Mixed singing and interspecific territoriality — consequences of secondary contact of two ecologically and morphologically similar nightingale species in Europe // Ornithologia Scandinavica. Vol. 17. No. 1. P. 53–67.
- Sorjonen J. 1987. Temporal and spatial differences in traditions and repertoires in the song of the thrush nightingale (*Luscinia luscinia*) birds // Behaviour. No. 102. P. 196–212.
- Thielcke G. 1969. Geographic variation in bird vocalizations // Bird Vocalizations. R.A. Hinde (ed.). Cambridge: Cambridge University Press. P. 310–339.
- Thielcke G. 1986. Constant proportions of mixed singers in tree creeper populations (*Certhia familiaris*) // Ethology. No. 72. P. 154–164.
- Vokurkova J., Petruskova T., Reifova R., et al. 2013. The causes and evolutionary consequences of mixed singing in two hybridizing songbird species (*Luscinia* spp.) // PLoS ONE. Vol. 8. No. 4. e60172. doi,10.1371/journal.pone.0060172.

Дискуссионные вопросы орнитологии. К 100-летию А.К. Рустамова (1917–2005).

Труды Мензбировского орнитологического общества, том 3. С. 138–156.

Debatable Questions of Ornithology. To the 100-years of A.K. Rustamov (1917–2005).

Archives of the Menzbier Ornithological Society, Volume 3. Moscow: KMK Scientific Press. 2017. P. 138–156.

Атлас гнездящихся птиц Европейской России и вечные вопросы фаунистики

М.В. Калякин, О.В. Волцит

*Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ,
ул. Большая Никитская, 2, Москва, 125009, Россия
e-mail: kalyakin@zmmu.msu.ru; voltzit@zmmu.msu.ru*

С 2011 г. российские орнитологи и любители птиц участвуют в реализации глобального европейского проекта по созданию Второго атласа гнездящихся птиц Европы (Second European Breeding Bird Atlas, EBBA2), собирая данные для включения в него территории европейской части России (3960 тыс. км², т.е. почти 40% площади Европы). Полученные сведения не только войдут в европейский атлас, но будут опубликованы и в виде Атласа гнездящихся птиц Европейской России. Создание такого атласа смело можно считать новым этапом фаунистических исследований в нашей стране.

Фаунистика и в советский период была, и сейчас остаётся едва ли не самым популярным направлением отечественной орнитологии. Изучение состава видов птиц, обитающих на конкретных территориях, началось не только до появления на научной арене великолепной плеяды советских орнитологов, но и задолго до появления самого Советского Союза. Можно полагать, что вопрос о том, кто из птиц где живёт, возник у зоологов едва ли не раньше, чем появились первые научные описания их видов. И с уверенностью можно констатировать, что обращение к данной тематике весьма популярно по сей день — достаточно познакомиться с составом тезисов и докладов крупных советских и российских орнитологических конференций. При этом работ, акцентирующих внимание собственно на проблемах фаунистики, как научной дисциплины, напротив, очень немного (Белик, 2001, 2006; Давыгора, 2001; Рябицев, 2001; Орнитогеография Паларктики..., 2009; Коблик и др., 2011; Назаренко, 2012). Видимо интерес к вопросу о пространственном распределении птиц представляется настолько очевидным, что «тут и обсуждать нечего»...

Достижению той же цели — выяснению современных очертаний ареалов птиц — посвящён и проект по созданию Атласа гнездящихся птиц Европейской России. Опыт, накопленный координаторами проекта в ходе его реализации, позволяет привести здесь некоторые соображения о роли и месте данного мероприятия в канве отечественных фаунистических исследований, а также высказать некоторые общие суждения о проблемах отечественной фаунистики. Цели нашего сообщения можно сформулировать так: 1) охарактеризовать создание атласа гнездящихся птиц европейской части России как новый этап фаунистических исследований с точки зрения решения главной задачи — выявления реального распределения видов птиц в пространстве и 2) изложить наши соображения о путях и перспективах развития фаунистики в РФ.

Atlas of breeding birds of European Russia and general themes of bird fauna researches

M.V. Kalyakin, O.V. Voltzit

Zoological museum of Lomonosov Moscow State University
e-mail: kalyakin@zmmu.msu.ru; voltzit@zmmu.msu.ru

Russian ornithologists and volunteers (birdwatchers) take part in Pan-European project EBBA2 (Second European Breeding Birds Atlas) from 2011 and now are not far from its final point: both European Atlas and Russian atlas have to be published in 2020. The history of study of birds distribution is very long in our country. Bird Atlasing work consists a new stage of fauna investigations in Russia where we have a strong imbalance between a huge size of country and low number of ornithologists. The attempt to organize a quick (c. seven years) survey of bird fauna of European Russia seems very difficult, but it was done rather successfully: 2/3 of c. 1800 squares 50 on 50 kms were investigated up to beginning 2017. As a result we will have a good base for future additions and corrections, especially for low-covered areas and for rare birds as well as for birds which is not easy revealing. We also will have a bulk of materials for future comparisons of birds distribution and abundance: we hope that the Second Russian Bird Atlas will be prepared after c. 20 years possibly for all country of for its main area, including some regions in its Asian part. Preliminary results of project's implementation already show on several ideas for future. It is clear that we need in more detail data on bird distributions in regions, and this topic is a good object for activity of local ornithological plus birdwatching communities. It is also clear that results of the project should be a good start-point for the monitoring of fauna and abundance of birds. We are sure that one of main result of our work during several last years consists in idea about a new general approach to study of bird distribution in Russia: we means that a common collating of data about records of birds has to be the object of more and more active acting of birdwatchers (their number should grow and it will be) who will put these materials in open storages (web-sites and portals). And we already have several ones, rather popular and helpful for atlas works. We prefer to treat a collecting of data about bird records as a first, basal stage of investigations oriented on such topics as zoogeography and history of bird distribution, habitat and landscape choice of birds, study of their biology (natural history), etc.

К истории вопроса

Историю российской (а в определённый период советской) орнитологии можно рассматривать как историю создания всё более полных региональных фаунистических сводок, в которых данные о пространственном размещении птиц составляли основу для рассмотрения других аспектов их биологии (Мензбир, 1893–1895; Дементьев

и др., 1951–1954; Иванов и др., 1951–1960; Птицы СССР..., 1982 и последующие тома данной серии). Региональные сводки появлялись в России фактически с XVIII в., если считать таковыми работы П.С. Палласа и его современников. В 1802 г. была опубликована диссертация И.А. Двигубского, посвящённая птицам Московской губернии (Зубакин, 2004) и положившая начало московской орнитологии. Пожалуй,

наиболее полный на сегодняшний день обзор фаунистических исследований, выполненных на территории СССР, содержится в первом томе незаконченной сводки по фауне России и сопредельных регионов (Птицы СССР..., 1982). В последние десятилетия привычный, «классический» подход к обнаружению фаунистических данных привёл к публикации нескольких томов указанной выше монографии, выходу в свет нескольких региональных фаунистических сводок, многочисленным публикациям в журналах и сборниках трудов конференций и совещаний, а также к появлению специализированных журналов, посвящённых в основном или во многом региональной фаунистике («Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири», а теперь «Фауна Урала и Сибири», «Стрепет», «Дальневосточный орнитологический журнал», «Байкальский орнитологический журнал» и др.). Был продолжен международный проект по созданию карт распространения отдельных видов, максимально полно учитывающих все имеющиеся материалы, накопленные за всю историю их изучения («Atlas der Verbreitung palaearktischer Vögel»). В последние годы проводится работа по созданию набора карт, отражающих современное распространение птиц РФ (Е.А. Коблик, А.А. Мосалов, Я.А. Редькин — перс. сообщ.); его первые результаты использованы при издании трёхтомного фотоопределителя птиц Европейской России (Полный..., 2014). Нельзя не отметить и результаты проектов, осуществляемых общественными организациями, например, программу по обследованию, выделению и охране Ключевых орнитологических территорий, проводимую Союзом охраны птиц России (<http://www.rbcu.ru/programs/54/>).

Наряду с этим в последние полвека возникали и новые формы сбора, анализа и обнаружения результатов фаунистических

изысканий: увидели свет несколько атласов птиц (Состояние популяций..., 2003; Птицы Москвы и Подмосковья, 2006; Нумеров и др., 2013; Барановский, Иванов, 2016), а также атлас, отражающий распространение конкретной группы птиц в конкретной природной зоне (Лаппо и др., 2012) и аккумулирующий все известные данные о местах их обнаружения за всю историю орнитологических исследований (для удобства такой вариант атласа птиц можно было бы назвать «историческим атласом»). И уже весьма значительный объём фаунистических данных обнаружен в журналах, публикующих результаты наблюдений любителей птиц. В первую очередь такой опыт накапливается в Московском регионе, где дважды в год выходит журнал «Московка» (см. сайт Программы «Птицы Москвы и Подмосковья» www.birdsmoscow.net.ru), однако в различной форме сообщества любителей орнитологических наблюдений формируются и в других регионах (Тверской, Ульяновской, Ярославской областях, Чувашии). Результаты наблюдений участников этих сообществ в первую очередь относятся к разряду фаунистики. Последним на сегодня вариантом накопления и представления фаунистических данных, также сформировавшимся в самое последнее время в связи с активной компьютеризацией научной деятельности и появлением электронных публикаций в Интернете, стали фаунистические сайты и системы онлайн-регистрации данных о встречах птиц, собираемых как любителями, так и профессионалами (database.ru-birds.ru/ru_RU/; erbirds.ru; sibirds.ru; birds.kz; birds.uz и др.). Анализ этого варианта фаунистических публикаций чрезвычайно интересен, однако выходит за рамки настоящей статьи. Остановимся на обсуждении специфики такого жанра, как атласы распространения птиц.

Под атласами птиц, прежде всего — гнездящихся птиц, хотя появляются и атла-

сы зимующих видов, и «круглогодичные» (например, Атлас птиц города Москвы; 2014), — принято понимать коллекции карт распространения видов птиц конкретной территории, удовлетворяющие двум условиям: используемые для их составления данные собраны в определённый, по возможности короткий временной интервал; данные собраны на всей интересующей создателей атласа территории за счёт её относительно равномерного обследования с использованием сходных методов, для чего означенную территорию принято делить на квадраты равного размера. Обычно для этого используют сетку в поперечной цилиндрической проекции Меркатора (UTM), основной картографической единицей в которой являются квадраты 100×100 км, которые в дальнейшем делят на четыре квадрата 50×50 км. Смысл использования квадратов состоит не только в обеспечении равномерного обследования территории, но и в том, что на финальных картах распространение видов показано набором символов, отражающих наличие и/или статус и обилие конкретного вида во всех квадратах анализируемой территории (например, Hagemeijer, Blair, 1997; Атлас птиц города Москвы, 2014). Два указанных параметра — «одномоментность» и равномерность обследования территории — и составляют главную специфику метода «атласных работ», становление и всё более широкое распространение которых в мире, прежде всего в Европе, Северной Америке, Южной Африке и Австралии, началось примерно 50–60 лет назад.

Создание «поквадратных» атласов постепенно превратилось в рутинное по методам выполнения мероприятие в тех странах, где существуют и действуют сообщества профессионалов и любителей достаточной численности. В обзоре, опубликованном почти 10 лет назад (Dunn, Weston, 2008), рассмотрены 272 атласа наземных птиц, вышед-

ших на тот момент в 50 странах Европы, Северной Америки и Австралии и охвативших в общей сложности 31,4% территории суши. В последующие годы работы этого профиля продолжали расширяться, можно предположить, что на сегодня число атласов птиц в мире увеличилось по сравнению с указанной цифрой, по крайней мере, вдвое.

В отечественной практике данный вариант фаунистических исследований до недавнего времени оставался непопулярным, что очевидным образом объясняется дисбалансом между огромным размером территории страны и относительно очень небольшим числом орнитологов (отнюдь не все профессиональные орнитологи увлекаются фаунистикой) и любителей птиц (бёрдвотчеров). Участие российских орнитологов в создании европейского атласа гнездящихся птиц в 1990-е гг. было первым подобным мероприятием в нашей практике и, несмотря на значительные усилия нескольких наблюдателей, привело к тому, что на обширной территории Европейской России им удалось «закрыть» только её очень небольшую часть (Hagemeijer, Blair, 1997; Атлас гнездящихся птиц ..., 2003).

В 1999 г. при Зоологическом музее МГУ имени М.В. Ломоносова начала действовать программа «Птицы Москвы и Подмосковья» — фактически клуб бёрдвотчеров, объединивший несколько сотен человек, с разной степенью активности наблюдающих за птицами и согласившихся на то, что сведения об их наблюдениях будут собраны в общей базе данных, обработаны и опубликованы. Подробнее о деятельности Программы и её публикациях можно узнать на соответствующем сайте (www.birdsmoscow.net.ru). В контексте обсуждения атласов птиц отметим, что первый атлас птиц Московского региона (Атлас. Птицы Москвы и Подмосковья, 2006) не был ат-

ласом в полном смысле слова, поскольку при его создании мы использовали не результаты равномерного обследования территории Москвы и области, а только конкретные сведения о регистрации птиц в регионе, накопившиеся в базе данных Программы за первые 5 лет её деятельности. Указанное издание стало первым обобщением результатов наблюдений московских орнитологов, наглядно продемонстрировавшим необходимость более систематического и равномерного обследования всей площади региона. С учётом полученного опыта, а также опыта европейских коллег, в период с 2006 по 2011 г. были проведены работы по составлению атласа птиц города Москвы (в границах кольцевой автодороги) — на этот раз с соблюдением ставших уже классическими методов «поквадратного» обследования всей его территории (Атлас птиц города Москвы, 2014). Отметим, что московский атлас, как и ещё три атласа, выполненные с соблюдением соответствующих методических установок — Воронежа, Рязани и Калининграда (Нумеров и др., 2013; Барановский, Иванов, 2016; Лыков, Гришанов, в печати), представляют собой атласы городов, т.е. относительно небольших по площади выделов.

В этих условиях согласие в 2010 г. М.В. Калякина и А.Л. Мищенко, представлявших на тот момент Россию в Европейском совете по учётам птиц (European Bird Census Council), принять участие в проекте создания Второго европейского атласа гнездящихся птиц выглядело достаточно авантюрным заявлением. М.В. Калякин при этом полагался на уже имевшийся опыт организации работ по составлению атласа Москвы, а также на то, что в России с 1990-х гг. появилось и стало постепенно увеличиваться сообщество любителей наблюдений за птицами. Было очевидно, что «закрыть» всю территорию

европейской части России, ориентируясь на принятый для европейского атласа размерный стандарт квадратов (50 на 50 км, для нашей территории это почти 1900 квадратов), не получится. Первоначально мы полагали, что если в ходе российского проекта удастся обработать треть из указанного числа квадратов, то это можно будет считать положительным результатом, заметно превосходящим «результат» России в первом европейском атласе 1997 г. издания. Кроме того, участие в европейском проекте позволяло познакомиться с методологией таких работ, создать базу для последующих уточнений картины современного распространения птиц на нашей территории и, что также было важной задачей, оценить возможность скоординированной реализации столь крупного проекта силами наших орнитологов и любителей. При этом перед нами стояла и стоит та же задача, что и перед общеевропейским проектом — фиксация с максимально возможной степенью детализации современного распространения и обилия гнездящихся видов, т.е. создание базы как для дальнейших фаунистических исследований, включающих слежение за изменением распространения птиц, так и для научного анализа и для сохранения редких видов. Наконец, планировалось и планируется использовать при составлении атласа и самые современные наработки по моделированию ареалов птиц, применяемых для случаев неполного обследования территорий (Herrando et al., 2017). Не погружаясь в детали, охарактеризуем этот подход следующим образом: зная места достоверного обитания конкретного вида в гнездовой период, имея доступ к многочисленным (сотни) параметрам, характеризующим биотические и абиотические свойства этих точек, и располагая соответствующими компьютерными программами, можно определить места предполагаемого обитания этого вида —

т.е. получить картину его потенциального распространения (рис. 1). Отметим, что при публикации российского атласа в него будут включены два варианта карт: карты реально выявленного размещения птиц и, для обычных и относительно обычных видов, — результаты компьютерного моделирования их ареалов, т.е. гипотеза об их распределении в пространстве для участков, на которых непосредственное обследование территории провести не удалось.

Более подробно о начальных этапах реализации проекта сказано в нашей предыдущей публикации (Калякин, Волцит, 2015), здесь мы хотели бы сфокусироваться на тех его аспектах, которые принципиально отличают работы по созданию атласа от большей части фаунистических работ, выполнявшихся ранее и выполняемых сейчас в России.

Почему создание атласа птиц Европейской России можно считать новым этапом развития фаунистических исследований?

Положительные результаты

Как уже было сказано, в ходе реализации проекта была сделана попытка провести обследование гигантской территории европейской части России в ограниченный период времени — за 7 лет, с 2011 по 2017 г., с использованием данных, накопленных с 2005 г. Очевидно, что это первый такого рода эксперимент в истории отечественной орнитологии, и хотя не удалось полностью обследовать всю территорию, полученный опыт может и должен быть использован в будущем (возможно — ближайшем) не только для этой части суши, но и при создании атласов ряда регионов в азиатской части РФ.

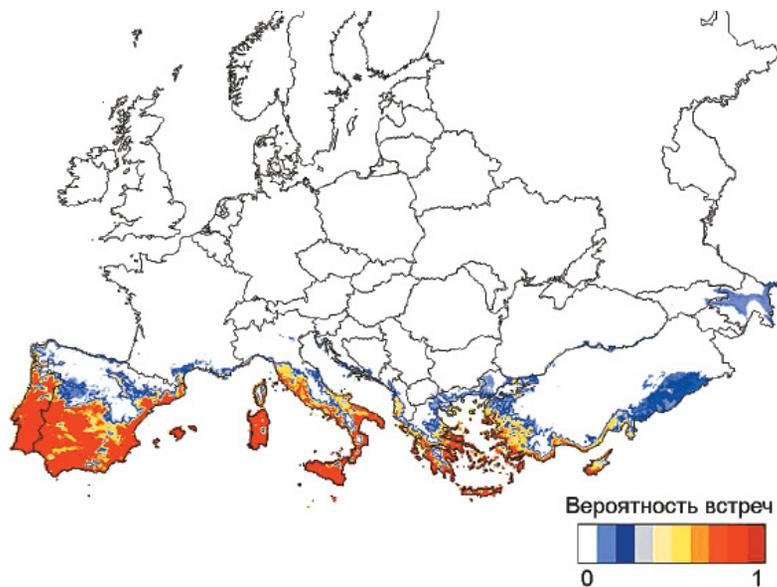


Рис. 1. Пробная карта распространения средиземноморской славки (*Sylvia melanocephala*), смоделированная по результатам «часовых» учётов в квадратах размером 10 на 10 км (из Herrando et al., 2017).

Fig. 1. Pilot 10×10 km modelled map for the Sardinian warbler (*Sylvia melanocephala*) using ensemble predictions of different algorithms to develop SDMs.

Для европейской части России обследование «удалось» примерно на две трети: к началу последнего полевого сезона действия проекта (апрель 2017 г.) мы перевалили за цифру «1100 обследованных квадратов», имея в виду, что степень их обследованности, конечно же, разнится, и иногда весьма существенно (рис. 2). Здесь уместно ещё раз поблагодарить работающих в заповедниках и национальных парках орнитологов, откликнувшихся на наше приглашение к участию в проекте, и лично В.Б. Степанищого, поддержавшего наше обращение к сотрудникам ООПТ. В результате уже на начальном этапе реализации проекта у нас появились своеобразные опорные точки, для которых были составлены орнитологические описания нескольких десятков квадратов. Это, во-первых, придало другим участникам работ уверенности в том, что у нас есть «каркас» в виде разбросанной по территории ЕР сети уже обследованных квадратов, что было крайне важно на начальном этапе реализации проекта. Во-вторых, в результате многолетнего накопления сведений о птицах охраняемых территорий заповедники и национальные парки были и остаются наиболее изученными в орнитологическом плане участками, представляя собой образец полноты выявления фауны гнездящихся птиц для соответствующих регионов.

Очевидно, что степень полноты орнитологических описаний других квадратов (собрание описаний всех обследованных квадратов см. в электронных ежегодниках «Фауна и население птиц Европейской России», №№ 1–8, 2013–2017) в целом была пропорциональна таким показателям, как длительность проведённых на них наблюдений и степень охвата наблюдениями разных периодов гнездового цикла, степень охвата территории квадрата и всего спектра представленных в нём биотопов, знакомство наблюдателей с территорией и местной фауной, квалифи-

кация и число наблюдателей. Часть этих параметров, в свою очередь, зависит от степени удалённости квадратов от научных центров и от возможности относительно быстрых перемещений наблюдателей по территории квадрата.

В итоге, как и следовало ожидать, к моменту окончания проекта у нас будет собрана коллекция квадратов от совершенно не обследованных до обследованных со всей возможной полнотой в течение многих лет. Соответственно, показатели, которые будут включены в атлас (гнездовой статус — 16 градаций, определяющих одну из трёх категорий определения статуса: «гнездится», «вероятно гнездится», «возможно гнездится», и оценка численности птиц по логарифмической шкале), будут выявлены с различной степенью достоверности как для разных квадратов, так и для разных видов в каждом из них.

С одной стороны, полного и в равной степени подробного обследования всей территории не получилось и за оставшееся до окончания проекта время не получится. С другой — запланированные изначально показатели значительно перекрыты, а достигнутый результат представляется нам близким к максимально возможному на сегодняшний день. К сожалению, несколько высококвалифицированных профессионалов, хорошо знающих «свои» регионы, не смогли или не захотели принять участие в составлении атласа — с их помощью итоговый показатель покрытия территории был бы выше и приблизился бы если не к 100, то к 90-процентному уровню. В остальном было сделано, кажется, всё возможное для осуществления ударного обследования почти всей (!) территории европейской части России в ограниченный период времени. Подготовка собственно атласа началась, но мы не станем разбирать здесь её нюансы — часть из них пока только вырисовывается. Однако три важнейших результата

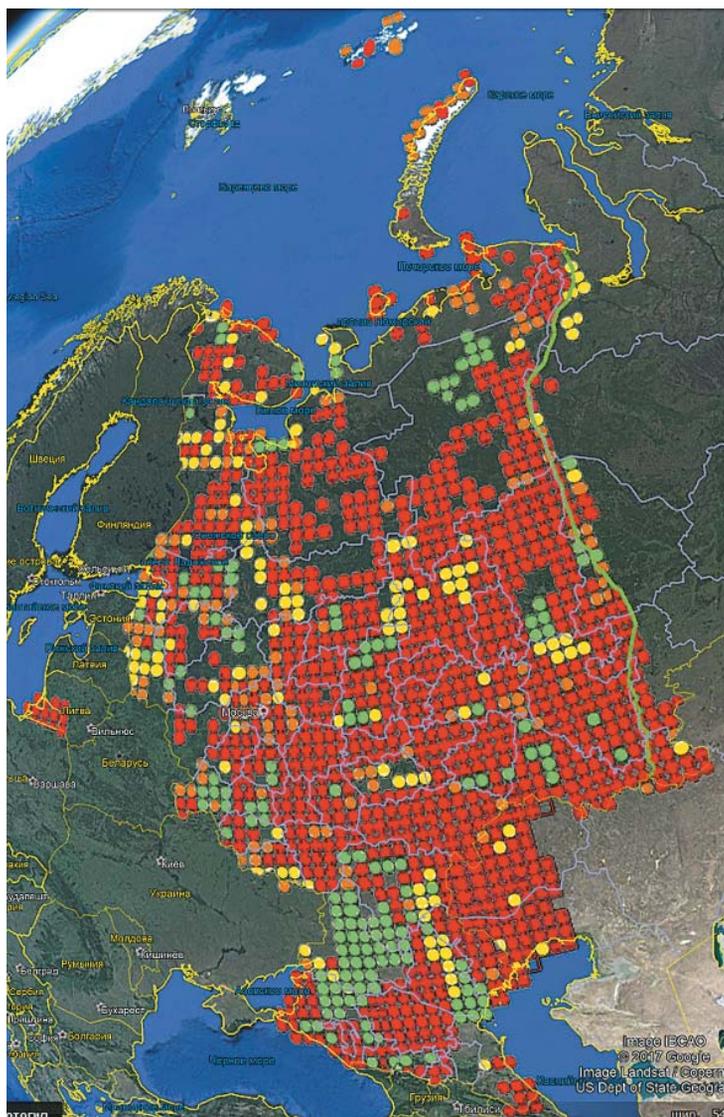


Рис. 2. Степень обследованности территории европейской части России и европейской части Казахстана на конец сентября 2017 г.

Обозначения: красные квадраты — получены списки видов птиц с указанием статуса и с оценкой численности; оранжевые — получены списки видов птиц с указанием статуса, но без оценки численности; жёлтые — получены сведения по отдельным видам; зелёные — ожидается получение отчётов.

Fig. 2. A marked map of Russia with squares for which reports have been received. The map was last updated in September 2017.

Red dots — complete data are available for the square (the species list with the breeding status and estimate of abundance); orange dots — qualitative data are available for the square (the species list with the breeding status); yellow dots — data for a part of the square are available; green dots — data have been promised.

проекта уже представляются нам вполне очевидными.

Во-первых, проект оказался выполнимым. Полученные данные, к тому же на фоне аналогичных сведений для остальной Европы (в российском издании атласа будут приведены уменьшенные итоговые карты для всей территории континента), в

целом отражают распространение, статус и обилие гнездящихся птиц Европейской России (рис. 3). Во-вторых, мы получили результаты крупного эксперимента с условным названием «Что мы знаем о распространении наших гнездящихся птиц?». Его результаты отчасти будут разобраны ниже.

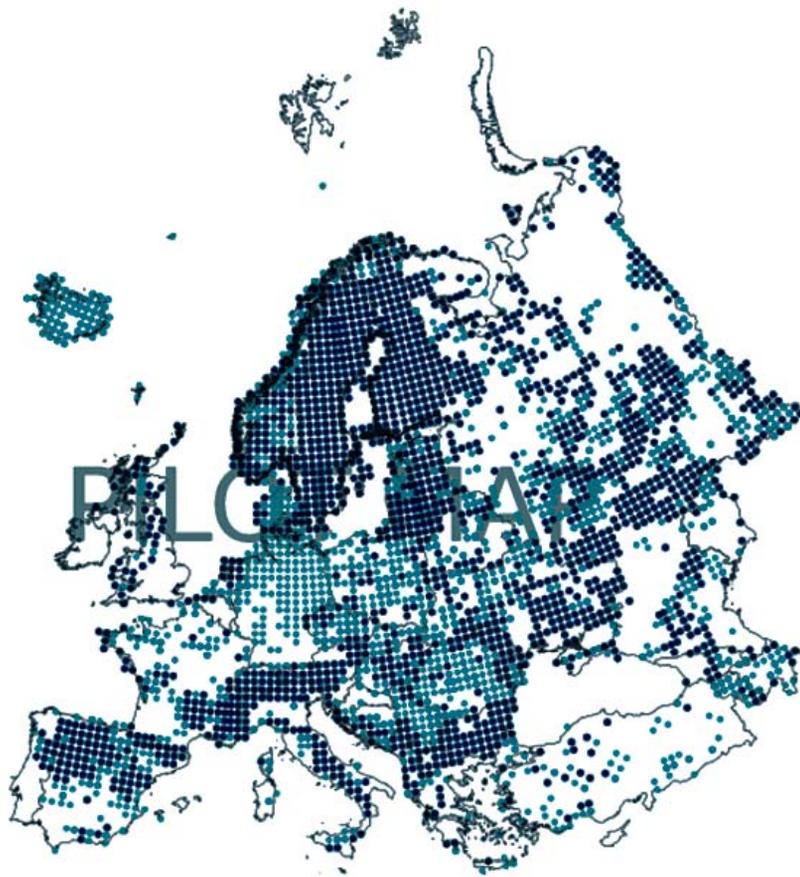


Рис. 3. Пробная карта распространения обыкновенной каменки (*Oenanthe oenanthe*), подготовленная по материалам, собранным к весне 2017 г. Категории гнездования — доказанное (тёмно-синие точки), вероятное (светло-синие) и возможное (голубые) (из <http://mapviewer.ebba2.info/?species=Oenanthe%20oenanthe>).

Fig. 3. Pilot map of distribution of Northern Wheatear (*Oenanthe oenanthe*) from the second European Breeding Bird Atlas using data updated in spring 2017.

Dark-blue dots — confirmed breeding; blue dots — possible breeding; light-blue dots — probable breeding.

Наконец, мы явно близки к получению и третьего важного результата: создана база как для дополнений (ликвидации «белых пятен») и уточнений, так и для фиксации последующих изменений в распределении птиц, т.е. основа для последующего мониторинга. В европейской практике принято повторять мероприятия по составлению атласов примерно раз в 20–30 лет, и в 2020 г. (год публикации и российского, и европейского атласов) у нас появится возможность сравнить современные ареалы более чем 500 видов птиц с таковыми примерно 25-летней давности. К сожалению — только для зарубежной Европы, поскольку, как уже было сказано, в первом европейском атласе территория России выглядит настолько недоисследованной, что провести соответствующие сравнения для большинства видов не получится. А вот через 20–25 лет, когда будем надеяться, российские орнитологи составят Второй атлас гнездящихся птиц России, не обязательно только Европейской, такая возможность появится.

Что не удалось добиться при создании атласа и какие уроки из этого можно извлечь?

Помимо недоступного при наших силах и средствах полного обследования всей территории, не удалось достичь и равной степени обследованности квадратов. Как уже было сказано, участки, на которых много лет работают или живут орнитологи (ООПТ, полевые стационары РАН и вузов, и пр.), могут считаться эталонами полноты выявления гнездящихся здесь видов, в том числе редких, приуроченных к специфическим биотопам (часто это синонимы), гнездящихся здесь нерегулярно или обнаруживающих своё присутствие только в относительно короткие периоды времени.

Остановимся чуть подробнее на обследовании территорий, которые наблюдатели посещали в ходе целенаправленных выез-

дов на «незакрытые» квадраты. Понятно, что при невозможности периодических экспедиционных выездов такие квадраты в большинстве случаев были обследованы однократно, а значит, задача выявления присутствия и определения статуса для рано и поздно гнездящихся видов не могла быть решена в полном объёме. Также очевидна высокая вероятность пропуска редких видов или видов, гнездящихся в строго определённых и ограниченных по площади биотопах. Конечно, важную роль в таких случаях играла квалификация и число наблюдателей, в частности — знание голосов птиц. Все перечисленные факторы приобретают при кратковременных обследованиях обширных территорий ещё большее значение именно потому, что приходится «работать на скорость» и постоянно решать вечную дилемму фауниста: что продуктивнее — потратить больше времени, обследуя конкретный участок и повышая детальность поиска, или успеть за тот же временной интервал переместиться по двум-тремя точкам, повышая вероятность встречи с видами, неравномерно распределёнными по квадрату? Очевидно, что каждый наблюдатель решает эту дилемму в соответствии со своими личными предпочтениями, опытом и полнотой списка уже найденных в квадрате видов. В любом случае, знание птиц и опыт наблюдений очень важны, в связи с чем хотелось бы обратить внимание не только на очевидную нужность и полезность полевых определителей и сайтов, в том числе содержащих записи голосов птиц (например, <http://www.xeno-canto.org/>), но и на такой специфичный для каждого вида параметр, как «обнаруживаемость». Термин, возможно, стоило бы заменить более благозвучным, но нам это пока не удаётся. Под обнаруживаемостью мы предлагаем понимать комплекс признаков, позволяющий выявить наличие конкретного вида на территории. Он включает не только самые традиционные признаки — внешний вид

и/или характер пения самцов, но и характеристику того, как меняется вокальная и двигательная активность конкретного вида на разных этапах гнездового цикла, каковы особенности его локомоции и ярусного распределения (если речь идёт о лесных или древесных видах), о поведении взрослых птиц у гнёзд или выводков и ещё ряд параметров. Интуитивно этот набор понятен, опытные наблюдатели могут многое рассказать на эту тему, однако найти описание данного комплекса для конкретных видов в отечественных сводках пока не представляется возможным. «Работа на скорость» при поисках максимально большого числа видов для конкретного квадрата была бы более эффективной, располагай мы собранной и структурированной информацией на данную тему, т.е. составление и публикация таких описаний, по нашему мнению, была бы очень полезна.

Регулярная оценка полноты выявленных в квадрате видов и оценка причин пропуска того или иного, иногда, казалось бы, относительно обычного вида в ходе сбора данных для атласа подталкивают к ещё одному соображению. В большинстве наших региональных сводок и во многих фаунистических заметках или статьях мало или даже почти ничего не говорится о фактическом времени полевых наблюдений, о проведении специальных мероприятий, нацеленных на обнаружение тех или иных видов, на методы, использованные наблюдателями. Причины того, почему имярек не обнаружил в такой-то период времени такой-то вид на такой-то территории, читателям остаются не известны. Надеемся, что нет необходимости дополнительно обсуждать положение о том, что при публикации результатов учётов птиц крайне важны сведения о деталях использованной при этом методики. Если они не известны, то и отношение к полученным данным становится более чем прохладным, а провести какие-либо сравнения

этих данных с другими, в том числе своими собственными, не представляется возможным. Мы полагаем, что и методы фаунистических обследований должны характеризоваться по возможности чётко и исчерпывающе, вплоть до сообщений о целях и задачах наблюдений, спектра обследованных биотопов, времени, проведённого в каждом из них, и периода суток, в которые проведены наблюдения. Сбор сведений о пространственном размещении птиц при этом становится несколько более точной наукой: причины отсутствия того или иного вида в списке обнаруженных оказываются более понятными, а возможность пополнить список видов конкретной территории за счёт проведения наблюдений в другое время года или суток, в других, иногда весьма специфичных биотопах и с использованием дополнительных, более сложных методов (проигрывание записей голосов конкретных видов и проч.) увеличивается.

«Учёты» в фиксированные интервалы времени

Отметим, что участники работ по составлению атласа в дополнение к обследованиям квадратов проводили и так называемые «часовые учёты», т.е. составляли списки видов птиц, зафиксированных в отмеренный с точностью до минуты интервал времени внутри «маленького» квадрата размером 10 на 10 км. Имеются в виду списки гнездящихся и потенциально гнездящихся (не пролётных!) видов. Такой вариант сбора данных выполнялся по заказу группы исследователей из нескольких европейских стран, отвечающих за моделирование ареалов птиц для территорий, недостаточно полно обследованных в ходе работы над атласом (см. выше). Данный пример ещё раз говорит о том, что в казалось бы простые фаунистические наблюдения начинают проникать методические стандарты, позволяющие в

ряде случаев применять математические методы обработки данных о встречаемости и размещении птиц; таким образом фаунистика действительно становится всё более точной наукой. Мы считаем, что детализация подходов к выявлению состава фауны птиц конкретных участков представляет собой правильный и полезный для получения объективных и сравнимых данных тренд, и надеемся, что он будет становиться всё более популярным, в том числе и в политике редакционных коллегий орнитологических журналов, публикующих результаты фаунистических исследований.

Новые задачи фаунистики

Рискнём также предложить коллегам — орнитологам и бёрдвотчерам — несколько по-новому отнестись к фаунистическим исследованиям. А именно: считать сбор первичной фаунистической информации о том, кто из птиц, где и в каком статусе обитает, рутинным мероприятием и переключить основное внимание на более существенные вопросы этого раздела науки — на изучение механизмов, определяющих выбор местообитаний и, соответственно, характер распределения птиц по территории, на отслеживание динамики ареалов и выявление их причин, на исторические связи птиц с различными территориями (историческая зоогеография, см. работы А.А. Кищинского и А.А. Назаренко), на выявление областей, подпадающих под определение «оптимум ареала», и др. Уже обсуждавшиеся трудности российской (ранее советской) фаунистики, заключающиеся в дисбалансе между числом квалифицированных наблюдателей и размерами страны, привели к устойчивой традиции — повышенному вниманию к описанию встреченных в той или иной местности видов птиц в фаунистических статьях и заметках. На них тратится значительный объём печатного листажа, а что ещё важ-

нее — рабочего времени орнитологов, при этом процесс кажется бесконечным: жизнь коротка, территория огромна, а фауна птиц динамична. Круг замыкается. Вырваться из него, как нам представляется, можно лишь в том случае, если прекратить рассматривать простой сбор сведений о распространении птиц в качестве конечной цели прилагаемых усилий, а, напротив, считать его первым, хотя и необходимым, этапом фаунистических исследований, плавно переходящих в зоогеографические, экологические, исторические и общебиологические. Информацию же о том, кто, где и как живёт, можно и нужно собирать и накапливать в открытых электронных базах данных силами не только и не столько профессиональных орнитологов, сколько любителей (бёрдвотчеров). Под термином «профессиональные орнитологи» здесь, как и в остальном тексте, мы понимаем тех орнитологов, которые по долгу службы обязаны выполнять те или иные изыскания, получая за это зарплату и отчитываясь научными публикациями. Именно здесь подчеркнём, что в контексте обсуждения фаунистических работ мы не делали и не делаем никаких различий между «профессионалами» и «любителями», поскольку с точки зрения знания птиц, их голосов, повадок, поведения и выбора местообитаний многие «любители» могут заметно обогнать «профессионалов», а времени и энтузиазма для соответствующих наблюдений у них может быть даже больше.

Соответствующие сайты с базами данных, позволяющие собирать от наблюдателей сведения о птицах самого разного характера, уже имеются и активно используются. Одним из самых первых ресурсов такого рода является Российская сеть изучения и охраны пернатых хищников (<http://rtrcn.ru/ru>), созданная И.В. Корякиным. База данных на этом портале, пополняемая специалистами по хищным птицам, позволяет генерировать

карты размещения гнёзд, изучать все имеющиеся сведения об этих гнёздах, размещать там фотоотчёты и использовать их для определения возраста птенцов, идентификации отдельных окольцованных особей и многое другое. Ряд региональных сайтов для территории бывшего СССР («Птицы европейской части России» erbirds.ru, «Птицы Сибири» sibirds.ru, «Птицы Казахстана» birds.kz, «Птицы Узбекистана» birds.uz, «Птицы Украины» uabirds.org и др.), на которых любители птиц могут размещать не только фотографии, но и записи о своих наблюдениях, т.е. вести онлайн-дневники, был создан известным казахстанским бёрдвотчером Аскараром Исабековым. И.И. Уколов создал онлайн-базу данных по сбору информации о птицах любой точки мира, размещённую на сайте Зоологического музея МГУ. Каждый зарегистрированный в этой базе наблюдатель может поместить туда сообщение о встрече птицы, отметив на карте место находки. Пользователи базы могут просматривать не только свои сообщения, но делать выборки по видам, местам наблюдений, годам, сезонам и т.д. Это не полный перечень существующих электронных ресурсов по фаунистике на территории бывшего СССР, число таких сайтов постоянно увеличивается, что, с одной стороны, очень хорошо и полезно, а с другой стороны, создаёт некоторые трудности по сбору информации, например, о распространении какого-то конкретного вида.

Оргвыводы

Последний вывод, как кажется, напрашивающийся по итогам реализации проекта, можно назвать «организационным». Он заключается в том, что во многих административных регионах России пока не сформировались сообщества профессионалов и любителей, контролирующих орнитологическую ситуацию на «своих»

территориях, то есть хорошо представляющих состав, статус и обилие встречающихся здесь видов птиц, их распределение по биотопам, реакцию на антропогенные изменения местообитаний, степень редкости и проч. Такие данные не только интересны сами по себе, но могут использоваться и для эффективного сохранения птиц и их местообитаний, и для целей экологического туризма, и для осуществления образовательных проектов. Безусловно, в ряде регионов есть команды, фактически близкие к такому «контролю». Именно «их» территории были подготовлены к включению в атлас относительно быстро, с относительно небольшими затратами времени и других ресурсов, а наблюдатели, вовлечённые в подготовку атласа, крайне помогли его реализации, обследуя вслед за тем территории, в разной степени удалённые от их регионов. В ряде случаев мы могли опереться буквально на одного-двух специалистов, которые по мере сил обследовали свои регионы, а иногда в одном и том же регионе с нами сотрудничали несколько наблюдателей, никак не связанных между собой. Вопрос региональных «фаунистических» объединений интересен и важен, его анализ и подробное обсуждение мы рассматриваем как ещё один результат проекта по работе над атласом, здесь же отметим лишь наметившуюся, на наш взгляд, тенденцию: в регионах европейской части России и, очевидно, в ряде мест её азиатской части целенаправленно или стихийно сформировались или формируются объединения орнитологов, в той или иной степени накапливающих сведения о фауне птиц соответствующих территорий, координирующих эти исследования и публикующих результаты этих изысканий. Мы уверены в том, что процесс формирования таких объединений будет продолжаться, а одним из его результатов может стать появление региональных атласов птиц с более детальным отображением их распределе-

ния по территории: многие европейские страны, чьи размеры вполне сопоставимы с размерами большинства российских административных единиц, в XXI веке изготавливают атласы с размером квадратов 10 на 10 км, иногда меньше, а в Нидерландах прямо сейчас реализуется проект создания атласа с «растром» в 500 м! Площадь Московской области как раз практически равна площади этой страны, так что перейти к сетке 10 на 10 км при дальнейшем изучении птиц московского региона представляется нам вполне логичным шагом. Судя по ходу реализации проекта создания атласа птиц европейской части России, подобные задачи вполне по силам орнитологам и любителям птиц в Ивановской и Ульяновской областях, Республике Чувашии и в некоторых других административных единицах.

Ещё два слова о квадратах. Привязка к сетке квадратов оказывается удобной не только в процессе изготовления атласа гнездящихся птиц Европейской России, она может быть полезной и в будущем в качестве единицы площади, строго фиксированной в пространстве. Мы знаем из практики, что и границы административных единиц, и особенно границы местообитаний меняются во времени. Квадраты незаменимы при фиксации территории определённого размера с определёнными координатами, а если размеры квадратов со стороной 50 км для некоторых задач слишком велики, то они легко делятся на более мелкие квадраты со стороной в 10 и даже 1 км. Привязка мест встреч птиц к «мелким квадратам» уже близка к их привязке к координатам, так что использование системы квадратов различных размеров позволяет решать задачи разного масштаба — от локализации точки, в которой расположено гнездо редкой птицы, до характеристики распространения вида в масштабах Европы.

Атлас гнездящихся птиц как база для последующего мониторинга

Заканчивая обсуждение намечающихся итогов работ над атласом гнездящихся птиц европейской части России, остановимся на перспективах, которые его появление открывает перед нами в плане отслеживания изменений состояния фауны и населения птиц. Представим себе, что сказанное выше действительно будет в той или иной мере учтено и взято на вооружение коллегами. Накопление данных о распространении птиц в онлайн-системах (постепенно дело сведётся к одной такой системе — наиболее удобной, эффективной и ассоциированной с соответствующими мировыми и/или европейскими системами), активность региональных объединений орнитологов, реализация региональных и общероссийских проектов — все эти условия позволят значительно полнее отслеживать орнитологическую ситуацию и представлять себе направление и степень изменений в составе и численности птиц. А это и есть мониторинг состояния данного биоресурса. Как и при любом другом варианте мониторинга, для таких сравнений должно выполняться одно неперемное условие: методы, использованные при характеристике состояния фауны птиц при составлении первого российского атласа, и методы, которые будут использоваться при составлении второго атласа и других описаний распределения птиц (региональные атласы, региональные сводки), должны позволять делать означенные сравнения. Соответственно, методы сбора данных, использованные при составлении атласа, должны быть в нём детально охарактеризованы. Это в значительной степени учтено: в отчётах об обследовании квадратов (см. электронные ежегодники «Фауна и население птиц Европейской России») приводятся карты, иллюстрирующие степень обследования территории, размер обследованной площади и ряд других пара-

метров. В готовящемся атласе планируется привести возможно более полную характеристику процесса сбора данных, дабы обеспечить обсуждаемую преемственность.

Изготовление атласов желательно повторять раз в 20–30 лет, а в промежутках между этими масштабными мероприятиями хотелось бы продолжать отслеживать орнитологическую ситуацию, которая и по эндогенным, и по внешним причинам может быстро меняться. Было бы прекрасно постепенно прийти к формированию системы «разнокалиберного» мониторинга, т.е. слежения за изменениями в фауне и населении птиц отдельных контрольных территорий (ООПТ, стационаров, пробных площадок с фиксированными границами, квадратов наконец) или отдельных видов и групп. Совещание по динамике численности птиц, проведённое в марте 2017 г. на Звенигородской биостанции МГУ, показало, что сказанное — не просто благие пожелания, а насущная необходимость для заметного числа исследователей, уже осуществляющих мониторинг численности и состава видов птиц в разные сезоны года, в разных природных зонах, разными способами и с разными целями (Динамика численности ..., 2017). Это не только учёты численности на маршрутах или площадках, но и отслеживание использования редкими видами отдельных гнёзд или гнездовых участков, и периодические фаунистические обследования определённых районов, и учёты в гнездовых колониях, и фиксация размеров скоплений птиц на миграционных остановках, и учёт числа мигрирующих птиц на станциях кольцевания. Короче говоря, это все случаи, в которых конкретная ситуация с составом и численностью птиц описана с чётким указанием методов регистрации их состояния, что делает возможными последующие сравнения.

Как и было решено при обсуждении итогов указанного совещания, результа-

ты таких исследований необходимо накапливать и хранить в электронной базе данных, или на электронном портале. Объектами занесения в БД должны быть все варианты мониторинга — результаты мониторинга численности птиц и состава фауны в заповедниках (архив летописей природы, маршруты мониторинга); результаты зимних учётов (учёты водоплавающих, учёты по программе «Papus», учёты куриных птиц); данные летних учётов водоплавающих птиц; итоги учёта птиц на пролёте (данные станций кольцевания, учёт пролётных хищников на побережье Чёрного моря, точечные учёты); итоги мониторинга гнездовых колоний, обычных (маршрутные учёты, учёты на площадках) и редких видов; данные об изменениях состава авифауны (сравнения через большие интервалы времени; мониторинг на отдельных территориях — ООПТ, КОТР, и др.).

Заключение

Создание атласа гнездящихся птиц Европейской России и участие тем самым в проекте составления Второго атласа гнездящихся птиц Европы впервые сделало актуальным быстрое и равномерное орнитофаунистическое обследование этой территории. В целом успешное осуществление данного проекта создало базу как для дальнейших уточнений современного распространения и численности птиц, так и для слежения за изменениями ареалов и обилия птиц на этой весьма значительной площади. Получено представление о том, кто из орнитологов и в каких регионах интересуется данной тематикой, готов участвовать в региональных и межрегиональных орнитологических проектах, какие территории могут считаться лучше и хуже изученными с точки зрения фаунистики. Сказанное позволяет охарактеризовать реализацию проекта по созданию атласа

гнездящихся птиц европейской части России как качественно новый этап в развитии отечественной фаунистики. Участие в проекте в качестве его координаторов спровоцировало нас на размышления о дальнейших путях развития фаунистических исследований на необозримых российских просторах. Основные возникшие в результате этого идеи сводятся к следующему.

Предлагается рассматривать сбор первичных фаунистических данных в качестве необходимого, но только первого этапа на пути к анализу причин, истории и динамики распространения птиц, отнестись к их накоплению как к рутинной процедуре, к которой можно и нужно привлекать заинтересованных в такой деятельности любителей птиц (бёрдвотчеров). Результаты фаунистических наблюдений полезно и правильно накапливать и обнародовать в открытых электронных системах (порталах, онлайн-базах данных), прогрессивное развитие которых мы наблюдаем в последнее десятилетие.

Основными целями отечественной фаунистики нам кажется правильным считать создание базы для решения общих вопросов зоогеографии, экологии, эволюции, адаптогенеза птиц, в том числе, эндогенных и спровоцированных человеком изменений их распространения, выявление оптимумов ареалов и увязывание особенностей распространения птиц с особенностями конкретных ландшафтов и биотопов, а также с видоспецифичными трофическими и поведенческими адаптациями, особенностями популяционной структуры, демографии, территориальности и размножения.

Проведение «одномоментной» фиксации состояния авифауны европейской части России (6–7 лет для нашей территории можно условно считать кратковременным обследованием) ещё раз высветило неравномерность уровня наших знаний о фауне птиц отдельных регионов. Итоги создания

атласа, как мы надеемся, заставят обратить особое внимание на изучение их фауны. Менее явной пока выглядит неравноценность наших знаний о распространении конкретных видов птиц — она будет значительно заметнее при непосредственном знакомстве с картами видовых ареалов и с текстами видовых очерков. Внимание к выявлению реального распространения и численности «сложных» для обнаружения и изучения видов представляется нам одной из важных задач фаунистических изысканий в ближайшем будущем. Упомянем здесь же идею о том, что углублённое изучение особенностей пространственного распределения птиц внутри конкретных административных единиц уровня краёв, областей и автономных республик, где существуют структуры, отвечающие за природные ресурсы и ведение Красных книг, логично сконцентрировать в руках региональных же объединений орнитологов и любителей птиц (бёрдвотчеров, фотографов-анималистов). Пример Москвы и Московской области представляется нам удобным вариантом для творческой модификации и применения этого подхода в регионах, во многих из которых, впрочем, соответствующие объединения уже существуют и прекрасно действуют если не де-юре, то де-факто.

Важным методологическим подспорьем в дальнейшем изучении распространения птиц, по нашему мнению, должно стать внимательное отношение к описанию методов, сроков и целей проведения фаунистических работ, что позволит, во-первых, более адекватно сравнивать результаты с полученными ранее, а во-вторых, хотя бы предполагать причины того, почему тот или иной вид при проведении этих работ не был обнаружен. Более того, считаем полезным просить авторов фаунистических публикаций специально обращать внимание читателей на то, какие виды или группы видов оставались вне

их внимания при проведении наблюдений («данные о составе гнездящихся воробьиных собраны попутно с проведением учётов водоплавающих», «вечерних и ночных наблюдений не проводили» и т.д.).

Профессиональные наблюдатели, хорошо знающие всех птиц конкретных регионов или даже всей страны, вероятно, не нуждаются в таких «подсказках», однако привлечение к фаунистическим наблюдениям всё большего числа любителей, а также постоянное увеличение их числа — на которое мы надеемся и которому способствует деятельность многих орнитологических объединений, — позволяет нам обратить внимание коллег на желательность компиляции и обнародования сведений об «обнаруживаемости» отдельных видов, особенно трудных в определении и обнаружении. Имеется в виду комплекс признаков, облегчающих выявление их присутствия на обследуемой территории в разные периоды гнездового сезона (вокализация, повадки, локомоция, биотопы и станции и проч.). Такие описания, на наш взгляд, могли бы стать полезным дополнением к появляющимся всё в большем числе отечественным определителям птиц, фотогалереям на сайтах и доступным онлайн-коллекциям записей голосов птиц.

В связи с уже неоднократными упоминаниями об участии в фаунистических исследованиях профессионалов и любителей предлагаем отказаться от «кастового подхода» (если он ещё где-то сохраняется), то есть от представлений о различиях в уровне знаний птиц и умении за ними наблюдать между профессиональными орнитологами и бёрдвотчерами. Участие перечисленных категорий граждан в фаунистических изысканиях уже позволило внести не только количественный, но и качественный вклад в изучение распространения наших птиц, и будет перманентно его увеличивать.

Нам уже сейчас представляется очевидной полезность реализации проекта по созданию атласа гнездящихся птиц Европейской России. Создание через примерно 20 лет второго подобного атласа позволит, помимо получения актуальной картины распространения и обилия птиц, во-первых, зафиксировать возникшие за прошедший период изменения этих параметров, во-вторых, включить в него не только территорию европейской части РФ, но и часть (а может быть и всю?) её азиатскую часть. Кроме того, мы надеемся, что издание атласа может послужить стимулом для начала работ по подготовке ряда региональных атласов (областей, республик) с использованием более мелких «пикселей», а именно — квадратов размером 10 на 10, а не 50 на 50 км.

В перерыве между созданием таких крупномасштабных фиксации орнитологической обстановки представляется полезным и логичным всячески развивать системы мониторинга состояния наших птиц. А также уделить внимание активно развивающимся методам моделирования ареалов, то есть прогнозирования размещения птиц на территориях, которые не удаётся обследовать непосредственно — в первую очередь северным, сибирским и дальневосточным.

Благодарности

Мы благодарим всех участников проекта по созданию атласа за их самоотверженный труд и веру в успех этого казавшегося поначалу безнадежным дела. Мы признательны также А.А. Морковину и Д.С. Пчёлкиной за помощь в обработке материалов.

Работа выполнена в соответствии с государственной исследовательской темой «Таксономический и биохорологический анализ животного мира как основа изучения и сохранения структуры биологического раз-

нообразия» (АААА-А16-116021660077-3). Организационная часть работы финансово поддержана грантом РНФ № 14-50-00029,

работы по моделированию ареалов осуществлялись при поддержке гранта РФФИ 14-04-01133.

Литература

Атлас гнездящихся птиц Европы. Сокращенная версия текстовой части. 2003. / Э.В. Рогачёва, Е.Е. Сыроечковский (ред.). М.: ИПЭЭ РАН. 343 с.

Атлас птиц города Москвы. 2014. / Ред.-сост. М.В. Калякин, О.В. Волцит, Х. Гроот Куркамп. Науч. ред. Н.С. Морозов. М., «Фитон XXI», 332 с.

Атлас. Птицы Москвы и Подмосковья. 2006. / М.В. Калякин, О.В. Волцит (ред.-сост.). Москва-София: Pensoft. 372 с.

Барановский А.В., Иванов Е.С. 2016. Гнездящиеся птицы города Рязани (Атлас распространения и особенности биологии). Рязань: изд-во «ПервопечатникЪ». 367 с.

Белик В.П. 2001. Масштабные трансформации Восточноевропейской авифауны в XX в. и их вероятные причины // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат-лы Международной конференции (XI Орнитологическая конференция). Казань: Матбугат йорты. С. 75–77.

Белик В.П. 2006. Типологическое деление авифауны Палеарктики // Развитие современно орнитологии в Северной Евразии: Труды XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Ставрополь: Изд-во СГУ. С. 158–171.

Давыгора А.В. 2001. Некоторые тенденции долговременных изменений авифауны степей Южного Урала // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат-лы Международной конференции (XI Орнитологическая конференция). Казань: Матбугат йорты. С. 204–205.

Дементьев Г.П., Гладков Н.А., Исаков Ю.А., Спангенберг Е.П., Судилова А.М. и др. 1951–1954. М.: Советская наука. Т. 1–6.

Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. 2017. Мат-лы Всерос. конф. (ЗБС МГУ, 17–21 марта 2017 г.). М. 367 с.

Зубакин В.А. 2004. Начало Московской орнитологии // Птицы Москвы и Подмосковья — 2002. М.: изд-во «Геос». С. 134–141.

Иванов А.И., Козлова Е.В., Портенко Л.А., Тугаринов А.Я. 1951–1960. Птицы СССР. Т. 1–4. // Определители по фауне СССР, изд. Зоологическим ин-том АН СССР. Вып. 39, 49, 54, 69.

Калякин М.В., Волцит О.В. 2015. О развитии проекта по созданию атласа гнездящихся птиц европейской части России // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 120. № 5. С. 3–12.

Коблик Е.А., Лаппо Е.Г., Редькин Я.А., Томкович П.С., Калякин М.В. 2011. Прикладная ареалогия — наше слабое звено // Зоол. журн. Т. 90. № 7. С. 835–845.

Мензбир М.А. 1893–1895. Птицы России. Т. 1, 2. М.: Типолит. т-ва И.Н. Кушнарев и К°. Т. 1. CVIII, 836 с., ил.; Т. 2. XV, 837–1120 с., ил.

Лаппо Е.Г., Томкович П.С., Сыроечковский Е.Е. 2012. Атлас ареалов куликов Российской Арктики. М. 448 с.

Лыков Е.Л., Гришанов Г.В. Атлас гнездящихся птиц Калининграда. (*в печати*)

Назаренко А.А. 2012. Орнитологические исследования в БПИ ДВО РАН: вчера и сегодня // История науки и техники. Т. 1. С. 80–86.

Нумеров А.Д., Венгеров П.Д., Киселёв О.Г. 2013. Атлас гнездящихся птиц города Воронежа. Воронеж: Научная книга. 400 с.

Орнитогеография Палеарктики: современные проблемы и перспективы. 2009. / Ю.С. Равкин, Г.С. Джамирзоев и С.А. Букреев (ред.). Махачкала. 262 с.

Полный определитель птиц европейской части России. 2014. / Под общей редакцией М.В. Калякина. В 3 частях (Часть 1 — 268 с., часть 2 — 288 с., часть 3 — 336 с.: ил.). М.: «Фитон XXI».

Птицы СССР. История изучения. Гагары, поганки, трубконосые. 1982. М.: Наука. 446 с.

Рябицев В.К. 2001. Авифаунистические исследования на Урале, в Приуралье и Западной Сибири // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы Международной конференции (XI Орнитологическая конференция). Казань: Матбугат йорты. С. 542–543.

Состояние популяций морских птиц, гнездящихся в регионе Баренцева моря. 2003. / Т. Анкер-Нильссен, В. Баккен, Х. Стрём, А.Н. Головкин, В.В. Бианки, И.П. Татаринкова (науч. ред.). Норвежский полярный институт. 216 с.

Фауна и население птиц Европейской России. 2013. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья», вып. 1. / О.В. Волцит, М.В. Калякин (ред.). М.: «Фитон XXI». 1078 с. [http://zmmu.msu.ru/musei/struktura_muzeya/sector-nauchno-obshhestvennykh-proektov/atlas-gnezdyashhikhhsya-ptic-evropejskoj-rossii/ezhegodnik-1]

Фауна и население птиц Европейской России. 2014. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья», вып. 2. / О.В. Волцит, М.В. Калякин (ред.). М.: «Фитон XXI». 390 с. [http://zmmu.msu.ru/musei/struktura_muzeya/sector-nauchno-obshhestvennykh-proektov/atlas-gnezdyashhikhhsya-ptic-evropejskoj-rossii/ezhegodnik-2]

Фауна и население птиц Европейской России. 2014. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья», вып. 3. / О.В. Волцит, М.В. Калякин (ред.). М.: «Фитон XXI». 592 с. [http://zmmu.msu.ru/musei/struktura_muzeya/sector-nauchno-obshhestvennykh-proektov/atlas-gnezdyashhikhhsya-ptic-evropejskoj-rossii/----fauna-i-naselenie-ptic-evropejskoj-rossii_-vyp-3]

Фауна и население птиц Европейской России. 2015. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья», вып. 4. / О.В. Волцит, М.В. Калякин (ред.). М.: «Фитон XXI». 369 с. [http://zmmu.msu.ru/musei/struktura_muzeya/sector-nauchno-obshhestvennykh-proektov/atlas-gnezdyashhikhhsya-ptic-evropejskoj-rossii/----fauna-i-naselenie-ptic-evropejskoj-rossii_-vyp-4]

Фауна и население птиц Европейской России. 2015. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья», вып. 5. / О.В. Волцит, М.В. Калякин (ред.). М.: КМК. 610 с. [http://zmmu.msu.ru/musei/struktura_muzeya/sector-nauchno-obshhestvennykh-proektov/atlas-gnezdyashhikhhsya-ptic-evropejskoj-rossii/fauna-i-naselenie-ptic-evropejskoj-rossii_-vyp-5]

Фауна и население птиц Европейской России. 2016. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья», вып. 6. / О.В. Волцит, М.В. Калякин (ред.). М.: КМК. 671 с. [http://zmmu.msu.ru/musei/struktura_muzeya/sector-nauchno-obshhestvennykh-proektov/atlas-gnezdyashhikhhsya-ptic-evropejskoj-rossii/fauna-i-naselenie-ptic-evropejskoj-rossii_-vyp-6]

Фауна и население птиц Европейской России. 2016. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья», вып. 7. / О.В. Волцит, М.В. Калякин (ред.). М.: КМК. 616 с. [http://zmmu.msu.ru/musei/struktura_muzeya/sector-nauchno-obshhestvennykh-proektov/atlas-gnezdyashhikhhsya-ptic-evropejskoj-rossii/fauna-i-naselenie-ptic-evropejskoj-rossii_-vyp-7]

Фауна и население птиц Европейской России. 2017. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья», вып. 8. / О.В. Волцит, М.В. Калякин (ред.). М.: КМК. 787 с. [http://zmmu.msu.ru/musei/struktura_muzeya/sector-nauchno-obshhestvennykh-proektov/atlas-gnezdyashhikhhsya-ptic-evropejskoj-rossii/fauna-i-naselenie-ptic-evropejskoj-rossii_-vyp-8]

Храбрый В.М. 1991. Птицы Санкт-Петербурга. Фауна, размещение, охрана // Труды Зоологического института АН СССР. Санкт-Петербург. Т. 236. 275 с.

Dunn A.M., Weston M.A. 2008. A review of terrestrial bird atlases of the world and their application // *Emu*. Vol. 108. P. 42–67.

Hagemeyer W., Blair M. 1997. The EBCC Atlas of European Breeding Birds. London: T. & A.D. Poyser. 903 p.

Herrando S., Franch M., Voříšek P., Kipson M., Milanese P., Keller V. 2017. EBBA2: Latest pilot maps, modelling work and planning ahead // *Bird Census News*. Vol. 30. No. 1. P. 5–11.

Дискуссионные вопросы орнитологии. К 100-летию А.К. Рустамова (1917–2005).

Труды Мензбиревского орнитологического общества, том 3. С. 157–180.

Debatable Questions of Ornithology. To the 100-years of A.K. Rustamov (1917–2005).

Archives of the Menzbier Ornithological Society, Volume 3. Moscow: KMK Scientific Press. 2017. P. 157–180.

Связь сроков прилёта птиц в разных регионах России с температурным режимом

Л.В. Соколов

*Биологическая станция «Рыбачий» Зоологического института РАН,
Рыбачий, Калининградская обл., 238535, Россия
e-mail: leonid-sokolov@mail.ru*

Сравнительный анализ сроков прилёта птиц из разных систематических групп в шести регионах России (от Восточной Балтики до Восточной Камчатки) показал, что в период с 1969 по 2005 гг. в трёх исследованных районах (Куршская коса Балтийского моря, Северное Прибайкалье и Восточная Камчатка) у многих видов наблюдалась значимая тенденция к более раннему прилёту в гнездовую область в последние два десятилетия XX и в начале XXI вв. В то время как в Карелии, Архангельской области и на Южном Урале у большинства исследованных видов сроки прилёта большинства видов существенно не изменились. Это в первую очередь связано с тем, что в этих регионах, в отличие от указанных выше, не отмечено значимого роста весенних температур воздуха в исследуемый период.

Во всех исследованных регионах у большинства видов выявлена значимая связь сроков прилёта как ближних, так и дальних мигрантов, с весенними температурами воздуха. В годы с ранней и тёплой весной птицы, как правило, прилетали в гнездовую область значительно раньше, чем в годы с холодной весной. Таким образом, на сроки прилёта птиц, гнездящихся на территории России, в первую очередь влияет температурный режим весны, который, в свою очередь, зависит от такого глобального внешнего фактора как климат. Если в Северном полушарии продолжится потепление климата в зимне-весенний период, то сроки прилёта многих видов мигрирующих птиц будут сдвигаться на всё более ранние календарные даты. И, наоборот, при похолодании климата произойдёт существенная задержка прилёта птиц в гнездовую область. В настоящее время в ряде центральных регионов России не отмечается значимых трендов в изменении весенних среднемесячных температур воздуха, поэтому сроки прилёта птиц в этих районах не будут существенно сдвигаться в сторону более ранних или поздних календарных дат.

Relationship between arrival time of birds in different regions of Russia and temperature regimes

L. V. Sokolov

*Biological Station Rybachy, Zoological Institute RAS,
Rybachy, Kaliningrad Region, 238535, Russia
e-mail: leonid-sokolov@mail.ru*

A comparative analysis of arrival time of birds from different taxa in six Russian regions (from the Eastern Baltic to eastern Kamchatka) showed that between 1969–2005, in three regions (Courish Spit on the Baltic Sea, northern Baikal area and eastern Kamchatka) many species showed a significant trend towards earlier arrival to the breeding area in the last two decades of the 20th century and in the beginning of the 21st century. However, in Karelia, Arkhangelsk Region and in the South Urals the timing of arrival in most species did not undergo a significant change. The main reason is that in the latter regions, unlike the former ones, spring air temperatures did not increase to any considerable extent during the study period.

In all areas studied most species, both short and long-distance migrants, showed a significant relationship between arrival time and spring air temperatures. In the years with early and warm spring, migrants usually arrived to the breeding area much earlier than in the years with cold spring. Thus, arrival time of birds breeding in Russia mainly depends on the temperature regimen of spring, which in its turn is dependent on such a global factor as climate. If winter and spring air temperatures in the Northern hemisphere continue to rise, timing of arrival of many species of avian migrants will be shifted towards even earlier dates. Conversely, a cooler climate will cause a delay in the timing of arrival. Currently, in many regions of central Russia spring mean monthly air temperatures do not show any significant trends, therefore the timing of arrival by avian migrants to these areas is predicted not to shift towards earlier or later calendar dates.

Приход весны люди, по-видимому, всегда связывали с появлением первых птиц, прилетающих из южных стран. В Великобритании в одном из замков графства Кент сохранился пол из мозаики времён Римской Империи, на котором изображены времена года, где весна представлена рисунками в виде деревенской ласточки *Hirundo rustica* (Sparks et al., 2003). В той же Англии первое весеннее кукование обыкновенной кукушки *Cuculus canorus* регистрировалось любителями птиц, начиная с 1703 г. Однако научный подход к изучению этой проблемы берёт своё начало лишь в XVIII в., после того как великий Карл Линней основал науку

под названием авифенология (фенология птиц), которая долгое время была единственной научной основой исследования сроков протекания сезонных явлений у птиц (Штейнбахер, 1956). В результате в Европе была создана широкая сеть наблюдателей из любителей и профессионалов, в первую очередь для регистрации сроков миграций у птиц. В России впервые такая сеть была организована в середине XIX столетия А.Ф. Миддендорфом (Middendorff, 1855). Впоследствии эту сеть наблюдателей возглавил отечественный исследователь Д.Н. Кайгородов. Именно с его именем связан наибольший размах фенологических наблюдений в

дореволюционной России (Кайгородов, 1911). В составе его сети наблюдателей было около 700 корреспондентов, с которыми он в течение 30 лет вёл переписку. В газете «Новое время» на протяжении многих лет регулярно печатались фенологические заметки с данными из разных концов страны. После революции начал работать специальный фенологический отдел имени Д.Н. Кайгородова при бюро научных наблюдений Русского общества любителей мироведения. Позже был организован фенологический сектор Географического общества СССР. Он насчитывал до 4000 участников! В СССР практически во всех заповедниках была введена так называемая «Летопись природы», существующая до сих пор, в которую в обязательном порядке должна записываться разного рода фенологическая информация, включая сроки миграций у птиц. К сожалению, эта ценная информация во многих случаях остаётся недоступной для специалистов, поскольку хранится в виде рукописей и не всегда публикуется в периодических изданиях.

В последние десятилетия в связи с проблемой потепления климата резко возрос интерес специалистов к фенологическим данным. Во многих странах мира исследователи активно анализируют эти данные, которые собирались, часто непрофессионалами, на протяжении десятилетий. С давних пор сроки прилёта птиц в гнездовую область оценивают по дате первой встречи (регистрации) появившегося весной вида (Sparks et al., 2003). Сравнительный анализ показал, что по дате первой регистрации птицы можно достаточно объективно судить о сроках миграции того или иного вида в конкретный год в данном регионе (Соколов и др., 1999а; Sparks et al., 2001). Английские исследователи (Sparks and Carey, 1995) проанализировали данные по прилёту деревенской ласточки и обыкновенной кукушки в Норфолк начиная с

1736 г. Анализ показал, что за 200 с лишним лет (1736–1958 гг.) ласточки показывают положительный тренд в сроках прилёта, а кукушки, наоборот, отрицательный. Тем не менее, у обоих видов выявлена сходная отрицательная связь даты прилёта с весенней температурой воздуха. По мнению авторов, это свидетельствует о том, что в XVIII в., по сравнению с XIX в., средняя температура воздуха в апреле, когда прилетают ласточки в Англию, была более высокой. И, наоборот, майская температура в Англии, когда прилетают кукушки, была более низкой в XVIII в. по сравнению с XIX в. Когда же английские исследователи проанализировали данные по прилёту птиц в Англию в период с 1955 по 1996 г., то выяснилось, что 54 из 56 исследованных видов, включая ласточек и кукушку, стали прилетать заметно раньше (Sparks, Carey, 1995).

Однако не во всех регионах Европы выявлена значимая тенденция к более раннему прилёту птиц в последние десятилетия. Например, в горных районах Словакии деревенские ласточки в конце XX в. стали появляться весной позже, а не раньше, как это наблюдается в других странах Европы, поскольку там не было отмечено повышения весенних температур воздуха (Sparks, Braslavská, 2001). Шведские исследователи сравнивали сроки прилёта одних и тех же ближних мигрантов в Швецию на о. Оттенби в Балтийском море за 22–32 года и в Германию (о. Гельголанд в Северном море) за 41 год (Stervander et al., 2005). Анализ показал, что на о. Гельголанд большинство видов стали прилетать значительно раньше в последние десятилетия, в то время как на о. Оттенби этого не наблюдается. Такое несоответствие авторы объясняют тем, что сравнивались разные по продолжительности временные ряды в этих районах.

Долговременные ряды фенологических данных анализируются не только в Ста-

ром, но и Новом Свете. Так, американские исследователи (Oglesby, Smith, 1995) проанализировали прилёт 76 видов птиц, включая не только воробьиных, но и водоплавающих, куликов и хищных, в штат Нью-Йорк на протяжении 90 лет (1903–1993 гг.). У 39 (51%) видов выявлен выраженный тренд к более раннему прилёту (смещение составило в среднем 5,5 дней за 50 лет), 35 (46%) видов не показали какого-либо значимого смещения и только у двух видов обнаружена тенденция к более позднему прилёту. Сравнительный анализ 40-летних (1961–2000 гг.) данных по прилёту птиц в США (Пенсильвания) и Канаду (Онтарио) показал, что хотя у большинства видов (у 27 из 32 в США и 21 из 31 в Канаде) наблюдалась слабая тенденция к более раннему прилёту в последние десятилетия, но только у четырёх видов в США она была значимой (Marra et al., 2005). Авторы объясняют это тем, что в данных регионах в исследуемый период не наблюдалось выраженного повышения весенних температур воздуха.

Важно отметить, что о влиянии климата и погоды на миграции птиц писали еще исследователи, работавшие в XIX и в начале XX вв. (Миддендорф, 1855; Диксон, 1895; Кайгородов, 1911; Ловейко, 1929; Святский, 1926; Мензбир, 1934). Кайгородов (1911) отмечал, что весной перелётные птицы обычно появляются с приходом тёплых воздушных масс, а холодный воздух, например, из Арктики, наоборот, задерживает продвижение птиц к северу. По данным, полученным от своей корреспондентской сети, Кайгородов вычислял средние сроки прилёта для зон в 50° долготы и $2,5^\circ$ широты. Дата вписывалась в геометрический центр этой зоны. Точки с одинаковыми датами соединялись линиями, которые получили название изохрон. Таким путём были получены фенологические карты весенней миграции на территории Европейской части России

белого аиста *Ciconia ciconia*, грача *Corvus frugilegus*, кряквы *Anas platyrhynchos*, кукушки, гусей и некоторых других птиц (Кайгородов, 1911).

Главной целью данного исследования было выяснение сроков прилёта разных видов птиц, тенденций в их изменении на протяжении нескольких десятилетий и связи их с температурным режимом в разных регионах России — от Балтики до Камчатки.

Материал и методы

Были проанализированы сроки появления первых птиц в гнездовой области в шести регионах России от Калининградской обл. до Восточной Камчатки на протяжении не менее трёх десятилетий (рис. 1, табл. 1). Исследуемые районы расположены в разных географических зонах, которые существенно отличаются друг от друга как по природным, так и по климатическим условиям (Кирин, 1973; Тюлина, 1976; Белоусова, 1977; Науменко и др., 1986; Шалыбков и др., 1988; Дёжкин, 1989; Кулаков и др., 2008; Ананин, 2010; Рыкова, 2013).

На Куршской косе Балтийского моря данные собраны при помощи больших стационарных ловушек «Рыбачинского» типа, которые ежегодно функционируют с конца марта по 1 ноября (Payevsky, 2000). В данной работе использовались только первые поимки птиц в ловушки (Соколов и др., 1999а). В заповедниках первые встречи прилетевших птиц регистрировали, как правило, на постоянных маршрутах и стационарных участках наблюдений (Рыкова, 1990; Ананин, 1997; Ananin, Sokolov, 2009; Гордиенко, Соколов, 2006; Соколов и др., 2007; Яковлева, 2012).

Были проанализированы данные о прилёте 34 видов, относящихся к 6 отрядам (табл. 3). Среди них 22 вида, совершающих миграции на близкие и средние расстояния, и 12 видов, мигрирующих в

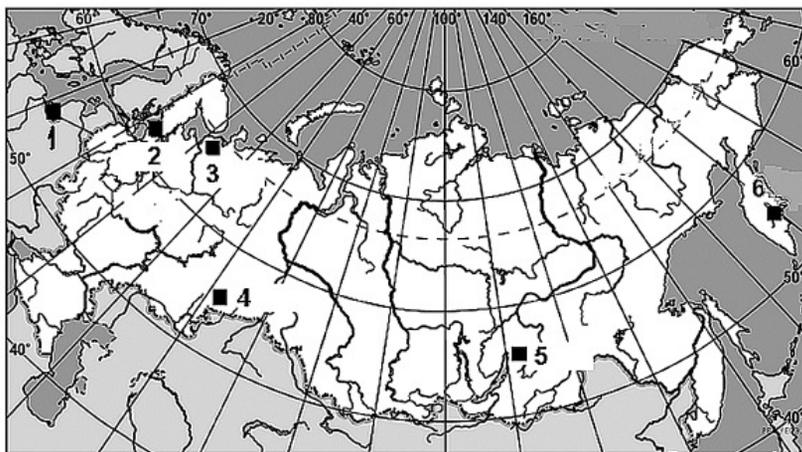


Рис. 1. Картограмма местонахождения районов исследования на территории России.

1 — Куршская коса Балтийского моря (Калининградская обл.), 2 — заповедник «Кивач» (Карелия), 3 — Пинежский заповедник (Архангельская обл.), 4 — Ильменский заповедник (Челябинская обл., Южный Урал), 5 — Баргузинский заповедник (Бурятия, северо-восточный Байкал), 6 — Кроноцкий заповедник (Восточная Камчатка).

Fig. 1. Map of the study regions in Russia.

1 — Courish Spit of the Baltic Sea (Kaliningrad Oblast), 2 — Kivach State Nature Reserve (Russian Karelia), 3 — Pinezhsky Nature Reserve (Arkhangelsk Oblast), 4 — Il'men State Nature Reserve (Chelyabinsk Oblast, Southern Urals), 5 — Barguzinsky Nature Reserve (Buryatia, northeastern Baikal area), 6 — Kronotsky Nature Reserve (Eastern Kamchatka).

Таблица 1. Районы и периоды исследования сроков прилета птиц

Table 1. Study regions and periods of first records of birds

Регион Region	Район Area	Координаты Coordinate	Годы Years	Источник Source
Архангельская обл. Arkhangelsk Oblast	Пинежский заповедник Pinezhsky Reserve	64°40' N, 43°11' E	1977–2006	Рыкова, 2013
Карелия Karelia	Заповедник «Кивач» Kivach Reserve	62°16' N, 33°58' E	1970–2001	Яковлева, 2012
Калининградская обл. Kaliningrad Oblast	Куршская коса Courish Spit	55°05' N, 20°44' E	1969–2005	Наши данные
Челябинская обл. Chelyabinsk Oblast	Ильменский заповедник Il'men Reserve	55°00' N, 60°09' E	1971–2005	Гордиенко, Соколов, 2006
Бурятия Buryatia	Баргузинский заповедник Barguzinsky Reserve	54°30' N, 109°50' E	1969–2001	Ananin, Sokolov, 2009
Камчатский край Kamchatka	Кроноцкий заповедник Kronotsky Reserve	54°40' N, 161°00' E	1969–2005	Соколов и др., 2007

Таблица 2. Связь средней температуры воздуха в разных регионах России с годом
 Table 2. Correlation between mean spring air temperatures and year in different regions of Russia

Район Area	Средняя Т °С Mean T °С			Коэффициент ранговой корреляции Спирмена Spearman's rank correlation coefficient		
	Т °С март March	Т °С апрель April	Т °С май May	Т °С март March	Т °С апрель April	Т °С май May
Пинежский заповедник Pinezhsky Reserve	-6,4	-0,5	6,1	0,06	0,28	0,02
Заповедник «Кивач» Kivach Reserve	-4,2	1,4	8,0	0,18	0,04	-0,01
Куршская коса Courish Spit	1,8	6,5	12,0	0,27	0,44**	-0,17
Ильменский заповедник Il'men Reserve	-6,0	4,1	11,3	0,06	-0,10	-0,01
Баргузинский заповедник Barguzinsky Reserve	-14,4	-3,4	3,5	0,57***	0,36*	0,79***
Кроноцкий заповедник Kronotsky Reserve	-4,4	-0,3	4,0	0,08	0,67***	0,56***

Примечание. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Таблица 3. Сроки прилета птиц и их связь с годом и температурным режимом в разных регионах России

Table 3. Correlation between arrival date and year, spring temperatures in different regions of Russia

Отряд, семейство, вид Order, family, species	Б/Д	Пз К Кк Из Бз Кз	Средняя дата Mean date	Коэффициент ранговой корреляции Спирмена Spearman's rank correlation coefficient			
				Год Year	Т °С март March	Т °С апрель April	Т °С май May
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>
Гусеобразные							
Гуменник <i>Anser fabales</i>	Б	Пз К Кз	21.04 23.04 1.05	-0,58** 0,25 -0,28	-0,02 -0,21 -0,03	-0,68*** 0,01 -0,20	-0,01 -0,20 0,24
Лебедь-кликун <i>Cygnus cygnus</i>	Б	Пз К	15.04 8.04	-0,01 -0,38*	0,28 -0,49**	-0,26 -0,17	-0,14 -0,44*
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i>	Б	Пз К Из Бз	21.04 8.04 8.04 24.04	-0,17 -0,05 -0,34* -0,15	-0,01 -0,01 -0,48** -0,20	-0,78*** -0,27 0,05 -0,50**	0,02 -0,01 0,32 -0,26
Шилохвость <i>Anas acuta</i>	Б	Кз	17.04	-0,47**	-0,20	-0,47**	-0,46**
Свизь <i>Anas penelope</i>	Б	Кз	18.04	-0,44*	-0,28	-0,38*	-0,39*
Широконоска <i>Anas clypeata</i>	Б	Кз	6.05	0,05	-0,44*	0,11	0,26

Таблица 3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8
Хохлатая черныш <i>Aythya fuligula</i>	Б	Из	23.04	0,11	-0,41	-0,63**	0,01
Гоголь <i>Vucephala clangula</i>	Б	Пз	18.04	-0,05	-0,09	-0,49**	0,03
		К	2.04	-0,13	-0,61***	-0,21	-0,11
		Бз	25.04	0,24	-0,32 ⁺	-0,45*	-0,42*
Большой крохаль <i>Mergus merganser</i>	Б	К	9.04	-0,26	-0,47**	-0,06	0,02
		Бз	30.04	-0,22	-0,08	-0,54**	-0,17
Журавлеобразные							
Серый журавль <i>Grus grus</i>	Б	Пз	19.04	-0,02	0,10	-0,29	0,13
		К	15.04	0,01	0,03	-0,39*	-0,01
		Из	14.04	0,20	-0,20	-0,60***	-0,12
		Бз	26.04	-0,02	-0,18	-0,34 ⁺	-0,12
Ржанкообразные							
Чибис <i>Vanellus vanellus</i>	Б	Пз	18.04	-0,14	0,02	-0,19	-0,03
		Из	11.04	-0,44*	-0,24	-0,30	0,18
		Бз	12.04	-0,37*	-0,20	-0,63***	-0,42*
Черныш <i>Tringa ochropus</i>	Д	К	21.04	-0,43*	-0,06	-0,56***	-0,22
		Бз	7.05	-0,69***	-0,46*	-0,38 ⁺	-0,61**
Бекас <i>Gallinago gallinago</i>	Б	Пз	2.05	-0,40*	0,13	-0,63***	-0,05
		К	30.04	-0,49**	-0,09	-0,54**	0,14
		Кз	7.05	0,28	-0,24	-0,04	0,05
Вальдшнеп <i>Scolopax rusticola</i>	Б	Пз	5.05	-0,16	0,22	-0,66***	0,13
		К	24.04	-0,47**	-0,38*	-0,67***	-0,11
Сизая чайка <i>Larus canus</i>	Б	Пз	17.04	-0,14	-0,01	-0,48**	-0,03
		К	12.04	0,01	-0,07	-0,04	0,02
Кукушкообразные							
Обыкновенная кукушка <i>Cuculus canorus</i>	Д	Пз	19.05	0,03	0,05	-0,05	-0,28
		К	10.05	-0,09	-0,10	-0,23	-0,46**
		Кк	11.05	0,49**	0,27	0,41*	-0,01
		Из	4.05	-0,03	-0,14	-0,01	-0,31 ⁺
		Бз	21.05	-0,07	-0,12	-0,45**	-0,21
		Кз	1.06	-0,37*	0,15	-0,35*	-0,30 ⁺
Глухая кукушка <i>Cuculus saturatus</i>	Д	Кз	10.06	-0,52**	0,05	-0,21	-0,24
Стрижеобразные							
Чёрный стриж <i>Apus apus</i>	Д	Пз	3.06	-0,32	-0,49*	0,06	0,06
		К	26.05	-0,35*	-0,11	0,06	-0,20
		Из	17.05	0,07	0,02	0,02	-0,30
Воробьеобразные Ласточковые							
Городская ласточка <i>Delichon urbica</i>	Д	К	14.05	-0,26	0,02	-0,23	-0,07
		Бз	10.05	-0,75***	-0,37*	-0,46**	-0,68***
Деревенская ласточка <i>Hirundo rustica</i>	Д	Пз	18.05	0,26	0,08	0,37	-0,27
		К	7.05	-0,28	-0,48**	-0,16	-0,32 ⁺
		Кк	2.05	-0,05	-0,22	-0,43*	-0,18
		Из	30.04	-0,20	-0,21	-0,14	-0,11
		Бз	21.05	-0,27*	0,08	0,01	-0,01

Таблица 3 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8
Жворонковые							
Полевой жворонок <i>Alauda arvensis</i>	Б	Пз	23.04	0,33	0,31	-0,08	-0,40*
		Из	7.04	0,46 ⁺	-0,10	-0,60**	0,15
		Бз	29.03	-0,07	-0,43*	-0,08	-0,20
		Кз	14.04	0,08	-0,29 ⁺	0,18	0,20
Трясогузковые							
Белая трясогузка <i>Motacilla alba</i>	Д	Пз	20.04	-0,32 ⁺	-0,14	-0,70***	-0,12
		К	10.04	0,06	-0,16	-0,26	-0,05
		Кк	10.04	-0,12	0,07	-0,35 ⁺	-0,30
		Из	9.04	-0,14	-0,39*	-0,39*	0,10
		Кз	16.04	0,16	0,01	-0,01	0,10
Скворцовые							
Обыкновенный скворец <i>Sturnus vulgaris</i>	Б	Пз	4.04	0,43*	-0,07	-0,14	-0,33 ⁺
		Из	2.04	-0,04	-0,38*	-0,10	0,14
		Бз	12.04	-0,27*	0,08	0,01	-0,01
Врановые							
Грач <i>Corvus frugilegus</i>	Б	Пз	31.03	-0,05	-0,30	0,01	-0,15
		Из	19.03	-0,08	-0,35*	-0,14	0,08
Крапивниковые							
Крапивник <i>Troglodytes troglodytes</i>	Б	К	12.04	-0,17	-0,39*	-0,20	0,20
		Кк	3.04	-0,22	-0,39*	-0,09	0,01
Славковые							
Пеночка-теньковка <i>Phylloscopus collybita</i>	Б	К	26.04	-0,21	-0,05	-0,56***	-0,22
		Кк	6.04	-0,44*	-0,32 ⁺	-0,25	-0,49**
Пеночка-весничка <i>Phylloscopus trochilus</i>	Д	К	6.05	0,01	-0,23	-0,35*	-0,19
		Кк	18.04	-0,51**	-0,22	-0,58***	-0,29
Мухоловковые							
Мухоловка-пеструшка <i>Ficedula hypoleuca</i>	Д	К	9.05	-0,27	0,03	-0,18	-0,32 ⁺
		Кк	27.04	-0,52**	0,09	-0,33*	-0,07
Дроздовые							
Зарянка <i>Erithacus rubecula</i>	Б	К	15.04	-0,13	-0,02	-0,64***	-0,11
Садовая горихвостка <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	Д	К	5.05	-0,35*	-0,16	-0,40*	-0,08
		Кк	28.04	-0,36*	-0,21	-0,26	0,12
Восточный соловей <i>Luscinia luscinia</i>	Д	Из	9.05	-0,03	-0,14	-0,01	-0,31 ⁺
Соловей-красношейка <i>Luscinia calliope</i>	Д	Кз	26.05	-0,58**	-0,19	-0,26	-0,36 ⁺
Вьюрковые							
Зяблик <i>Fringilla coelebs</i>	Б	Пз	19.04	-0,13	0,11	-0,59***	-0,16
		К	10.04	-0,06	-0,13	-0,35*	0,19
		Кк	3.04	-0,15	0,03	-0,11	-0,03
Сибирская чечевица <i>Carpodacus roseus</i>	Б	Бз	9.04	-0,44*	-0,05	-0,36*	-0,30

Примечание. Б — ближние мигранты (short-distance migrants), Д — дальние мигранты (long-distance migrants). Заповедники (Reserves): Пз — Пинежский (Pinezhsky), К — Кивач (Kivach), Кк — Куршская коса (Courish Spit), Из — Ильменский (Il'men), Бз — Баргузинский (Barguzinsky), Кз — Кроноцкий (Kronotsky). ⁺ p<0,10; * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001.

Африку или Юго-Восточную Азию. Эти виды ведут разный образ жизни, занимают разные экологические ниши и имеют различную численность популяций.

В качестве показателя температурного режима в исследуемых регионах использовали среднемесячную температуру воздуха в марте, апреле и мае, полученную с ближайших к району исследования метеостанций (для большинства заповедников) или с сайта <http://www.tutiempo.net/en/>.

Для выявления достоверности долгосрочных трендов сроков миграции и связей их с температурными показателями использовался коэффициент ранговой корреляции Спирмена при помощи программы Статистика 10.

Результаты

Изменение температурного режима в исследуемых регионах

Сравнительный анализ показал, что среднемесячная температура воздуха весной в исследуемый период существенно отличалась в разных регионах (табл. 2). Наиболее высокой она была в Балтийском регионе и в районе Ильменского заповедника, наименьшей — в районе оз. Байкал и на Камчатке.

Сравнение динамики апрельской температуры в разных регионах показало, что значимая связь имеет место в относительно близких районах: Куршская коса и Карелия ($r_s=0,43$; $p<,05$) или Архангельская обл. ($r_s=0,44$; $p<,05$), Байкал и Камчатка ($r_s=0,61$; $p<0,001$). Сходная картина наблюдается и для майской температуры: Куршская коса и Карелия ($r_s=0,59$; $p<0,001$), Байкал и Камчатка ($r_s=0,60$; $p<0,001$).

Анализ изменения весенних температур воздуха на протяжении всего периода исследования показал, что достоверный положительный тренд характерен только для трёх регионов — Балтийского, Байкальского и Камчатки (рис. 2, 3, 4, табл. 2). В других

регионах не выявлено каких-либо значимых трендов в изменении весенних температур на протяжении трёх десятилетий.

Многолетняя динамика сроков прилёта птиц

Во всех исследуемых регионах наблюдались выраженные межгодовые флуктуации сроков прилёта как у ближних, так и у дальних мигрантов (рис. 5–10). Ближние мигранты появляются в гнездовой области, как правило, раньше, чем дальние (табл. 3). Сравнение сроков прилёта одних и тех же видов в разных регионах показало, что раньше всего появляются птицы на Куршской косе и в Ильменском заповеднике, позже — в Пинежском и Баргузинском заповедниках, причем это касается как ближних, так и дальних мигрантов (табл. 3).

Значимые тенденции к более раннему прилёту в район гнездования выявлены в том или ином регионе у 5 из 9 видов водоплавающих, у всех 4 видов куликов, у двух видов кукушек, у одного вида стрижеобразных (чёрного стрижа *Apus apus*) и у 9 из 16 видов воробьиных (табл. 3). Значимая тенденция к более позднему прилёту выявлена только у обыкновенной кукушки на Куршской косе, полевого жаворонка *Alauda arvensis* в Ильменском заповеднике и обыкновенного скворца *Sturnus vulgaris* в Пинежском заповеднике. Не выявлено каких-либо значимых тенденций в сроках прилёта у серого журавля *Grus grus*, сизой чайки *Larus canus* и некоторых воробьиных (табл. 3).

Если сравнивать значимые тенденции в изменении сроков прилёта птиц в разных регионах, то обнаруживается, что наименьшая доля их приходится на Пинежский и Ильменский заповедники, а наибольшая — на Баргузинский и Кроноцкий заповедники, где наблюдались наиболее выраженные положительные тренды весенних температур воздуха (табл. 4, рис. 2, 3, 4).

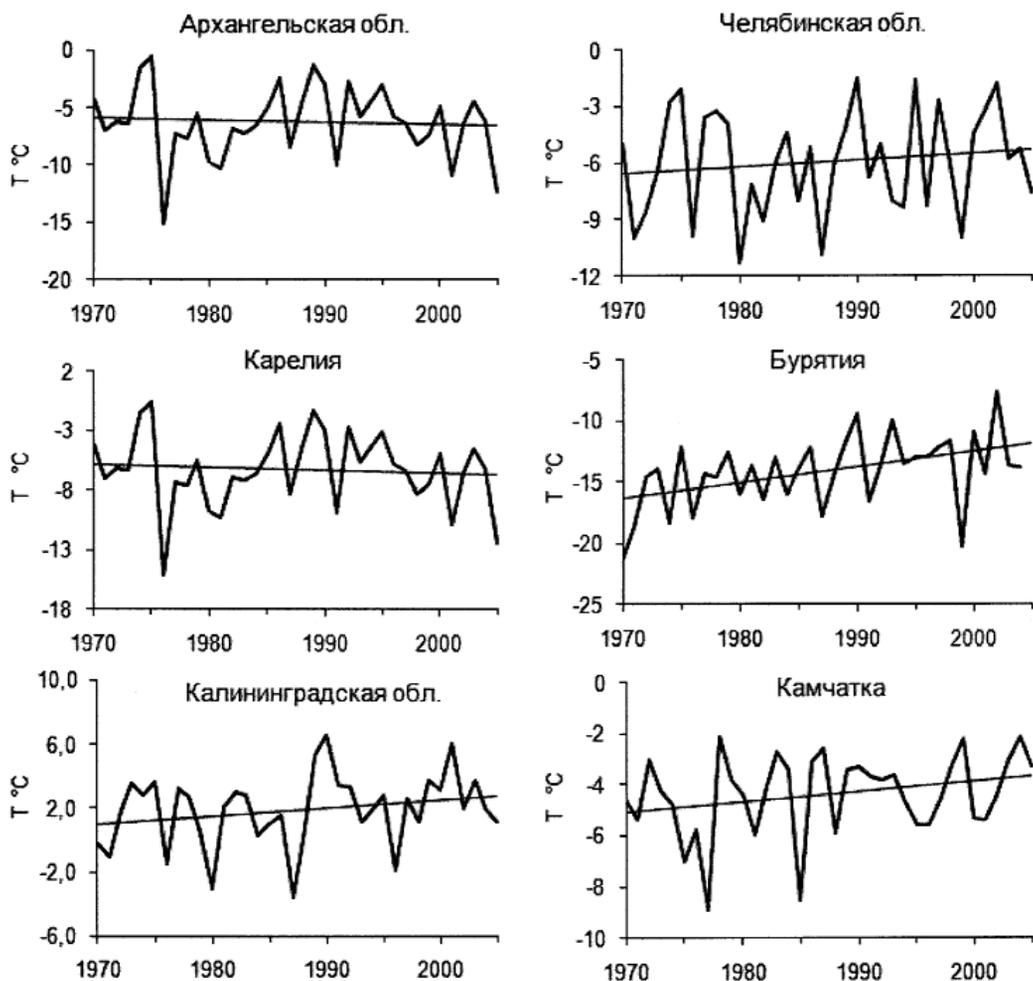


Рис. 2. Динамика и тренды мартовской температуры воздуха в исследуемых регионах.

Fig. 2. Long-term dynamics and trends of March air temperature in the study regions.

Left figures — Arkhangel'sk Oblast, Karelia and Kaliningrad Oblast: right figures — Chelyabinsk Oblast, Buryatia and Kamchatka.

Связь сроков прилёта птиц с температурным режимом

У большинства исследованных видов выявлена значимая отрицательная связь сроков прилёта с весенней температурой воздуха. Причём эта связь обнаружена не только у рано мигрирующих видов, но и у более поздно прилетающих дальних мигрантов, хотя у последних она проявлялась несколько реже (табл. 4). Интересно, что доля видов, как у ближних, так и дальних мигрантов, показавших значимую связь между сроками прилёта и температурным режимом, была достаточно высокой во всех исследованных регионах (табл. 4). Выявленная связь свидетельствует о том,

рантов, хотя у последних она проявлялась несколько реже (табл. 4). Интересно, что доля видов, как у ближних, так и дальних мигрантов, показавших значимую связь между сроками прилёта и температурным режимом, была достаточно высокой во всех исследованных регионах (табл. 4). Выявленная связь свидетельствует о том,

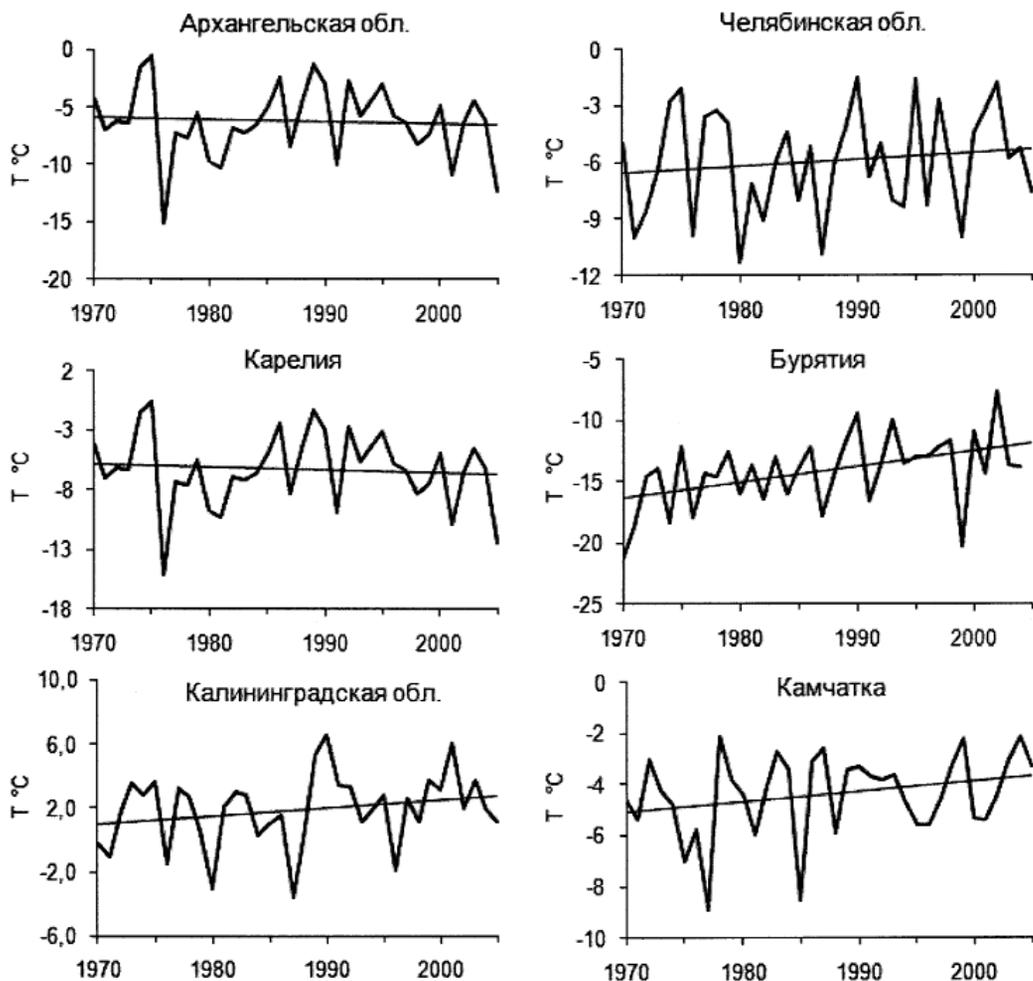


Рис. 3. Динамика и тренды апрельской температуры воздуха в исследуемых регионах.

Fig. 3. Long-term dynamics and trends of April air temperature in the study regions.

Abbreviations as in Fig. 2.

что как ближние, так и дальние мигранты появляются в гнездовой области в исследуемом регионе существенно раньше, если там наблюдается относительно высокая температура воздуха. И, наоборот, низкие весенние температуры заметно задерживают прилёт птиц.

Значимая или близкая к ней отрицательная связь сроков прилёта птиц с тем-

пературным режимом в том или ином регионе была выявлена у всех 9 исследованных видов водоплавающих, у всех куликов и сизой чайки, у серого журавля, у обыкновенной кукушки и у всех 16 видов воробьиных (табл. 3). Только у двух наиболее поздно прилетающих видов — глухой кукушки *Cuculus saturatus* и чёрного стрижа, не было выявлено значимой

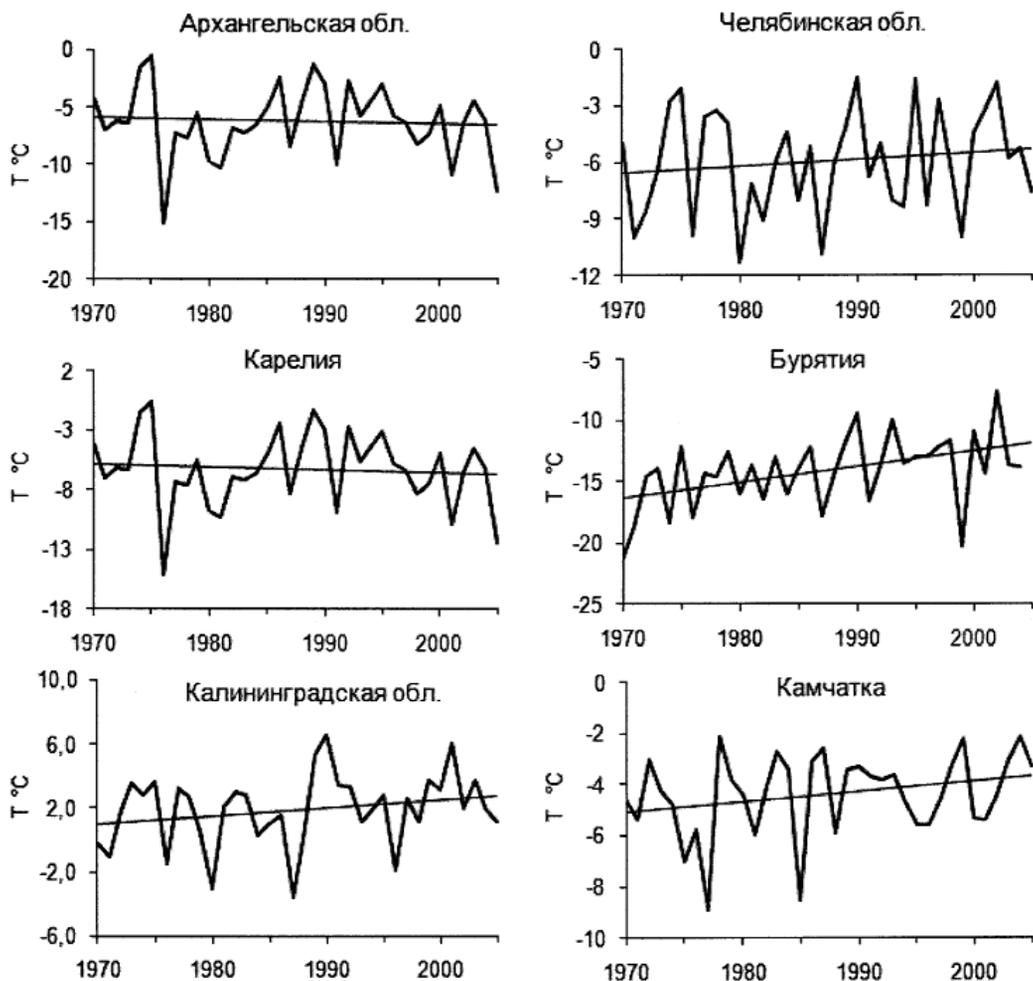


Рис. 4. Динамика и тренды майской температуры воздуха в исследуемых регионах.

Fig. 4. Long-term dynamics and trends of May air temperature in the study regions.

Abbreviations as in Fig. 2.

связи сроков прилёта с температурой воздуха (табл. 3).

Если анализировать связь сроков прилёта с температурой воздуха у одних и тех же видов, то не всегда эта связь проявляется во всех регионах. Например, у близкого мигранта — гуменника *Anser fabalis*, значимая связь выявлена только в Пинежском заповеднике, тогда как в «Киваче»

и Кроноцком заповеднике такой связи не обнаружено. У дальнего мигранта — деревянной ласточки, значимая связь выявлена на Куршской косе и в «Киваче», но не в других исследованных регионах (табл. 3).

В целом, связь сроков прилёта того или иного вида устанавливается именно с той температурой воздуха, которая предшес-

Таблица 4. Число и доля видов (%), у которых выявлены значимые связи с годом и весенней температурой воздуха в разных регионах России

Table 4. Numbers and proportion (%) of avian species that showed significant correlations between year and spring air temperatures in different regions of Russia

Район Regions	Число видов Number of species		Год Year		Т °С	
	Б	Д	Б	Д	Б	Д
Пинежский заповедник Pinezhsky Reserve	13	4	15%	0%	62%	50%
Заповедник «Кивач» Kivach Reserv	12	9	25%	11%	83%	67%
Куршская коса Courish Spit	3	6	33%	50%	67%	67%
Ильменский заповедник Il'men Reserve	9	4	11%	0%	78%	50%
Баргузинский заповедник Barguzinsky Reserve	8	5	25%	60%	87%	60%
Кроноцкий заповедник Kronotsky Reserve	6	4	33%	75%	67%	50%

Примечание. Б — ближние мигранты (short-distance migrants), Д — дальние мигранты (long-distance migrants).

твовала или сопутствовала периоду его миграции. Поэтому в разных регионах связь может проявляться с температурой разных месяцев — от марта до мая, в зависимости от того, когда наблюдается миграция вида в конкретном районе исследования (табл. 3).

Обсуждение

Анализ данных многолетнего мониторинга сроков прилёта птиц в разных регионах России показал, что имеют место сильные межгодовые флуктуации как у рано прилетающих ближних мигрантов, так и у дальних мигрантов, прибывающих позже (рис. 5–10). В Ильменском заповеднике разница между самой ранней и самой поздней встречами птиц за весь период исследования у таких поздно мигрирующих видов, зимующих в Африке, как деревенская ласточка, восточный соловей и обыкновенная кукушка, составляла поч-

ти месяц, как и у рано прилетающих внутриконтинентальных мигрантов — грача *Corvus frugilegus* и полевого жаворонка (рис. 8). Это интересно, поскольку обычно в Европе отмечается значительная разница в величине флуктуации сроков прилёта у рано и поздно прилетающих видов (Sparks et al., 2003; Lehikoinen et al., 2004). Как правило, в Европе величина флуктуации сроков прилёта у рано прилетающих видов более высока, чем у поздно прилетающих. Это объясняется, по-видимому, тем, что температура воздуха в начале весны обычно подвержена более сильным колебаниям, чем в конце весны, когда преимущественно мигрируют дальние мигранты. В Ильменском заповеднике средняя температура воздуха имела сходную величину межгодовых колебаний с марта по май (рис. 2–4). Видимо поэтому и не наблюдалось значимых различий в величине флуктуации сроков прилёта птиц в этот регион между рано и поздно приле-

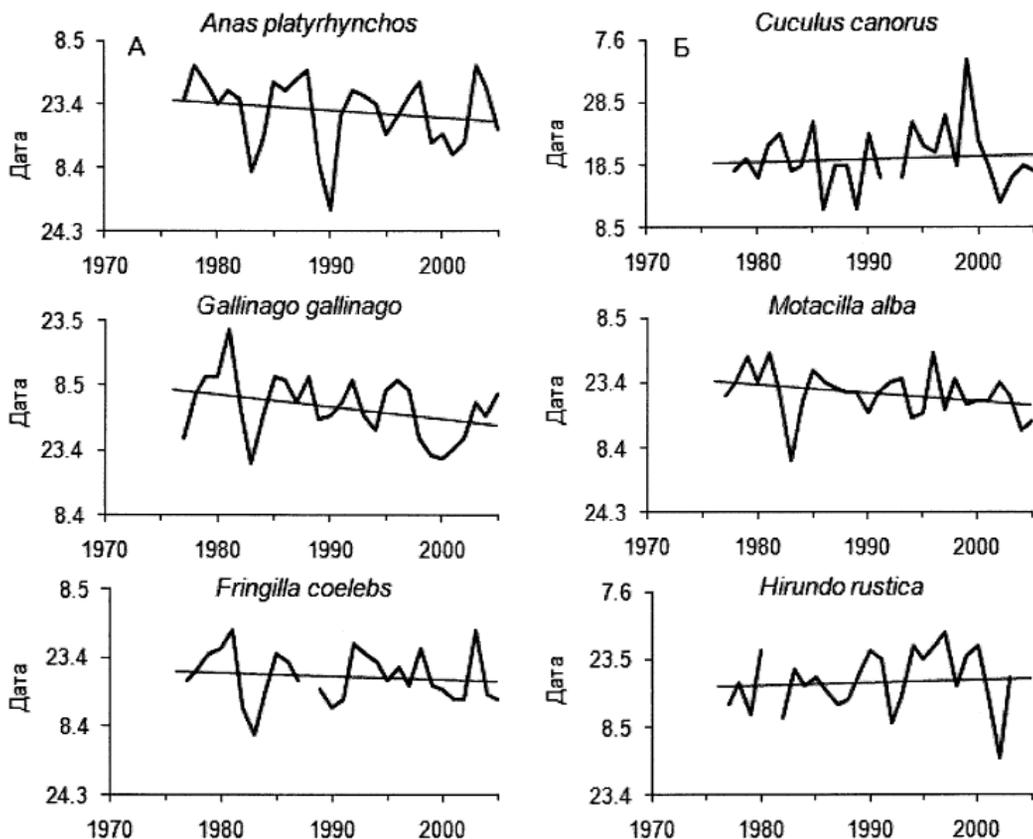


Рис. 5. Межгодовые флуктуации и тренды сроков прилета ближних (А) и дальних (Б) мигрантов в Пинежском заповеднике.

Fig. 5. Long-term dynamics and trends of arrival date in short-distance (A) and long-distance (B) migrants in the Pinezhsky Reserve.

тающими видами (Соколов, Гордиенко, 2008). Исследование сроков прилёта 25 видов птиц в Воронежский заповедник показало, что у рано прилетающих видов межгодовые колебания находятся в диапазоне от 37 дней у краквы и грача до 26 дней у белой трясогузки *Motacilla alba* (Венгеров, 2015). Столь значительные колебания сроков прилёта обусловлены, по мнению автора, весьма изменчивыми погодными условиями марта в исследуемом регионе. У видов со средними сроками прилёта этот диапазон лежит в пределах от 36 дней у канюка *Buteo buteo* и

до 15 дней у восточного соловья *Luscinia luscinia*. Они связаны с температурными условиями апреля, которые тоже имеют достаточно сильные колебания. У птиц, появляющихся в первой половине мая, межгодовые колебания сроков прилёта тоже достаточно выражены: от 32 дней у чёрного стрижа до 17 дней у обыкновенной чечевицы *Carpodacus erythrinus* (Венгеров, 2015). Анализ вариабельности средних дат прилёта птиц в районе г. Киров (Вятка) показал, что имеют место близкие значения стандартного отклонения от средней $\pm 4,8-7,7$ дней у 11 видов

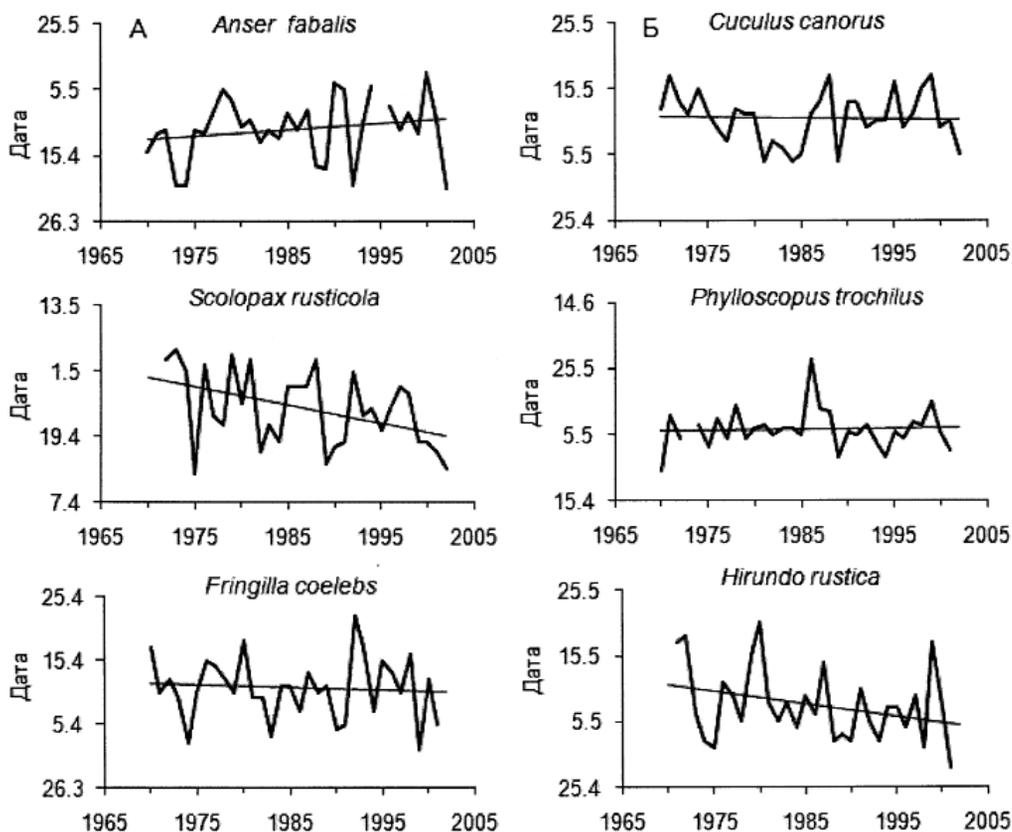


Рис. 6. Межгодовые флуктуации и тренды сроков прилета ближних (А) и дальних (Б) мигрантов в заповеднике «Кивач».

Fig. 6. Long-term dynamics and trends of arrival date in short-distance (A) and long-distance (B) migrants in the Kivach Reserve.

ближних и $\pm 4,8-8,2$ дней у 8 видов дальних мигрантов (Соловьёв, 2015). Анализ межгодовых флуктуаций сроков первых отловов птиц в большие ловушки «Рыбачинского» типа на перевале Чокпак (юг Казахстана) показал, что значимой разницы в величине стандартного отклонения у рано и поздно пролетающих видов практически нет (Сема и др., 2008).

Более чем у половины видов водоплавающих, куликов и воробьиных выявлены значимые тенденции к более раннему прилёту в район гнездования в последние два десятилетия XX и в начале XXI вв.

(табл. 3). В разных регионах доля видов, проявивших тенденцию к более раннему прилёту, сильно различалась (табл. 4). Наименьшей эта доля была в трёх регионах (в Карелии, Архангельской и Челябинской областях), где не было выявлено значимых трендов в изменении весенних температур воздуха в период исследования (табл. 2). В тех регионах (Калининградская обл., Бурятия и Камчатка), где наблюдалось значимое повышение весенних температур, доля видов, показавших тенденцию к более раннему прилёту, была наиболее высокой (табл. 2, 4).

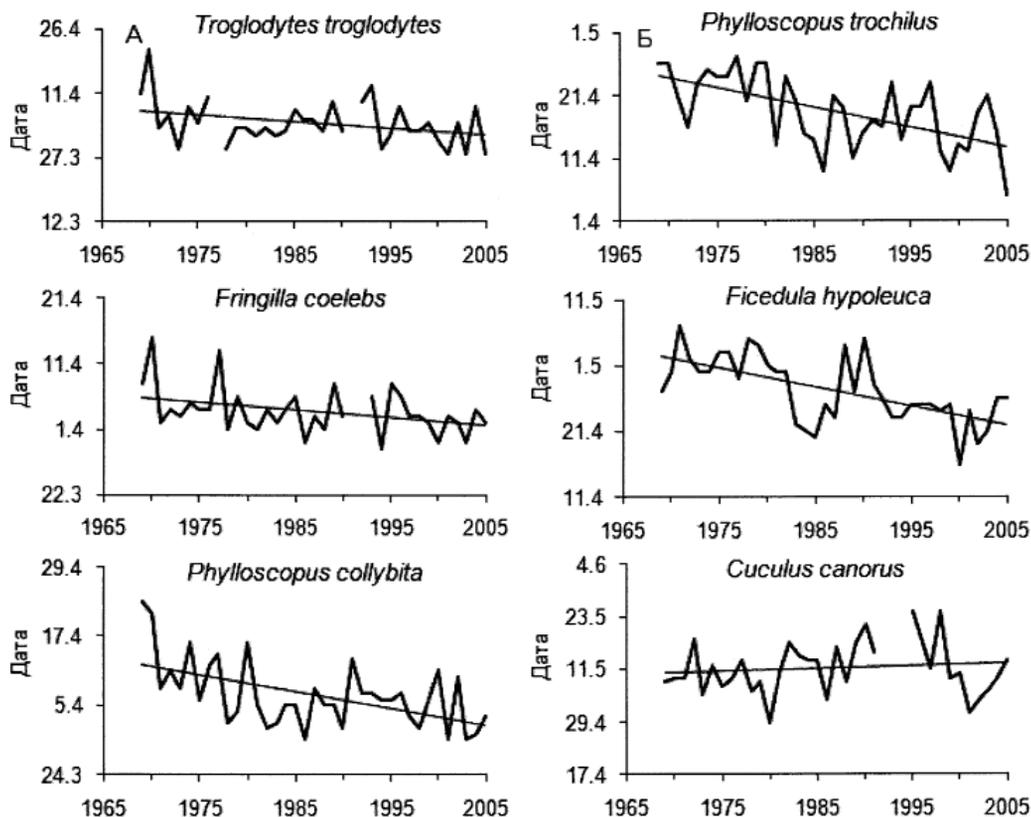


Рис. 7. Межгодовые флуктуации и тренды сроков прилета ближних (А) и дальних (Б) мигрантов на Куршской косе.

Fig. 7. Long-term dynamics and trends of arrival date in short-distance (A) and long-distance (B) migrants on the Courish Spit.

Интересно, что у дальних мигрантов доля видов, проявивших значимую тенденцию к более раннему прилёту, была существенно выше, чем у ближних мигрантов (табл. 4). Это, скорее всего, связано с тем, что потепление в этих регионах наблюдалось в большей степени во второй половине весны, когда преимущественно прилетают дальние мигранты. Значимое повышение температуры в марте, когда начинают появляться ближние мигранты, зарегистрировано только в Бурятии (табл. 2). Анализ фенодата прилёта птиц в окрестностях г. Петрозаводска за 35-лет-

ний период (1971–2006 гг.) показал, что такие рано мигрирующие виды как грач, обыкновенный скворец *Sturnus vulgaris*, чибис *Vanellus vanellus* и полевой жаворонок прилетали на 1–2 неделю раньше в 1970-е гг., когда наблюдались мягкие зимы, ранние и тёплые весны (Сазонов, 2008). Во то же время чайки (сизая, серебристая *Larus argentatus* и клуша *L. fuscus*) на протяжении второй половины 1980-х гг. и в 1990-е гг. стали прилетать на 2–3 недели раньше, чем в 1970-е гг. У гусей — гуменника и белолобого *Anser albifrons*, а также у белощёкой казарки *Branta leucopsis*, на

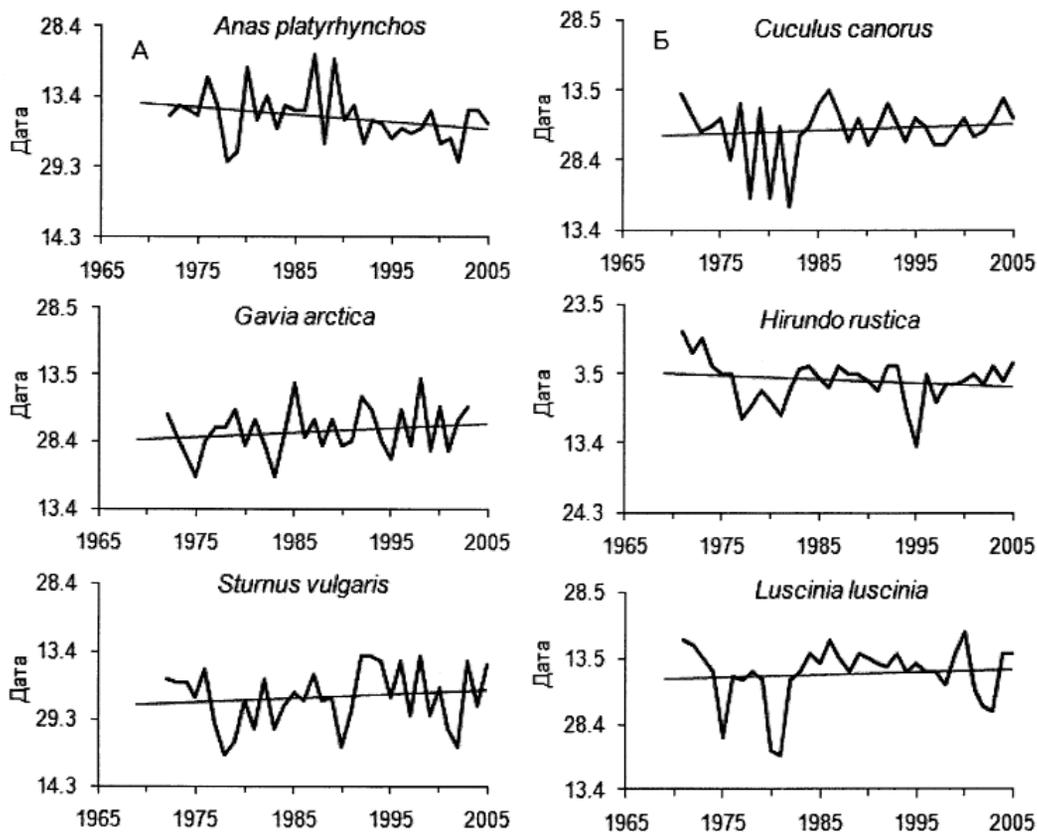


Рис. 8. Межгодовые флуктуации и тренды сроков прилета ближних (А) и дальних (Б) мигрантов в Ильменском заповеднике.

Fig. 8. Long-term dynamics and trends of arrival date in short-distance (A) and long-distance (B) migrants in the Il'men Reserve.

протяжении 1991–2006 гг. наблюдалось опережение сроков начала весеннего пролёта на 1–2 недели. Данные по отловам воробьиных птиц на перевале Чокпак в период с 1969 по 2002 г. показывают, что значительно изменились сроки весенней миграции только у 3 из 14 проанализированных видов — у индийского *Passer indicus* и испанского *P. hispaniolensis* воробьёв и желчной овсянки *Emberiza bruniceps* (Сема и др., 2008). У этих относительно поздно мигрирующих видов выявлена явная тенденция к более позднему пролёту птиц в 1990-е гг. по сравнению с пре-

дыдущими десятилетиями. По мнению авторов, это объясняется тем, что в последние два десятилетия XX в. в данном регионе не наблюдалось заметного повышения температуры воздуха в весенние месяцы. Отсутствие значимого тренда весенних температур воздуха в период с 1970 по 2000 г., как показал наш анализ данных 100 метеостанций, характерно для многих регионов России (Sokolov et al., 2003). В результате в этих регионах, как правило, не наблюдается значимых трендов в сроках прилёта птиц (Соколов, 2010). Например, в Татарстане было по-

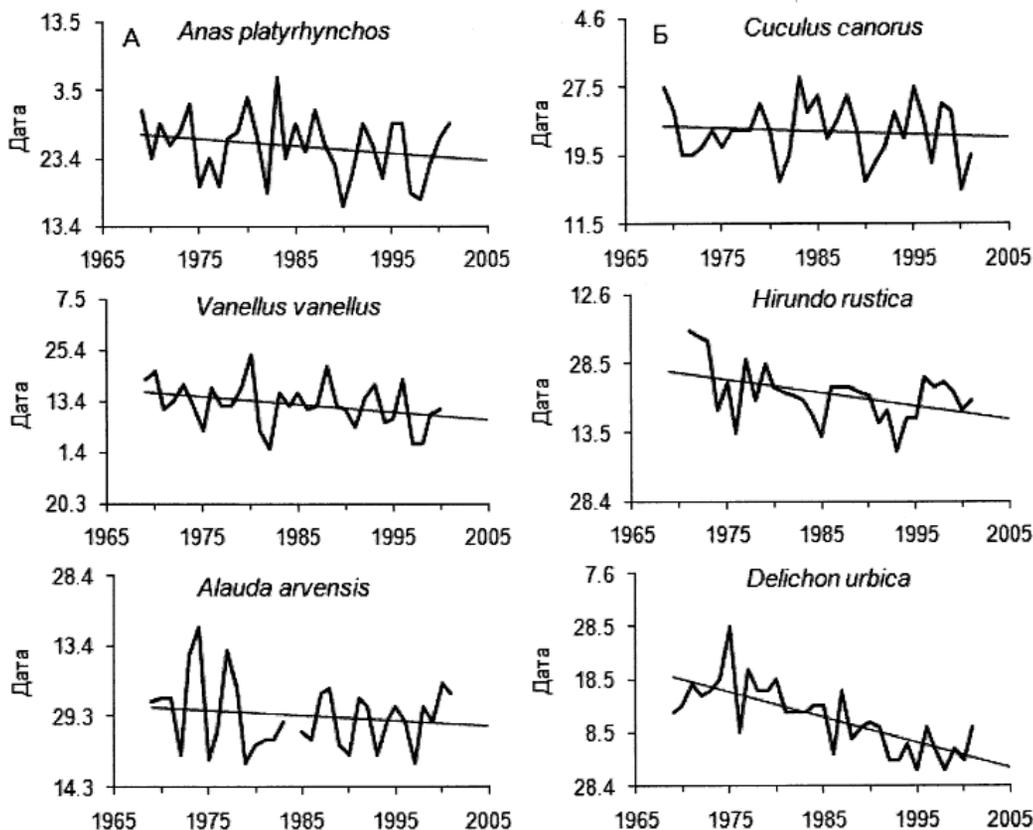


Рис. 9. Межгодовые флуктуации и тренды сроков прилета ближних (А) и дальних (Б) мигрантов в Баргузинском заповеднике.

Fig. 9. Long-term dynamics and trends of arrival date in short-distance (A) and long-distance (B) migrants in the Barguzinsky Reserve.

казано, что сроки прилёта таких мигрантов как пеночка (теньковка *Phylloscopus collybita*, весничка *P. trochilus* и зелёная *P. trochiloides*) и славки (черноголовая *Sylvia atricapilla*, серая *S. communis* и завирушка *S. curruca*) либо практически не изменились за 50 лет (с 1957 по 2008 гг.), либо несущественно сместились на более ранние календарные даты (Askeyev et al., 2007). Отсутствие значимых трендов в сроках прилёта этих видов исследователи объясняют тем, что ни в апреле, ни в мае, когда прилетают эти виды, не наблю-

далось существенного повышения температуры воздуха в исследуемом регионе. Однако эти исследователи обнаружили значительное смещение в сроках появления полевого жаворонка, прилетающего в марте (Askeyev et al., 2009). Начиная с 1979 г. этот вид стал появляться в Татарстане всё раньше и раньше. Это связано с тем, что температура марта в этом регионе существенно выросла в последние два десятилетия, хотя на протяжении почти 170 лет (1811–1979 гг.) ни сроки прилёта жаворонков, ни средняя температура

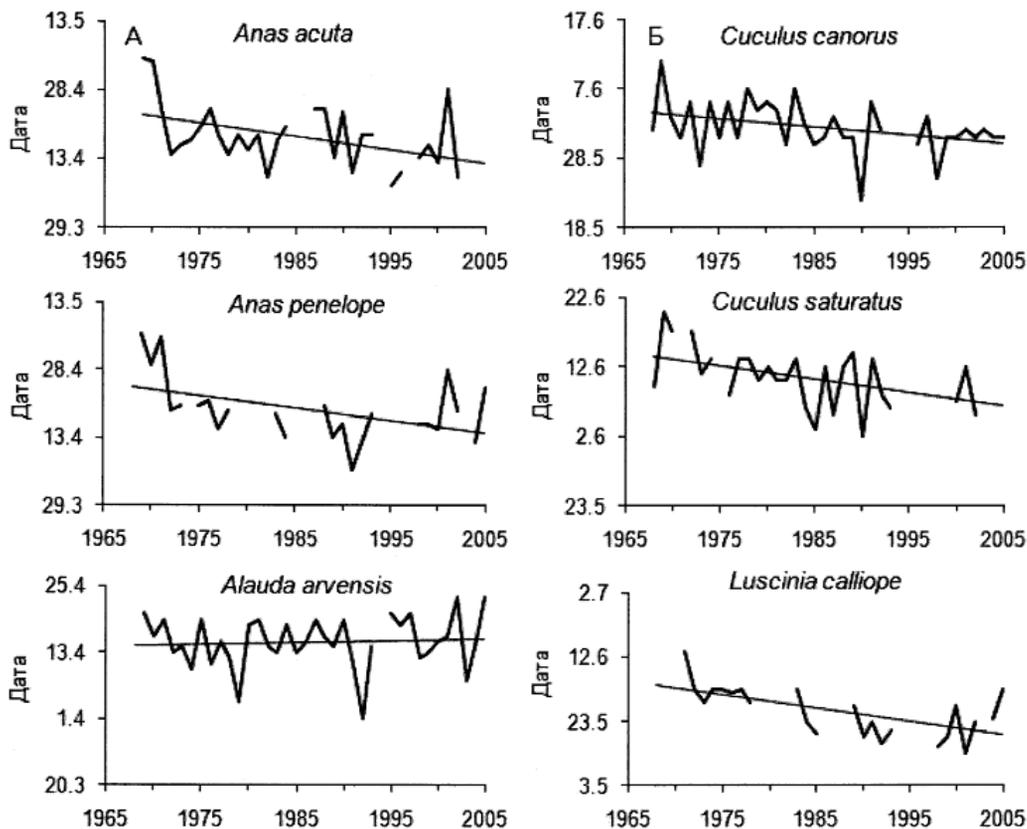


Рис. 10. Межгодовые флуктуации и тренды сроков прилета ближних (А) и дальних (Б) мигрантов в Кроноцком заповеднике.

Fig. 10. Long-term dynamics and trends of arrival date in short-distance (A) and long-distance (B) migrants in the Kronotsky Reserve.

марта в данном регионе существенно не изменялись (Askeyev et al., 2009). В низовьях Оби у г. Лабитнанги (66°40' с.ш.), по наблюдениям в 1970–2002 гг., отмечен достоверный сдвиг (в среднем на 4–9 дней) сроков прилёта на более ранние календарные даты у видов (фифи *Tringa glareola*, восточная клуша *Larus heuglini*, белая трясогузка, серая ворона *Corvus cornix*, белобровик *Turdus iliacus*, лесной конёк *Anthus trivialis*, весничка и вьюрок *Fringilla montifringilla*), основной ареал которых находится в районе исследования

(лесотундре) и южнее (Пасхальный, 2002). Виды (турухтан *Philomachus pugnax*, рогатый жаворонок *Eremophila alpestris*, подорожник *Calcarius lapponicus*, пуночка *Plectrophenax nivalis*), которые населяют преимущественно зону тундры, прилетали в прежние и, возможно, даже в более поздние сроки. Различия в изменении сроков прилёта ранних и поздних мигрантов не были установлены. Эти фенологические сдвиги автор предположительно связывает с циклическими изменениями климата (Пасхальный, 2002).

Во всех исследуемых регионах у большинства ближних мигрантов и более половины дальних мигрантов выявлена значимая связь сроков прилёта с весенней температурой воздуха (табл. 4). Чем выше была температура воздуха в период прилёта, тем раньше появлялись птицы в районе гнездования (табл. 3). Только у глухой кукушки, которая прилетает наиболее поздно (в июне), такой связи обнаружено не было. О связи сроков прилёта птиц с весенними температурами воздуха пишут многие исследователи из разных стран Европы (Barrett, 2002; Tryjanowski et al., 2002; Lehikoinen et al., 2004; Соколов и др., 1999б; Соколов, 2006; Gordo, Sanz, 2006). В этом нет ничего удивительного. Давно замечено, что весной перелётные птицы обычно появляются с приходом тёплых воздушных масс. Холодный воздух, например, из Арктики, наоборот, задерживает продвижение птиц к северу (Кайгородов, 1911). В Воронежском заповеднике прилёт ближних мигрантов обычно начинается с приходом тёплого циклона с Атлантики в марте, прерывается с возвратом холодов, потом вновь возобновляется (Венгеров, 2015). Тёплый апрель также во многом обязан переносу тёплых воздушных масс с юго-запада и запада, что способствует раннему прилёту большинства видов. В первой половине мая устанавливаются более стабильные погодные условия, но и здесь связь прилёта птиц с внешними факторами проявляется в значительной мере, особенно у специализированных в трофическом отношении видов. Так, чёрные стрижи появляются в Воронежском заповеднике только при очень тёплой погоде, когда высоко в воздухе много летающих мелких насекомых (Венгеров, 2015). Продолжительность миграций в средних широтах различается по годам в зависимости от погодных условий. На европейском востоке севернее 57-й широты сроки весеннего прилёта птиц существенно коррелируют с арктическими воздушными массами — так на-

зываемые «волны» прилёта могут затухать у границы влияния холодного арктического воздуха и возобновляться с началом поступления южных тёплых воздушных масс (Соловьёв, 2015). Фенологическая последовательность прилёта птиц, по мнению автора, обусловлена развитием весенней ситуации, формированием видоспецифических биотопических и трофических условий в местах гнездования. У большинства исследованных видов, мигрирующих через перевал Чокпак, были выявлены значимые или близкие к значимой положительные корреляции между датами отлова птиц и датами устойчивого перехода температуры воздуха через +0,5 и +10°C в районе г. Джамбул (Сема и др., 2008). То есть в годы с более ранней и теплой весной наблюдается и более ранний пролет птиц в данном районе и, наоборот, в холодные весны миграция птиц задерживается. Ранее было показано, что сроки пролета птиц весной через Казахстан хорошо совпадают со сроками прохождения 0–10°C изотерм (Сема, 1989). Скорость перемещения фронта миграций рано прилетающих видов близка к скорости прохождения изотерм 0–5°C. Приуроченность миграций различных видов птиц к определённым температурным условиям свидетельствует о наличии температурных порогов, которые лимитируют пребывание птиц в том или ином районе. Температурные пороги не остаются постоянными на всём пути миграции птиц, они изменяются в различных климатических зонах. Было показано, что весенняя миграция птиц в Казахстане в значительной мере связана с прохождениями южнокаспийских, мургабских и др. циклонов, широким выносом ими тёплых воздушных масс, а также юго-западной периферией антициклона над Средней Азией, центры которого находятся над востоком, северо-востоком Казахстана или над Монголией (Сема, 1989). Однако во многих регионах Европейской части России из-за отсутствия выраженного потепления в весен-

ние месяцы в последние три десятилетия XX в. и в начале нынешнего большинство видов птиц могут не показывать значимого смещения сроков прилёта (Минин, 1992; Минин, Гутников, 2000; Гаврилов и др., 2006; Соколов, Гордиенко, 2008).

Заключение

Сравнительный анализ сроков прилёта птиц из разных систематических групп в шести регионах России (от Восточной Балтики до Восточной Камчатки) показал, что в период с 1969 по 2005 гг. в трёх исследованных районах (Куршская коса Балтийского моря, Северное Прибайкалье и Восточная Камчатка) у многих видов наблюдалась значимая тенденция к более раннему прилёту в гнездовую область в последние два десятилетия XX и начале XXI вв. В то время как в Карелии, Архангельской обл. и на Южном Урале у большинства исследованных видов сроки прилёта существенно не изменились. Это в первую очередь связано с тем, что в этих регионах, в отличие от указанных выше, не отмечено значимого роста весенних температур воздуха в интересующий нас период.

Во всех исследованных регионах у большинства видов выявлена значимая связь сроков прилёта как ближних, так и дальних мигрантов с весенними температурами воздуха. В годы с ранней и тёплой весной птицы, как правило, прилетали в гнездовую область значительно раньше, чем в годы с холодной весной. Таким образом, на сроки прилёта птиц, гнездящихся на территории России, в первую

очередь влияет температурный режим весны, который в свою очередь зависит от такого глобального внешнего фактора, как климат. Если в Северном полушарии продолжится потепление климата в зимне-весенний период, то сроки прилёта многих видов мигрирующих птиц будут сдвигаться на всё более ранние календарные даты. И, наоборот, при похолодании климата произойдёт существенная задержка прилёта птиц в гнездовую область. В настоящее время в ряде центральных регионов России не отмечается значимых трендов в изменении весенних среднемесячных температур воздуха, поэтому сроки прилёта птиц в этих районах не будут существенно сдвигаться в сторону более ранних или поздних календарных дат.

Благодарности

Автор благодарен всем сотрудникам Биологической станции «Рыбачий» и волонтерам, которые принимали участие в отлове и кольцевании птиц в разные периоды времени. Работа частично поддержана грантами РФФИ (№№ 16-04-00761, 16-04-01773) и выполнена при участии Зоологического института РАН (гостема, регистрационный номер АААА-А16-116123010004-1). Я также выражаю огромную благодарность сотрудникам заповедников М.В. Яковлевой («Кивач»), С.Ю. Рыковой (Пинежский), Н.С. Гордиенко (Ильменский), А.А. Ананину (Баргузинский) и В.И. Мосолову (Кроноцкий), которые любезно предоставили мне для анализа фенологические данные, без которых эта работа не могла бы быть выполнена.

Литература

Ананин А.А. 1997. Орнитологический мониторинг в Баргузинском заповеднике // Состояние и проблемы охраны природных комплексов Северо-Восточного Прибайкалья. Тр. гос. Заповедника «Джержинский». Вып. 2. Улан-Уде. С. 91–102.

Ананин А.А. 2002. Влияние изменений климата на фенологию птиц в Баргузинском заповеднике // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата. Казань: Новое знание. С. 107–112.

- Ананин А.А. 2010. Птицы Северного Прибайкалья: динамика и особенности формирования населения. Улан-Уде: Изд-во Бурятского госуниверситета. 296 с.
- Белуосова Н.А. 1977. Заповедник «Кивач». Петрозаводск: Карелия. 40 с.
- Венгер П.Д. 2015. Сроки весеннего прилета птиц в Воронежском заповеднике на фоне длительных климатических изменений // Научные Ведомости. Серия ест. наук. № 3 (200). Вып. 3. С. 82–92.
- Гаврилов В.В., Горецкая М.Я., Веселовская Е.О. 2006. Сроки первого появления некоторых воробьиных птиц в западном Подмосковье в 2000–2005 гг. по данным отлова // Орнитология. М.: МГУ. Вып. 33. С. 195–199.
- Гордиенко Н.С., Соколов Л.В. 2006. Долговременные изменения сроков прилета птиц в Ильменский заповедник // Изв. Челябин. науч. центра. Т. 33. С. 83–87.
- Дежкин В.В. 1989. В мире заповедной природы. М.: Сов. Россия. 256 с.
- Диксон Ч. 1895. Перелеты птиц. СПб. 269 с.
- Кайгородов Д.Н. 1911. Изохроны хода весеннего поступательного движения кукушки (*Cuculus canorus* L.), грача (*Trupanocorax frugilegus* L.) и белого аиста (*Ciconia alba* Briss) по территории Европейской России // Орнитол. вестник. М. № 1. С. 38–40.
- Кирилин Ф.Я. 1973. География Челябинской области. Изд. 4-е. Челябинск: Южно-Уральское кн. изд. 178 с.
- Кулаков В.И., Паевский В.А., Соколов А.А., и др. 2008. Куршская коса. Культурный ландшафт. Калининград: Янтарный сказ. 432 с.
- Ловейко М.Б. 1929. Синоптическое начало весны и прилет грачей в Ленинград // Изв. Глав. Геофизич. Обсерв. Л. Т. 61. № 1. С. 44–46.
- Мензбир М.А. 1934. Миграции птиц. М.-Л.: Биомедгиз. 110 с.
- Минин А.А. 1992. Пространственно-временная изменчивость дат начала некоторых фенологических явлений у птиц на Русской равнине // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 97. Вып. 5. С. 28–34.
- Минин А.А., Гутников В.А. 2000. Феноиндикация современных вариаций климата в Европейской части России на примере некоторых лесообразователей и птиц // Лесоведение. Вып. 2. С. 68–71.
- Науменко А.Т., Лобков Е.Г., Никаноров А.П. 1986. Кроноцкий заповедник. М.: Агропромиздат. 192 с.
- Пасхальный С.П. 2002. Сроки прилета некоторых видов птиц в низовья Оби в 1970–2002 гг. // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата. Казань: Новое знание. С. 151–156.
- Рыкова С.Ю. 1990. Перелетные птицы района Пинежского заповедника // Наземные позвоночные животные в заповедниках Севера Европейской части РСФСР. М. С. 41–53.
- Рыкова С.Ю. 2013. Птицы Беломорско-Кулойского плато. Архангельск: М-во прир. ресурсов и экологии РФ. 188 с.
- Сазонов С.В. 2008. Многолетние тенденции изменения фенодат прилета птиц в окрестностях г. Петрозаводск // Тр. Карельск. науч. центра РАН. Вып. 14. С. 97–120.
- Святский Д.О. 1926. Колебания климата Ленинграда // Мироведение. № 4. С. 293–306.
- Сема А.М. 1989. Фенология перелетов птиц в Казахстане. Алма-Ата: Наука. 150 с.
- Сема А.М., Гаврилов А.Э., Гаврилов Э.И., Соколов Л.В. 2008. Многолетний мониторинг весенней миграции птиц на перевале Чокпак и изменение климата // Selevinia. С. 35–40.
- Соловьёв А.Н. 2015. Вековая динамика сроков сезонных миграций птиц в средних широтах европейского Востока // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 120. Вып. 1. С. 3–17.
- Соколов Л.В. 2006. Влияние глобального потепления климата на сроки миграций и гнездования воробьиных птиц в XX веке // Зоол. журн. Т. 86. № 3. С. 317–341.
- Соколов Л.В. 2010. Климат в жизни растений и животных. СПб.: Тесса. 343 с.
- Соколов Л.В., Гордиенко Н.С. 2008. Повлияло ли современное потепление климата на

- сроки прилета птиц в Ильменский заповедник на Южном Урале? // Экология. № 1. С. 58–64.
- Соколов Л.В., Лобков Е.Г., Марковец М.Ю., Мосолов В.И. 2007. Долговременные тенденции в изменении сроков прилета птиц в Кроноцкий заповедник (Восточная Камчатка) // Мат-лы VIII междунар. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский. С. 345–350.
- Соколов Л.В., Марковец М.Ю., Шаповал А.П., Морозов Ю.Г. 1999а. Долговременный мониторинг сроков весенней миграции у воробьиных птиц на Куршской косе Балтийского моря. 1. Динамика сроков миграции // Зоол. журн. Т. 78. № 6. С. 709–717.
- Соколов Л.В., Марковец М.Ю., Шаповал А.П., Морозов Ю.Г. 1999б. Долговременный мониторинг сроков весенней миграции у воробьиных птиц на Куршской косе Балтийского моря. 2. Влияние температурного фактора на сроки миграции // Зоол. журн. Т. 78. № 9. С. 1102–1109.
- Тюлина Л.Н. 1976. Влажный прибалтийский тип поясности растительности. Новосибирск: Наука. 319 с.
- Шалыбков А.М., Байдерин В.В., Рыков А.М., Горячкин С.В. 1988. Пинежский заповедник // Заповедники Европейской части РСФСР. М. Ч. 1. С. 206–223.
- Штейнбахер И. 1956. Перелеты птиц и их изучение. М.: Иностранная литература. 162 с.
- Яковлева М.В. 2012. Многолетние изменения сроков весеннего прилета птиц в заповедник «Кивач» // Природные процессы и явления в уникальных условиях среднетаежного заповедника. Мат-лы науч.-практ. конф., посв. 80-летию ФГБУ Государственный заповедник «Кивач». Петрозаводск. С. 204–210.
- Ananin A.A., Sokolov L.V. 2009. Long-term arrival trends of 54 avian species to Barguzinsky Nature Reserve in the northeastern Baikal area // Avian Ecol. Behav. Vol. 15. P. 33–48.
- Askeyev O.V., Sparks T.H., Askeyev I.V., Tryjanowski P. 2007. Is earlier spring migration of Tatarstan warblers expected under climate warming? // Intern. J. Biometeor. Vol. 51. P. 459–463.
- Askeyev O.V., Sparks T.H., Askeyev J.V. 2009. Earliest recorded Tatarstan skylark in 2008: non-linear response to temperature suggests advances in arrival dates may accelerate // Climate Research. Vol. 38. P. 189–192.
- Barrett R.T. 2002. The phenology of spring bird migration to north Norway: There was no evidence of a long-term trend in arrival dates of spring migrants over the last 20 years in north Norway // Bird Study. Vol. 49. P. 270–277.
- Gordo O., Sanz J.J. 2006. Climate and bird phenology: a long-term study in the Iberian Peninsula // Glob. Change Biol. Vol. 12. P. 1993–2004.
- Lehikoinen E., Sparks T.H., Žalakevičius M. 2004. Arrival and departure dates // Adv. Ecol. Res. Vol. 35. P. 1–31.
- Marra P.M., Francis C.M., Mulvihill R.M., Moore F.R. 2005. The influence of climate on the rate and timing of bird migration // Oecologia. Vol. 142. P. 307–315.
- Middendorff A. 1855. Die Isepiptesen Russlands. Grundlagen zur Erforschung der Zugzeiten und Zugrichtungen der Vögel Russlands // Mem. Acad. Sci. St.-Petersbourg. Sci. Nat. Vol. 6. No. 8. P. 1–143.
- Oglesby R.T., Smith C.R. 1995. Climate change in the northeast // E.T. LaRoe, G.S. Farris, E.E. Puckett, P.D. Doran, M.J. Mac (Eds). Our Living Resources. A Report to the Nation on the Distribution, Abundance, and Health of U.S. Plants, Animals, and Ecosystems. Washington: U.S. Department of the Interior, National Biological Service. P. 390–397.
- Payevsky V.A. 2000. Rybachy-type trap // P. Busse (ed.). Bird Station Manual. Gdańsk: Gdańsk University. P. 20–24.
- Sokolov L.V., Kosarev V.V., Fedoseeva V., Markovets M.Y., Shapoval A.P., Yefremov V.D. 2003. Relationship between autumn numbers of the Coal Tit *Parus ater*, air temperatures and North Atlantic Oscillation index // Avian Ecol. Behav. Vol. 11. P. 71–88.

- Sparks T.H., Braslavská O. 2001. The effects of temperature, altitude and latitude on the arrival and departure dates of the swallow *Hirundo rustica* in the Slovak Republic // Intern. J. Biometeor. Vol. 45. P. 212–216.
- Sparks T.H., Carey P.D. 1995. The responses of species to climate over two centuries: An analysis of the Marsham phenological record, 1736–1947 // J. Ecology. Vol. 83. P. 321–329.
- Sparks T.H., Roberts D.R., Crick H.Q.P. 2001. What is the value of first arrival dates of spring migrants in phenology? // Avian Ecol. Behav. Vol. 7. P. 75–85.
- Sparks T.H., Crick, H.Q.P., Dunn, P., Sokolov L.V. 2003. Phenology of selected lifeforms: birds // Phenology: An integrative Environmental Science. M.D. Schwartz (Ed.). Kluwer Acad. Publishers. P. 421–436.
- Stervander M., Lindström Å., Jonzén N., Andersson A. 2005. Timing of spring migration in birds: long-term trends, North Atlantic Oscillation and the significance of different migration routes // J. Avian Biol. Vol. 36. P. 210–221.
- Tryjanowski P., Kuźniak S., Sparks T. 2002. Earlier arrival of some farmland migrants in western Poland // Ibis. Vol. 144. P. 62–68.

Дискуссионные вопросы орнитологии. К 100-летию А.К. Рустамова (1917–2005).

Труды Мензбирова орнитологического общества, том 3. С. 181–199.

Debatable Questions of Ornithology. To the 100-years of A.K. Rustamov (1917–2005).

Archives of the Menzbier Ornithological Society, Volume 3. Moscow: KMK Scientific Press. 2017. P. 181–199.

Этимологический анализ латинских названий птиц Палеарктики: факты и история

В.А. Паевский

*Зоологический институт Российской академии наук,
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034, Россия
e-mail: payevsky@yandex.ru*

Статья посвящена анализу принципов этимологии латинских орнитонимов Палеарктики, их смысловому значению и этимологии. Приведены общие сведения об авторах описаний птиц, о категориях орнитонимов по содержанию мотивов номинации и их количественному распределению. Затронуты вопросы изменения названий в процессе ревизий, а также ошибки и несоответствия в смысловом значении названий. Особое обсуждение посвящено эпонимам как отражению истории орнитологии.

Ethymological Analysis of Latin Names of Palearctic Birds: the Data and History

V.A. Payevsky

*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences,
Universitetskaya nab., 1, St.-Petersburg, 199034, Russia
e-mail: payevsky@yandex.ru*

The paper is devoted to the principles of etymological studies of Latin bird names, their semantic meanings and the origin. General information provides about the authors of original descriptions, the categories of names in relation of motivation matters, and their quantitative distribution. The problems of name changes in the process of revision, as well as the errors and inconsistencies in semantic meanings of names are discussed. A special attention is devoted to the eponyms as a history of ornithology.

Введение

Со времени выхода в свет десятого издания «Systema Naturae» великого Карла Линнея (Linnaeus, 1758), что официально

принято за начало современной научной номенклатуры в зоологии, количество описанных к настоящему времени видов и подвидов птиц в мире увеличилось в 50 раз. В десятом издании «Systema

Naturae» Линней описывает 554 вида, а в двенадцатом (1766 г.) уже 930 видов мировой орнитофауны (Боркин, 2009). Теперь же, по данным последних сводок, в мире обитает среди неворобьиных 4072 вида и 7184 подвида (Dickinson, Remsen, 2013), а среди воробьиных 6063 вида и 10 673 подвида (Dickinson, Christidis, 2014). Следовательно, за весь период существования систематической орнитологии были предложены примерно 28 тысяч научных названий птиц, оставшихся сейчас валидными, а учитывая многочисленные ревизии практически всех групп птиц, которые часто сопровождались появлением новых названий и переносом имеющихся названий в разряд синонимов, число предложенных названий в несколько раз больше.

Сведения о происхождении и развитии зоологической номенклатуры совершенно необходимы для каждого зоолога-систематика. Как сказано во Введении к 4-му изданию Международного кодекса зоологической номенклатуры (1999, русскоязычное издание 2004 г.), Кодекс «...имеет одну основную цель — обеспечить максимальную универсальность и преемственность научных названий животных...». На этом пути возникает необходимость и в этимологии латинских названий, т.е. в понимании их происхождения и смыслового значения, что часто во многом облегчает восприятие характерных особенностей изучаемого таксона. Следует, однако, отметить, что просто перевод латинского слова на русский язык не является собственно этимологией, поскольку не содержит сведений о происхождении латинского слова. Тем не менее, его смысловое значение есть именно та цель, которая преследуется всеми составителями этимологических словарей названий животных и растений.

В последние годы возрос интерес к орнитонимике в целом, а также к сравнительной орнитонимике как среди отечественных орнитологов, так и филологов, что демонстрируется появлением соответ-

ствующих книг и статей (Коблик, Фридман, 2007; Савенко, 2012; Фридман, Коблик, 2013; Курашкина, 2013, 2014). Тем не менее, отсутствуют этимологические исследования по массиву всех птиц страны или зоогеографического региона.

Настоящая статья посвящена общему анализу этимологии латинских орнитонимов. Для орнитологов России и бывшего Советского Союза наибольший интерес представляют птицы с территории этих стран, и, соответственно, названия этих птиц и их этимология могут быть наиболее востребованы. Территорию бывшего СССР сейчас часто называют Северной Евразией (например, бывшие «Всесоюзные орнитологические конференции» превратились в «Международные орнитологические конференции Северной Евразии»). Поскольку вся Северная Европа тоже входит в Северную Евразию, то это название неточно, а по сути ошибочно, о чём уже сообщалось (Коблик, Архипов, 2014; Паевский, 2016). В связи с этим в статье обсуждается этимология латинских названий птиц всей Палеарктики.

Материал и методы

Определение границ Палеарктики

Представление о границах Палеарктики, по данным разных авторов, существенно различается. В статье о таксономическом составе палеарктических амфибий (Боркин, Литвинчук, 2013) даётся подробный обзор общих принципов зоогеографии и справедливо аргументируется вывод о том, что для выделения зоогеографических регионов основой должен быть анализ распространения самих животных, а не каких-либо свойств суши, ландшафтов или ботанических областей. Наиболее дискуссионным является вопрос о южных и юго-восточных границах Палеарктики, отделяющих от палеарктической тропическую и ориентальную орнитофауну. Для птиц этот вопрос

приобретает особую остроту в связи с их высокой мобильностью и способностью пересекать как водные, так и пустынные и горные районы. Поскольку, как указано ниже, состав палеарктической орнитофауны принят здесь в основном по последнему современному списку (Clements et al., 2016), где даны по отдельности списки видов зоогеографических областей, то гнездовые части ареалов входящих в список Палеарктики видов и явились основой для проведения схематической южной и юго-восточной границы Палеарктики. На основании этих данных границу можно провести по югу Сахары и Аравийского полуострова, далее — с включением Пакистана, Джамму и Кашмира, Непала, всех Гималаев (включая высокогорья), Тибета, а далее — приблизительно вдоль течения р. Янцзы или примерно вдоль 31° с.ш. (рис. 1). При таком подходе, разумеется, к палеарктическим птицам здесь отнесены не только виды из характерных для умеренной Евразии отрядов и семейств, но и некоторые виды из тропической и ориентальной орнитофауны (например, из семейств Dicaeidae, Nectariniidae, Estrildidae).

Сведения о таксономическом составе птиц Палеарктики

В последние годы существенные (а иногда и кардинальные) изменения в систематике птиц на основе результатов молекулярно-генетических анализов привели к разнообразию в представлениях и к ощущению ненадёжности имеющихся на сегодняшний день систематических списков разных авторов. Поскольку целью статьи был лишь этимологический анализ названий птиц, автор не приводит здесь свои взгляды на положение в системе тех или иных групп, хотя некоторые исключения из этой установки были сделаны при подсчёте таксонов.

В целях этимологического анализа названий вначале был составлен список всех палеарктических птиц, включая

подвиды. Количество отрядов и внутриотрядных таксонов, а также все латинские названия птиц приводились в этом списке в основном по одной из современных сводок птиц мира (Clements et al., 2016) с некоторыми изменениями по другим мировым сводкам (Dickinson, Remsen, 2013; Dickinson, Christidis, 2014; Del Hoyo et al., 1992–2013; по семейству вьюрковых — Паевский, 2015), а также по сводкам по территории бывшего СССР и России (Иванов, 1976; Степанян, 2003; Коблик и др., 2006; Коблик, Архипов, 2014). Для большего охвата латинских названий в этом рабочем списке учитывались и все альтернативные родовые названия.

В статье не рассматриваются названия залётных и интродуцированных видов. Общее число залётных видов в пределы Палеарктики по опубликованным данным (Clements et al., 2016, с поправками ряда ошибок в этом списке, пользуясь данными из Dickinson, Remsen, 2013, и Dickinson, Christidis, 2014) составляет 242 вида. Большинство из них принадлежит фауне Нового Света, в основном птицам Северной Америки. Исключение залётных и интродуцированных из списка палеарктических видов позволяет более точно представлять разнообразие собственно палеарктических птиц.

Источники сведений об этимологии латинских названий

Этимологии латинских названий птиц мира посвящена сводка Джеймса Джоблинга (Jobling, 2010, 2017) и её последующие, постоянно обновляемые, электронные варианты. Сведения из этой сводки явились основой для анализа в настоящей статье, а также для готовящегося русскоязычного этимологического словаря латинских названий птиц, о чём кратко уже сообщалось (Паевский, 2016). Во многих случаях, однако, необходимо было дополнять представленные Джоблингом сведения, что касает-

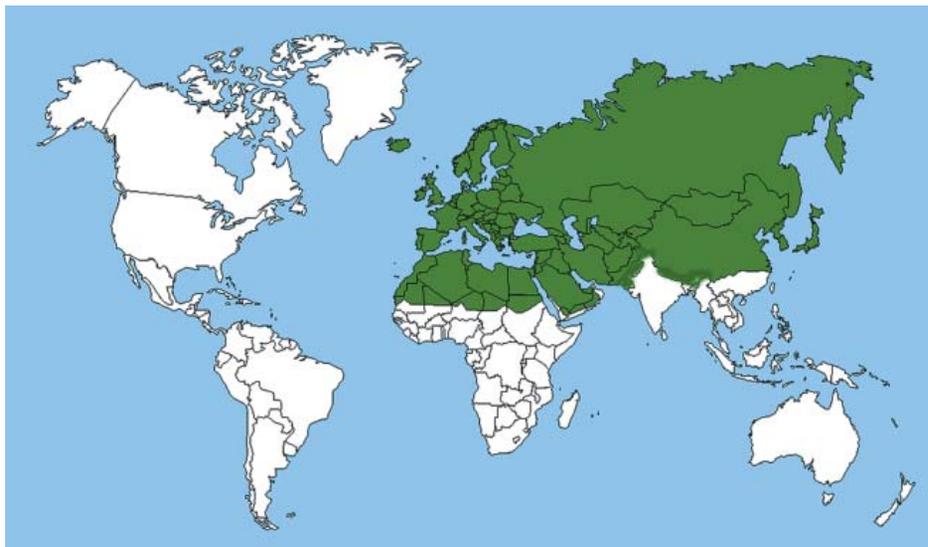


Рис. 1. Территория Палеарктики (зелёный цвет) на основе данных о гнездовой части ареалов птиц, относимых к палеарктическим по списку из Clements et al., 2016.

Fig. 1. Territory of Palearctic (green) based on the data of breeding area in birds from the list of Clements et al., 2016.

ся, прежде всего, подвидов, а также эпонимов российских исследователей, а иногда и приводить собственные взгляды на происхождение названий. В большинстве случаев дополнительными источниками сведений был, во-первых, греческо-русский словарь А.Д. Вейсмана (Вейсман, 1899), и, во-вторых, латинско-русские словари и учебники латинского языка (Токмакова, 1974; Дворецкий, 1976; Валл, 1990; Асланова, 2015).

Авторы описаний птиц Палеарктики

Всего в принятых здесь границах Палеарктики сейчас насчитывается 1408 видов, валидных в настоящее время, из них 642 монотипических и 766 политипических с 2589 подвидами. Они относятся к 471 роду, 110 семействам и 27 отрядам птиц (рис. 2). Следует подчеркнуть, что учитывались только те подвиды, ареал которых входит в принятые границы

Палеарктики. Число подвидовых форм одного вида, валидных на сегодняшний день, варьирует от 2 до 31. Наибольшее количество, 31 подвид, описан для хохлатого жаворонка (*Galerida cristata*), по 30 подвидов — для обыкновенного фазана (*Phasianus colchicus*) и крапивника (*Troglodytes troglodytes*), 27 подвидов выделяют у сойки (*Garrulus glandarius*) и по 21 подвиду — у московки (*Parus ater*) и обыкновенного поползня (*Sitta europaea*).

Категория подвида возникла впервые в начале XIX в., и с тех пор число описанных в литературе подвидов росло лавинообразно. Подвиды вначале пытались трактовать как естественную категорию, которую можно воспринимать так же, как и вид, пренебрегая тем обстоятельством, что вид — единственный из существующих категорий таксонов, определение которого может быть дано в объективных терминах. Тем не менее, сама концепция вида до сих пор

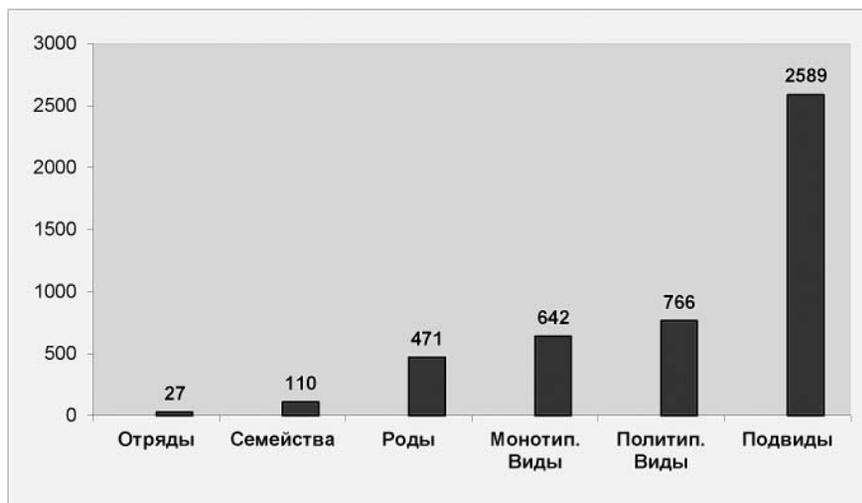


Рис. 2. Число отрядов, семейств, родов, видов и подвидов птиц в границах Палеарктики, исключая залётные и интродуцированные виды, по данным из последних мировых сводок (Dickinson, Renssen, 2013; Dickinson, Christidis, 2014; Clements et al., 2016).

Fig. 2. The numbers of orders, families, genera, species and subspecies in the Palearctic, with the exception of vagrant and introduced species, from the lists of Dickinson, Renssen, 2013; Dickinson, Christidis, 2014; Clements et al., 2016.

существует в нескольких формах — биологической, филогенетической (они основаны, прежде всего, на морфобиологических особенностях) и зоогеографической. Как известно, множество современных форм птиц трактовались разными специалистами либо как виды, либо как подвиды, а ряд форм объединялись в надвиды (Панов, 1989). Из разных типов внутривидовой изменчивости, наряду с полиморфизмом, а также возрастной и сезонной изменчивостью, наиболее существенной для эволюции является географическая изменчивость, проявляющаяся как в изолированных от других популяциях, так и при отсутствии каких-либо изолирующих барьеров. Многочисленные обсуждения и критика концепции подвида были связаны с явным переизбытком подвидовых названий, в том числе и в орнитологии, многие из которых основывались на субъективных, слегка ощущаемых различиях в цветовых полуто-

нах оперения и к тому же на крайне малых размерах выборки (Wilson, Brown, 1953). Например, Майр писал о том, что «...началась настоящая вакханалия подвидов, достигнув кульминации в работах таких авторов, как Mathews и Oberholser» (Mayr, 1982). Особое теоретическое значение категория подвида стала иметь при обсуждении видового критерия репродуктивной изоляции, однако, таксономический статус изолированных популяций — трудный вопрос, не всегда решаемый ни морфологическими и экологическими признаками, ни гибридизацией.

Авторов описаний видов и подвидов птиц Палеарктики за весь период от Карла Линнея до настоящего времени — более 300. Большинство таксонов описаны в XVIII, XIX вв. и начале XX в. В табл. 1 приведено число описаний валидных ныне видов или подвидов 50 авторов, описавших по 15 и более форм палеар-

ктических птиц. Следует заметить, что фамилия одного и того же автора в разных странах и изданиях иногда писалась по-разному, например, фамилия Николая Алексеевича Зарудного в русскоязычных журналах чаще всего приводилась как *Zarudny*, иногда *Zarudnoi*, в немецко- и англоязычных — как *Sarudny*, а во франкоязычных — как *Zaroudnoi*. Разное напи-

сание было и фамилии Николая Алексеевича Северцова: *Severtzov* и *Severtsov*.

Латинские орнитонимы птиц Палеарктики

Используя филологическую терминологию, все латинские названия птиц можно сгруппировать в несколько нижесле-

Таблица 1. Число описаний видов и подвидов птиц Палеарктики по 50 авторам, описавшим 15 и более форм (фамилии авторов приводятся в их оригинальном написании)

Table 1. The numbers of original descriptions of species and subspecies by fifty authors, which described fifteen and more birds (the names of authors are in original writing)

Автор Author	Число Number	Автор Author	Число Number
Linnaeus	326	Verreaux	30
Hartert	155	J.E. Gray	28
Temminck*	119	Przevalski	27
Blyth	102	Bianchi	26
Pallas	94	Brisson	26
Zarudny (Sarudny)**	72	Kleinschmidt	25
Bonaparte	71	Kuroda	25
Hodgson	70	G.R. Gray	24
Buturlin	67	Hemprich et Ehrenberg	24
Swinhoe	66	Lichtenstein	24
J.F. Gmelin	65	Stegmann	24
C.L. Brehm	60	Boddaert	23
Vieillot	58	Scopoli	23
Gould	54	Stresemann	22
Hume	48	Ticehurst	22
Vigors	43	Lesson	21
Schlegel	38	Taczanowski	21
Sharpe	37	Swainson	20
Latham	37	Baker	18
Sushkin	36	Tristram	17
Meinertzhagen	35	Ogilvie-Grant	16
Cabanis	34	Rotschild	16
Portenko	33	Seebohm	16
Severtzov	32	Brandt	15
Stejneger	30	Menzbier	15

* Часто в соавторстве с Schlegel / usually together with Schlegel;

** Часто в соавторстве с Loudon, Bilkevitch, Härms, Kudashev и Korejev / usually together with Loudon, Bilkevitch, Härms, Kudashev, and Korejev.

дующих категорий с учётом содержания мотивов номинации, т.е. мотивирующих признаков (в скобках даны примеры, при этом «греч.» означает древнегреческий язык, транслитерированный в латинский, «лат.» — латинский).

• Морфони́мы — с соматической мотивированностью:

величина тела (*Alectoris magna*, лат.: magnus большой; *Tribura major*, лат.: major больший, сравнит. от magnus; *Sylvia nana*, греч.: nanos, лат.: nanus карлик; *Ficedula parva*, лат.: parvus мелкий, маленький; *Serinus pusillus*, лат.: pusillus очень маленький, крошечный)

форма тела (*Microsarcops*, греч.: mikrosarkos с небольшим, неполным телом, бр̄с внешность; *Nucifraga caryocatactes macella*, лат.: macellus худой, впалый; *Terathopius ecaudatus*, лат.: ex без, cauda хвост; *Puffinus gravis*, лат.: gravis тяжёлый, массивный; *Prinia gracilis*, лат.: gracilis стройный, элегантный; *Accipiter gentilis* лат.: gentilis статный, благородный)

величина и форма части тела (*Phalaropus lobatus*, греч.: lobos доля, выступ — за кожистые складки на пальцах; *arquata* (*Numenius*) лат.: arcus дуга, arcuatus изогнутый; *Cettia fortipes*, лат.: fortis крепкий, сильный; pes нога)

преобладающая окраска оперения (*Pyrhula aurantiaca*, лат.: aurantius оранжевый; *Casmerodius albus*, лат.: albus белый; *Picus viridis*, лат.: viridis зелёный; *Puffinus griseus*, лат.: griseus серый)

окраска какой-либо части тела (*Charadrius mongolus atrifrons*, лат.: ater чёрный, tёмный, frons лоб; *Terpsiphona atrocaudata*, лат.: ater чёрный, тёмный, cauda хвост; *Pyrhoptes epauletta*, франц.: épaulette эполеты, погоны — за жёлтый цвет плеч; *Podiceps griseus*, лат.: griseus серый, gena щека)

восприятие человеком (*Syrhaptus paradoxus*, греч.: paradoxos парадоксальный, удивительный, странный; *Ixobrychus*

eurhythmus, греч.: eurhythmos изящный, грациозный; *Cuculus optatus*, лат.: optatus желанный)

• Фононимы — с фонетической мотивированностью:

голос птицы (*Streptopelia risoria*, лат.: risoris, risor смеющийся, хохотун; *Larus ridibundus*, лат.: ridēre смеяться, ridibundus смеющийся; *Larviva komadori*, япон.: кома лошадь, dori (=tori) птица — якобы за звуки ржания; *Spiloptila clamans* лат.: clamare кричать, clamans кричащий; *Luscinia sibilans*, лат.: sibilans свистящий)

ономатопея, т.е. звукоподражание голосу птицы (*Lullula*, подражание голосу юлы; *Lanius schach*, вариант “sack”резкой позывки этого вида по Pehr Osbeck, 1757)

• Бионимы — с экологической мотивированностью:

предпочитаемые местообитания (*Acrocephalus paludicola* лат.: palūs, palūdis болото, топь, -cola обитатель; *Eremophila* греч.: erēmos пустыня, phileō любить; *Monticola saxatilis*, лат.: saxum скала, saxatilis встречающийся в скалах; *Limnodromus*, греч.: limnē болото, dromeas бегун)

характерная растительность (*Phragmiticola* лат.: phragmites тростниковые заросли, -cola обитатель; *Acrocephalus schoenobaenus*, греч.: skhoinos тростник, камыш, bainō идти, шагать; *Acrocephalus dumetorum*, лат.: dumetum чаща, заросли, dumus колючий куст; *Hippolais olivetorum*, лат.: olivetorum из оливоковой рощи)

• Фагонимы — с эколого-алиментарной мотивированностью:

объекты питания (*Granativora* лат.: granatus плод граната, vorare пожирать; *Myophonus* греч.: муia, муias муха, phoneus убийца, т.е. уничтожитель мух; *Emberiza cia hordei*, лат.: hordeum ячмень; *Culicicapa* лат.: culex, culicis мошка, комар; capere схватывать, *Garrulus glandarius*, лат.: glandis, glans жёлудь)

способы добывания пищи (*Lanius* лат.: lanus мясник, убийца — за накалывание

добычи на колючки, как разделанные туши у мясников; *Pandion haliaetus*, греч.: hals море, halieyticus рыбачий; *Corvus frugilegus pastinator*, лат.: pastinator вскапыватель, землекоп)

• Эргонимы — с этимологической мотивированностью:

поведение (*Perisoreus infaustus opicus*, лат.: opicus дурашливый, безрассудный; *Cisticola juncidis neuroticus*, лат.: нервный; *Lanius excubitor*, лат.: excubitor стражник, часовой — за позу выслеживания добычи; *Eudromias eudromē*, греч.: быстрый, стремительный; *Phylloscopus examinandus*, лат.: examinatus внимательный, осторожный)

• Топонимы — с топонимической мотивированностью:

стороны света (*Phasianus colchicus septentrionalis*, лат.: septentrio север, septentrionalis северный; *Pterocles orientalis*, лат.: oriens, orientis восток, orientalis восточный; *Lanius lahtora meridionalis* лат.: meridies юг, meridionalis южный; *Branta canadensis occidentalis*, лат.: occidens запад, occidentalis западный)

континенты, страны, города (*Caprimulgus asiaticus*, *Passer indicus*, *Apus nipalensis*, *Rhopophilus pekinensis*)

горы, реки, моря, острова (*Leucosticte brandti pamirensis*, лат.: pamirensis памирский; *Tetrao urogallus volgensis*, река Волга; *Acanthis cannabina mediterranea*, лат.: mediterraneus средиземноморский; *Asio otus canariensis*, Canaria Insula, ныне остров Гран-Канариа, т.е. Большой собачий остров)

• Автохтонимы — с номинативной мотивированностью:

названия птиц древнегреческих авторов (из текстов Аристотеля, Аристофана, Дионисия, Плиния и др.). Виды птиц чаще всего точно не идентифицированы и использованы по авторскому усмотрению, *Acanthis* (Akanthis), *Aythya* (Aythyia), *Calidris* (Kalidris или Skalidris), *collurio*

(Kolluriōn), *Nycticorax* (Nyktikorax), *Pernis* (Pernēs), *Spinus* (Spinōs)

народные, аборигенные названия птиц (*Falco cherrug*, хинди: chārg самка балобана; *Ketupa* ketupu малайское название рыбного филина; *Lerwa lerwa*, лерва — снежная куропатка на сиккимском языке бхутия; *Dendrocopos kizuki*, япон.: kī лес, tutuki долбить, kituki дятел)

• Эпонимы — с эпонимической мотивированностью:

имена мифологических персонажей, преимущественно древнегреческих (*Alcedo atthis*, Atthis, Аттис, божественный юноша необычайной красоты; *Anas penelope*, Pēnelopē, жена Одиссея, мать Телемаха; *Phaethon* Phaethōn Фэтон, сын бога солнца Гелиоса и океаниды Климены; *Phoebastria*, Phoibastria пророчица, предсказательница, Phoebe богиня Феба, титанида, бабушка Аполлона; *Carpodacus waltoni eos*, Eōs Эос, богиня утренней зари; восточный)

фамилии и имена учёных, преимущественно орнитологов, коллекторов, участников и спонсоров экспедиций, дипломатов (*pallasi* (*Cinclus*, *Emberiza*, *Muscicapa dauurica*, *Phasianus colchicus*) Петер Симон Паллас (Peter Simon Pallas, 1741–1811), немецкий и российский учёный-энциклопедист, путешественник, коллектор, зоолог, ботаник, геолог, географ, археолог; описал 94 вида птиц Палеарктики;

harterti (*Alauda arvensis*, *Burhinus oedicnemus*, *Buteo buteo*, *Certhia brachydactyla*, *Circus aeruginosus*, *Dendrocopos major*, *Emberiza schoeniclus*, *Falco peregrinus*, *Acanthis cannabina*, *Terpsiphone viridis*) Ernst Johann Otto Hartert (1859–1933), немецкий орнитолог, куратор музея Ротшильда в Тринге, автор сводки «Птицы Палеарктики»; *zarudnyi* (*Acrocephalus arundinaceus*, *Ammotanes cinctura*, *Caprimulgus europaeus*, *Muscicapa striata*, *Passer simplex*,

Phasianus colchicus) Николай Алексеевич Зарудный (1859–1919), российский орнитолог, путешественник, армейский офицер, коллектор птиц, зверей, рептилий и насекомых, предпринявший множество зоологических экспедиций в Средней и Центральной Азии и описавший 72 вида и подвиды птиц

• Таксономия:

изменение уже использованных названий (*Pyrrhoptectes* — сочетание названий рода *Pyrrhula* Brisson, 1760, и рода *Euplectes* Swainson, 1829; *Ardeola* — уменьшительное от *Ardea*; *Ardeotis* — сочетание названий рода *Ardea* и рода *Otis*; *Pseudotadorna* — ошибочная, ложная *Tadorna*; *Falco columbarius subaesalon*, лат.: sub под, близко к..., род *Aesalon* Belon, 1555)

использование греческого слова -oidēs (похожий на...) для нового названия (*Picooides* лат.: picus дятел, -oidēs похожий, т.е. похожий на дятла рода *Picus*; *Emberiza cioides* — похожая на *Emberiza cia*; *Accipiter gentilis buteoides* — похожий на *Buteo*; *Motacilla personata alboides* — похожий на *Motacilla alba*)

название, связанное с процессом описания или ревизии (*Bubo bubo omissus*, лат.: omissus пропущенный, проигнорированный; *Riparia riparia innominata*, лат.: innominatus неназванный; *Emberiza schoeniclus incognita*, лат.: incognitus неизвестный, неисследованный; *Rhodopechys sanguineus alineus*, лат.: alineus чужой, другой)

В табл. 2 представлено количественное распределение использования разных групп названий у птиц Палеарктики по содержанию мотивирующих признаков номинации, а на рис. 3 — их число по девяти категориям. Как и для всех птиц мира (Jobling, 2010), наибольшее количество названий палеарктических птиц — это морфони́мы, топо́нимы и э́понимы. Они составляют более 82% всех названий.

Среди морфони́мов, касающихся окраски оперения, наибольшее разнообразие представлено окраской, относящейся к разным оттенкам жёлтого, золотистого, рыжего и охристого цвета. Количество латинских слов в этом отношении значительно превосходит возможности точного перевода их на русский язык:

aeruginosus (*Circus*) aeruginosus (лат.) цвет ржавчины

chrysaeus (*Tarsiger*) khryseios, khryseos (греч.) золотой, золотистый

chrysotis (*Lioparus*) греч.: khrysos золото, khryseos золотистый; -otēs подобный *citreola* (*Motacilla*) лат.: citrus, citreus цитрус, citreolus лимонного цвета

citrinella (*Emberiza*, *Serinus*) citrine (лат.) жёлтый; citrinella (итал.) жёлтая птичка

cupreus (*Cinnyris*) лат.: cuprum медь, cupreus медный, цвета меди

ferreus (*Saxicola*) ferreus (лат.) железистого цвета

ferruginea (*Calidris*, *Tadorna*) ferrugo, ferruginis (лат.) ржавчина

fervida (*Prunella rubida*) fervidus (лат.) яркой, рыжий

flammeus (*Asio*) лат.: flamma пламя, огонь, flammeus огненного цвета

flava (*Eremophila alpestris*, *Motacilla*) flavus (лат.) жёлтый, золотой, золотисто-жёлтый

flaveolus (*Alophoixus*) лат.: flavus золотисто-жёлтый, flaveolus желтоватый

flavescens (*Melanocorypha maxima*) flavus, flavescens (лат.) золотисто-жёлтый

flavissima (*Motacilla flava*) flavissima (лат.) — превосходная форма от flava, жёлтый

fulva, *fulvus* (*Gyps*, *Pluvialis*, *Turdoides*) fulva (лат.) желтовато-коричневый

fulvescens (*Phylloscopus collybita*, *Prunella*) fulvescens (лат.) бурый, желтоватый

lutea (*Leiothrix*, *Motacilla*), *luteus* (*Passer*) luteus (лат.) шафрановый (жёлто-оранжевый)

Таблица 2. Число использований латинских названий птиц разных категорий по содержанию мотивирующих признаков номинации

Table 2. The numbers of Latin bird names of various categories of motivation matters used

Категории Category	Число Number
<u>Морфони́мы</u> : Величина тела	87
Форма тела	33
Величина и форма части тела	324
Преобладающая окраска оперения	523
Окраска части тела	403
Восприятие (красивый, странный и т.п.)	99
<u>Фонони́мы</u> : Голос птицы	49
Ономатопея (звукоподражание)	9
<u>Биони́мы</u> : Биотоп	157
Характерная растительность	46
<u>Фаго́нимы</u> : Объекты питания	33
Способы пищедобывания	17
<u>Эрго́нимы</u> : Поведение и характер полёта	139
<u>Топони́мы</u> : Стороны света (северный, южный и т.п.)	54
Континенты, страны, пункты обитания	743
Горы, моря, реки, острова	211
<u>Авто́нимы</u> : Названия древнегреческих авторов	51
Местные народные названия	128
<u>Эпони́мы</u> : Мифологические персонажи	44
Учёные, коллекторы	625
Родственники учёных	25
Правители, дипломаты, миссионеры, спонсоры	69
Офицеры британской армии	46
<u>Таксо́нимы</u> : Изменение уже использованных названий	39
С использованием -oides (похожий на...)	43

ochraceus (*Alophoixus*) ochraceus (лат.)
охристый

ochropus (*Tringa*) греч.: ōkhros охри-
стый, pouc нога

ochruros (*Phoenicurus*) греч.: ōkhros ох-
ристый, ouca хвост

rufa (*Alectoris*) rufus (лат.) красновато-
рыжеватый

rufescens (*Calandrella*, *Melanocorypha*
bimaculata, *Phragmaticola aedon*, *Streptopelia*
turtur) rufescens (лат.) охристый, рыжеватый

ruficauda (*Muscicapa*) лат.: rufus ры-
жий, охристый; cauda хвост

ruficollis (*Rufibrenta*, *Calidris*, *Corvus*, *Tur-*
dus) лат.: rufus рыжий, охристый, collum шея

ruficolor (*Galerida theklae*) лат.: rufus
рыжий, охристый, color цвет

rufina (*Netta*), **rufinus** (*Buteo*) rufinus
(лат.) красно-золотистый, рыжеватый

rufula (*Hirundo daurica*), **rufulus**
(*Anthus*) rufulus (лат.) уменьш. от rufus ры-
жий, охристый

rutila, **rutilans**, **rutilus** (*Emberiza*, *Passer*)
лат.: rutilus красновато-рыжий, красно-ко-
ричневый, золотисто-красный; rutilans яр-
ко-рыжий

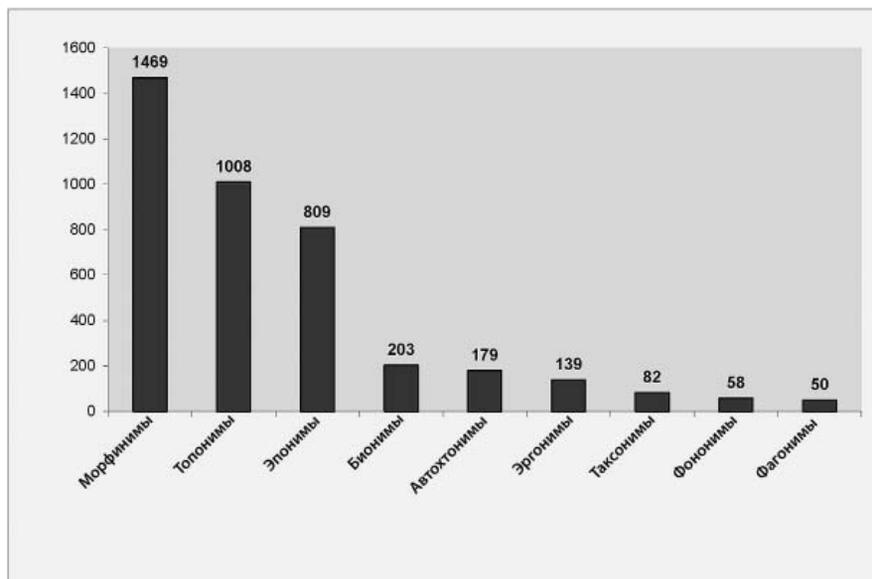


Рис. 3. Общее число использований латинских названий птиц Палеарктики девяти разных категорий по содержанию мотивов номинации.

Fig. 3. Total numbers of Latin bird names used from nine categories of motivation matters.

xanthonotus (*Indicator*) греч.: xanthos жёлтый, ποῦδν спина

xanthopygaeus (*Picus*), *xanthopygos* (*Pyconotus*) греч.: xanthos жёлтый, πυγῆ крестец, зад.

Изменение названий в процессе ревизий

В 4-м издании Полного списка птиц мира (Dickinson, Remsen, 2013; Dickinson, Christidis, 2014) все названия, представленные эпитетами, которые подлежат изменению в случае их перевода в другой гендерный род, приведены со значком «v». В специальной статье, посвящённой этой теме и правилам (David, Gosselin, 2014), указывается, что в зоологической номенклатуре, как и в греческом и латинском языках, все существительные имеют пол (мужской, женский или средний), а поэтому прилагательные (эпитеты) долж-

ны приводиться в соответствие с полом существительного (Международный кодекс зоологической номенклатуры, 2004, статьи 31.2, 34.2). Среди 27992 видовых и подвидовых названий птиц мира 54% — прилагательные, и, следовательно, потенциально изменяемые. Остальные 46% — существительные, устойчивые словосочетания или же слова не латинские и не латинизированные, а потому неизменяемые соответственно Международному кодексу (статьи 31.2.1, 31.2.3). Некоторые латинские прилагательные (например, *bicolor*, *pugnax*, *velox*) имеют одно и то же окончание при любом роде, а поэтому и не должны изменяться. Что же касается названий родов, то около 51% родовых названий — мужские, 46% — женские и 3% — средние. Если таксон нужно перевести в другой род, то первое, что касается гендерного соответствия, это необходимость проверки, изменяемый ли этот

эпитет (флажок «v») и является ли новый род другим по полу. Только при этих условиях необходимо менять окончание названия. Во всех других случаях название должно оставаться прежним.

В классической латыни наиболее частыми окончаниями прилагательных являются мужское **-us**, женское **-a**, среднее **-um**; менее часты мужское **-is**, женское **-is**, среднее **-e**. Необходимо особо обратить внимание на то, что окончание **-is** является как мужским, так и женским.

Ошибки и несоответствия в смысловом значении названий птиц

Как сказано в Международном кодексе зоологической номенклатуры (2004), «Несоответствие ... не влияет на пригодность названия. Несоответствующие названия не могут быть отвергнуты под тем предлогом, что они обозначают признак или распространение, не свойственные данному таксону» (статья 18). В названиях птиц Палеарктики есть несколько несоответствующих латинских названий, вводящих в заблуждение.

Numenius madagascariensis (Linnaeus, 1766). Дальневосточный кроншнеп. Этот вид обитает в гнездовой период на Камчатке, в Приморском крае, Приамурье, на северо-востоке Китая и на п-ове Корея, а зимует в Юго-Восточной Азии от Филиппин до Тасмании. К Мадагаскару не имеет никакого отношения. По одному из мнений (Oscar Rudolph Neumann), в названии, видимо, должен был быть Макасар (индонезийский город на о. Целебес, ныне Сулавеси). Не исключена и возможная путаница со средним кроншнепом, *Numenius phaeopus* (Linnaeus, 1758), который, в отличие от других кроншнепов, зимует в Африке.

Bubulcus ibis (Linnaeus, 1758). Египетская цапля. Ареал этой цапли очень широк — Африка, Южная и Юго-Восточная

Азия, Юго-Западная Европа, Австралия и Южная Америка. К. Линней дал видовое название *ibis* египетской цапле, согласившись с ошибочным мнением шведского натуралиста и путешественника в Египет Хассельквиста (Fredrik Hasselqvist) о том, что эта птица и есть священный ибис древних египтян.

Numida meleagris (Linnaeus, 1758). Обыкновенная цесарка. В древнегреческой мифологии Meleagrides — сёстры богатыря Мелеагра. По одной из версий мифа богиня Артемида превратила их в цесарок, когда они безутешно рыдали над могилой убитого брата, на которого ополчились боги, когда он по ошибке убил своего дядю. А слёзы сестёр превратились в пятнышки на оперении цесарок. В XVI–XVII вв. цесарку продавали в Европу из Африки через турецких торговцев и поэтому её тогда называли по-английски turkey (ныне правильное название guinea fowl). В эти же годы в Европу стали в массе привозить и американскую индейку, за которой ошибочно закрепилось то же английское название, а К. Линней (возможно поэтому?) видовое название цесарки, *meleagris*, использовал как родовое для индейки и дал ей название *Meleagris gallopavo*. В общем итоге латинские названия этих птиц как бы указывают на их родство, что не так, английское название североамериканского вида оказалось ошибочно связано с Турцией, а русское название североамериканской птицы, как и народа, аборигенов Америки, — с Индией.

Arenaria interpres (Linnaeus, 1758). Камнешарка. Слово *interpres* означает на латинском переводчик, посредник. К. Линней во время поездки на о. Готланд посчитал, что шведское слово *Tolk* (переводчик, толмач) относится к камнешарке. Однако впоследствии оказалось, что на диалекте населения о. Готланд слова *Tolk* *stalk* означает ноги и является названием

травника, *Tringa totanus* (Linnaeus, 1758), за яркий цвет его ног.

У пяти палеарктических видов в названии есть составная часть *cilla*, что традиционно и ошибочно воспринимается как латинское слово «хвост»:

Motacilla alba (Linnaeus, 1758), белая трясогузка; *Ficedula albicilla* (Pallas, 1811), восточная малая мухоловка; *Haliaeetus albicilla* (Linnaeus, 1758), орлан-белохвост; *Bombycilla garrulus* (Linnaeus, 1758), свиристель; *Carpodacus rubicilla* (Güldenstädt, 1775), большая чечевица. Однако в латинском языке нет такого слова, хвост по-латински «cauda», а по-гречески «oura» или «kerkos». Использование в орнитологии окончания *-cilla* как «хвост» происходит от ошибки средневековых авторов. Они восприняли название *Motacilla*, которое трясогузке дал древнеримский учёный Marcus Terentius Varro (116–27 гг. до нашей эры), как сочетание слов «двигать» и «хвост» («quod semper movet caudam», т.е. «потому что всегда двигает хвостом»). На самом деле *motacilla* — это существительное с уменьшительным значением, действительно происходящее от слова «motare» (двигать, трясти), но *motacilla* — это просто «трясунчик» или «качалка» (Jobling, 2010).

Эпонимы как отражение истории орнитологии

Эпонимы составляют примерно пятую часть среди названий птиц, как всей мировой фауны, так и фауны Палеарктики. Мифологическим персонажам в палеарктической орнитофауне посвящены лишь 5% названий. Наибольшее количество эпонимов — это фамилии и имена орнитологов и других учёных. Значительную часть составляют также фамилии коллекторов, спонсоров экспедиций, российских дипломатов в тех странах, где пролегли пути экспедиций, местных правителей

разного уровня, — т.е. тех людей, от которых очень часто зависел и успех самой экспедиции, и судьба каждого из её участников.

Среди биологов, фамилии которых отражены в эпонимах, наибольшую часть составляют современники авторов описаний птиц. Дружеские связи, переписка, помощь в определении птиц, а также уважение к персоне — всё это определяло выбор эпонима. Конец XIX и начало XX вв. — это было время наиболее активной работы учёных, в честь которых названы роды, виды и подвиды птиц. Известным и авторитетным орнитологам посвящено самое большое число названий в мировой орнитофауне. Например, в честь Эрнста Хартерта — 55 названий, Ричарда Шарпа — 40, Эрвина Штреземанна — 34.

Для многих специалистов того времени занятия наукой не было профессией, и они совмещали изучение птиц с основной работой. Одни из них были юристами (С.А. Бутурлин, W. Buller, P. Sclater), другие врачами (W. Abbott, H. Bernstein, F. Buchanan, S. Cabot, E. Coues, A. Diaz, P. McDougall, J. Gengler, M. Hey, J. Latham, A. Meyer, F. Peron, T. Salvadori, H.J. Walton), политиками и дипломатами (G. Bury, P. Botta, M. Cerruti, P. Cox, E. Drouyn de Lhuys, T. Forsyth, E. Oates, M. Selys-Longchamps), финансистами и коммерсантами (B. Dolan, L. Mandelli, L.W. Rothschild, W. Tait, S. Whympet), а также священниками и миссионерами (F. Cetti, J.-P. David, P. Perny, E. Schmitz, R. Tristram). Однако наибольшее число орнитологов-любителей составляли армейские офицеры, при этом офицеры британской армии составляли основной костяк натуралистов. Служили они преимущественно в Британской Индии, колонии Британии с середины XIX по середину XX вв., включающей современные Индию, Пакистан, Бангладеш и Мьянму (Бирму), но некоторые офицеры находи-

лись также в Китае, Африке и Передней (Западной) Азии.

Из 47 британских офицеров-натуралистов большинство были орнитологами и коллекторами. Их именами названы 55 видов и подвидов птиц. По 2 названия — в честь Boyd Alexander (1873–1910), Geoffrey Francis Archer (1882–1964), Hubert Lynes (1874–1942), Robert Christopher Tytler (1818–1872), по 3 названия — в честь John Biddulph (1840–1921), George Henderson (1837–1929), T. Hutton (1807–1874), и 4 названия — в честь Herbert Hastings Harington (1868–1916). Их имена навсегда остались в истории орнитологии. И только одно имя британского офицера вызывает удивление и разочарование как человека, опозорившего своё имя в угоду неуёмной жажде славы. Richard Meinertzhagen (1878–1967), известный английский орнитолог, коллектировавший птиц в Африке и Азии, автор сводок по птицам Египта и Аравии, и он же — заслуженный полковник британской разведки, мастер военной стратегии и шпионажа, но также, как выяснилось в 1990-е гг., через много лет после его смерти, — авантюрист и мошенник, организовавший воровство экспонатов орнитологических коллекций. Многие коллекционные экземпляры птиц, неожиданно исчезнувшие из Смитсоновского института в Вашингтоне, оказались впоследствии в коллекции Зоологического музея Ротшильда в Тринге с переписанными заново этикетками, где коллектором был означен он, Ричард Майнертцхаген (Olson, 2008).

Офицерами были и многие известные российские биологи и орнитологи, первопроходцы бескрайних просторов Сибири, Дальнего Востока и Азии. И объясняется это тем, что организация экспедиций по самым труднодоступным маршрутам, через земли подчас недружественных и опасных во многих отношениях племён и народов, требовала участия вооружённых

солдат, чаще всего казаков, которые были частью регулярной армии Российской Империи, под командой офицеров. Подчас экспедиции комплектовались только из казаков и офицеров. Так, например, экспедиция, возглавляемая П.К. Козловым в 1899–1900 гг. от границ Монголии до Тибета, состояла из 14 казаков и трёх офицеров. Российское правительство поддерживало проведение экспедиций, поскольку наряду с географическими и биологическими изысканиями они часто исполняли и секретные политические миссии.

В честь самого известного русского путешественника, генерал-майора и зоолога Н.М. Пржевальского (1839–1888), предпринявшего сначала экспедицию в Уссурийский край, а затем четыре длительных экспедиций в Центральную Азию, был назван один род, два вида и семь подвидов птиц: тибетская саджа *Przewalskia Kozlova*, 1946, ныне *Tchangtangia* или *Syrrhaptēs*; сорокопут Пржевальского *Lanius przewalskii* Bogdanov, 1881, ныне *Lanius excubitor homeyeri*; сутора Пржевальского *Suthora przewalskii* Berezowski et Bianchi, 1891; тибетский улар *Tetraogallus tibetanus przewalskii* Bianchi, 1907; бородастая куропатка *Perdix barbata przewalskii* Sushkin, 1926, ныне *Perdix dauurica sushkini*; погатый жаворонок *Otocorys brandti przewalskii* Bianchi, 1904, ныне *Eremophila alpestris przewalskii*; оляпка *Cinclus cinclus przewalskii* Bianchi, 1905; варакушка *Luscinia svecica przewalskii* Tugarinov, 1929; азиатский черноголовый чекан *Pratincola maura przewalskii* Pleske, 1889, ныне *Saxicola maurus przewalskii*; желтокрылая кустарница *Trochalopteron prjevalskii* Menzbier, 1887, ныне *Trochalopteron elliotii przewalskii*; клёт *Lanius curvirostra przewalskii* Dementiev, 1932, ныне *Loxia curvirostra tianshanica*.

В честь не менее известного путешественника, географа, генерал-майора П.К. Козлова (1863–1935), который в на-

чале карьеры был участником экспедиций Н.М. Пржевальского, а впоследствии совершил шесть крупных экспедиций в Монголию, Китай и Восточный Тибет, был назван один род, три вида и один подвид птиц: *Kozlowia Bianchi* 1907; овсянка Козлова, или тибетская овсянка *Emberiza koslowi Bianchi*, 1904; кустарница (бабакс) Козлова *Kaznakowia koslowi Bianchi*, 1905, ныне *Garrulax koslowi*; завирушка Козлова *Accentor koslowi Przevalski*, 1887, ныне *Prunella koslowi*; гималайский улар *Tetraogallus himalayensis koslowi Bianchi*, 1898. А в честь полковника и географа В.И. Роборовского (1856–1910), участника экспедиций Н.М. Пржевальского, а после его кончины совершившего 6 самостоятельных экспедиций в Тибет и восточный Тянь-Шань, была названа чечевца Роборовского *Leucosticte roborowskii Przevalski*, 1887, ныне *Carpodacus (Kozlowia) roborowskii*.

Военнослужащим был по основной профессии и выдающийся русский путешественник и зоолог Николай Алексеевич Зарудный, внёсший огромный вклад в орнитологию. За время своих многочисленных первопроходческих экспедиций по неизученным тогда регионам Оренбургского и Закаспийского края, Ирана и Средней Азии он собрал коллекцию из многих тысяч экземпляров птиц разных отрядов и семейств. Среди названий видов и подвидов, которыми Н.А. Зарудный описал новые формы птиц, основная часть относится к морфонимам, топонимам и эпонимам. Наиболее интересно рассмотреть категорию эпонимов, как наиболее многочисленную и состоящую из имён как всемирно известных орнитологов и биологов, так и имён соавторов Н.А. Зарудного по описанию птиц, а также соратников по экспедициям и людей, благодаря которым он получал возможность снаряжать очередную экспедицию. Приводим краткие сведения о некоторых из этих персон,

фамилии которых использованы Н.А. Зарудным как названия видов и подвидов. Латинские названия птиц приведены в их первоначальном виде описания:

bianchii (*Poecile salicaria*). Валентин Львович Бианки (1857–1920), российский орнитолог и энтомолог, заведующий орнитологическим отделом Зоологического института Академии наук, отец писателя Виталия Валентиновича Бианки, дед орнитолога Виталия Витальевича Бианки;

berezowskii (*Anthus maculatus*). Михаил Михайлович Березовский (1848–1912), российский орнитолог, этнограф, археолог, путешественник, коллектор. В 1876–1895 гг. участвовал в 14 экспедициях в Центральную Азию. В 1902–1908 гг. руководил экспедициями в Китай и Центральную Азию как географ и этнограф;

bilkevitchi (*Chloris chloris*, *Cinclus*, *Clivicola*, *Erythrospiza githaginea*). Станислав Иосифович Билькевич (1864–1937), зоолог, таксидермист в Зоологическом музее Казанского университета. С 1928 г. — директор основанного им краеведческого музея в Ашхабаде. Соавтор Н.А. Зарудного в 11 описаниях подвидов птиц;

blanfordi (*Accentor modularis*, *Acrocephalus streperus*, *Carduelis carduelis*, *Syrnium*). William Thomas Blanford (1832–1905), английский зоолог и геолог, специалист по наземным моллюскам, редактор серии книг по животным Британской Индии;

bogdanovi (*Francolinus orientalis*, *Pterocles alchata*). Модест Николаевич Богданов (1841–1888), российский орнитолог, путешественник, коллектор, профессор Петербургского университета, хранитель в Зоологическом музее Академии Наук;

bogolubovi (*Cursorius cursor*). Иван Андреевич Боголюбов (род. в 1831, по другим источникам — в 1836 г.), генерал-майор, директор Псковского кадетского корпуса в 1891–1902 гг., где в эти годы

Н.А. Зарудный преподавал естественную историю и пользовался покровительством Боголюбова при экспедиционных поездках в Азию (сам Боголюбов участвовал в экспедиции в 1884 г.);

buturlini (*Perdix perdix*). Сергей Александрович Бутурлин (1872–1938), российский и советский орнитолог, систематик, путешественник и охотовед, юрист, автор книг «Кулики Российской империи», «Дикие гуси России Российской империи», «Полный определитель птиц СССР»;

derjugini (*Periparus ater*). Константин Михайлович Дерюгин (1878–1938), российский зоолог, гидробиолог, профессор Петербургского университета; в ранней молодости помощник Н.А. Зарудного в Псковской области;

gaddi (*Columba livia*, *Synchramus pyrrhuloides*, *Montifringilla alpicola*, *Periparus phoenotus*). Георгий Георгиевич Гадд (G. Gadd, 1875–1918), финляндский и российский ихтиолог и зоолог широкого профиля, участник экспедиции Н.А. Зарудного в Иран в 1903–1904 гг.;

härmsi (*Anthus japonicus*, *Syrnium*). Michael Härms (1878–1941), немецкий и эстонский орнитолог, работал в Музее зоологии Тартусского университета, соавтор Н.А. Зарудного в 14 описаниях новых форм птиц;

korejewi (*Cinclus tenuirostris*, *Columba livia*, *Synchramus pyrrhuloides*, *Dryobates leucopterus*, *Linota brevirostris*, *Otis tarda*, *Parus communis*, *Passer ammodendri*, *Podiceps auritus*, *Rallus aquaticus*, *Surnia ulula*). Борис Павлович Кореев (Кареев) (погиб в 1907 г.), российский армейский капитан в Туркестане, востоковед, орнитолог, коллектор, соратник Н.А. Зарудного и соавтор в трёх описаниях новых форм птиц;

kudashevi (*Acanthis cannabina*). Князь Александр Евгеньевич Кудашев, российский орнитолог, ученик К.М. Дерюгина, летом 1914 г., будучи студентом, принял

участие в экспедиции Н.А. Зарудного по обследованию берегов Аральского моря. Исследователь орнитофауны окрестностей Сочи, соавтор Н.А. Зарудного в 6 описаниях новых форм птиц;

loudoni (*Carduelis carduelis*, *Remiz macronyx*, *Turdus viscivorus*). Гаральд Викторович Лоудон (Гаральд Георг Гидеон фон Лоудон, 1876–1959), российский, немецкий и латвийский орнитолог, путешественник по Кавказу и Закаспию, пионер кольцевания птиц на территории Российской империи, соратник и соавтор Н.А. Зарудного в 39 описаниях новых форм птиц;

menzbieri (*Remiz pendulinus*). Михаил Александрович Мензбир (1855–1935), российский и советский орнитолог, зоогеограф, основатель российской школы сравнительной анатомии, президент Московского общества испытателей природы, ректор МГУ;

milleri (*Dendrocopos syriacus*). Александр Яковлевич Миллер (1868–1940), российский дипломат, в разные годы консул в Иране, Монголии и в Бухаре;

prosvirowi (*Montifringilla alpicola*). Николай Владимирович Просвиоров (1893–1916), российский зоолог, коллектор, ученик К.М. Дерюгина, вместе с В.Я. Лаздыным совершил в 1915 и 1916 гг. две экспедиции на Памир, где во время второго путешествия оба были убиты бандитами;

raddei (*Cyanistes caeruleus*, *Melanocorypha calandra*, *Periparus phoenotus*). Густав Радде (Gustav Ferdinand Richard Radde, 1831–1903), немецкий и российский натуралист, путешественник по Сибири и Кавказу, директор Кавказского музея в Тифлисе;

semenowi (*Cettia cetti*, *Emberiza*, *Ketupa*, *Ruticilla*, *Saxicola*, *Scops*, *Teraogallus caspius*). Пётр Петрович Семёнов-Тян-Шанский (1827–1914), российский географ, ботаник, энтомолог, председатель Русского географического общества, президент Русского энтомологического об-

щества. В 1856–1857 гг. исследовал Тянь-Шань. Инициатор ряда экспедиций в Центральную Азию;

sewerzowi (*Anthus trivialis*, *Caprimulgus europaeus*, *Tetraogallus himalayensis*). Николай Алексеевич Северцов (1827–1885), российский зоолог, орнитолог, географ, путешественник, первый исследователь Туркестана, гор Тянь-Шаня, основоположник зоогеографии и экологии животных в России;

suschkini (*Urinator arcticus*). Пётр Петрович Сушкин (1868–1928), российский и советский орнитолог, зоогеограф, морфолог, академик-секретарь АН СССР, заведующий орнитологическим отделом Зоологического института АН СССР.

В честь Н.А. Зарудного названы многие представители животного мира, и в том числе несколько подвидов птиц, перечисленных в нижеследующем списке:

Francolinus orientalis [*francolinus*] *zarudnyi* Buturlin, 1907

Phasianus principalis [*colchicus*] *zarudnyi* Buturlin, 1904

Pisorhina [*Otus*] *scops zarudnyi* Tschusi, 1903

Caprimulgus europaeus zarudnyi E. Hartert, 1912

Jynx torquilla zarudnyi von Loudon, 1912

Ammomanes cinctura zarudnyi E. Hartert, 1902

Acrocephalus arundinaceus zarudnyi E. Hartert, 1907

Muscicapa striata zarudnyi Snigirewski, 1928

Sitta neumayer zarudnyi Buturlin, 1907

Passer simplex zarudnyi Pleske, 1896

Особую страницу в российской орнитологии написали ссыльные польские натуралисты. Польша (разные её части) находилась в составе Российской империи с 1815 по 1917 гг. После подавления российской армией самого массового польского национально-освободительного восстания в январе 1863 г. более 20 тыс.

человек оказались в заключении, а потом были отправлены в Сибирь и на Дальний Восток. Среди ссыльных были и врачи, и учёные. В орнитологии самую заметную роль сыграли Дыбовский (Benedykt Tadeusz Dybowski, 1833–1930), Годлевский (Wiktor Witold Godlewski, 1833–1900), Янковский (Michał Jankowski, 1842–1912), а также работавший вместе с Дыбовским и Годлевским ученик В. Тачановского Парвекс (Alfons Parvex, род. в 1833 г.). Сам Тачановский (Władysław Taczanowski, 1819–1890), польский орнитолог и арахнолог, будучи куратором зоологических коллекций в Варшаве, изучал и описывал птиц Сибири и Дальнего Востока из присылаемых коллекций, поступавших от Годлевского и Дыбовского. В честь польских учёных были названы 5 видов и 5 подвидов птиц (конёк Годлевского *Agrodoma godlewskii* Taczanowski, 1876, ныне *Anthus godlewskii*; овсянка Годлевского *Emberiza godlewskii*, Taczanowski, 1874; овсянка Янковского *Emberiza jankowskii* Taczanowski, 1888; снежный воробей Тачановского *Montifringilla taczanowskii* Przevalski, 1876; сибирская пестрогрудка *Locustella taczanowskia* Swinhoe, 1871; глухарь *Tetrao urogallus taczanowskii* (Stejneger, 1885); дрофа *Otis tarda dybowski* Taczanowski, 1874; погатый жаворонок *Eremophila alpestris parvexi* Taczanowski, 1876; береговушка *Riparia riparia taczanowskii* Stegmann, 1925; полевой воробей *Passer montanus dybowski* Domaniewski, 1915.

Работа орнитологов, как и других учёных, во все времена и во всех странах проходила на фоне широкой панорамы разных политических событий, революций, местных и глобальных войн и резкой смены идеологий. Всё это влекло за собой общественную и хозяйственную разруху, а подчас голод, слезку, аресты и тюрьмы. И в этой сложной и непредсказуемой жизни настоящие энтузиасты

изучения птиц и выживали, и погибали, полностью отдаваясь всепоглощающей страсти любимого дела. Память об этих

подвижниках науки хранят не только их труды, но и названия птиц, данные в их честь.

Литература

- Асланова Л.А. 2015. Новый латинско-русский и русско-латинский словарь. 100 000 слов и сочетаний. М.: ООО «Дом Славянской книги». 928 с.
- Боркин Л.Я. 2009. Карл Линней (1707–1778) как зоолог // Труды Зоол. инст. РАН. Приложение № 1. С. 9–78.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н. 2013. Амфибии Палеарктики: таксономический состав // Труды Зоол. инст. РАН. Т. 317. № 4. С. 494–541.
- Валл Г.И. 1990. Латинский язык. Учебник для ветеринарных специальностей вузов. М.: «Высшая школа». 191 с.
- Вейсман А.Д. 1899. Греческо-русский словарь. Изд. 5-е. С.-Петербург. Издание автора. 1370 с.
- Дворецкий И.Х. 1976. Латинско-русский словарь. Москва. Изд-во «Русский язык». 1096 с.
- Иванов А.И. 1976. Каталог птиц СССР. Л.: «Наука», Ленингр. отд. 275 с.
- Коблик Е.А., Архипов В.Ю. 2014. Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР. Списки видов // Зоологические исследования. № 14. М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 3–171.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. 2006. Список птиц Российской Федерации. М.: Т-во научн. изданий КМК. 256 с.
- Коблик Е.А., Фридман Ю.С. 2007. О русских названиях птиц России // Мир птиц. Информ. бюлл. Союза охраны птиц России. № 35. С. 38–41.
- Курашкина Н.А. 2013. Сравнительный словарь орнитонимов: латинские, русские, английские и французские названия птиц отряда воробьинообразных. Уфа: РИЦ БашГУ. 290 с.
- Курашкина Н.А. 2014. Явления деэтимологизации и ремотивации в орнитонимике // Филологич. науки. Вопросы теории и практики. № 11 (41). Часть 2. С. 100–105.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Издание 4-е. 2004. Принят Международным союзом биол. наук: Перевод с англ. и фр. (1999 г.) Второе, исправленное издание русского перевода. М.: Т-во научных изданий КМК. 223 с.
- Паевский В.А. 2015. Вьюрковые птицы мира. М.: Т-во научн. изданий КМК. 304 с.
- Паевский В.А. 2016. Об этимологии латинских названий птиц // Русский орнитол. журнал. Т.25. Экспресс-вып. № 1340. С. 3527–3536.
- Панов Е.Н. 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 510 с.
- Савенко А.С. 2012. Мотивационно-сопоставительный словарь русского и английского языков: орнитонимы. М.: ЛЕНАНД. 200 с.
- Степанян Л.С. 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М.: ИКЦ Академкнига. 808 с.
- Токмакова Л.В. 1974. Латинский язык. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та. 247 с.
- Фридман Ю.С., Коблик Е.А. 2013. О названиях птиц в дословном переводе с европейских языков // Русский орнитол. журнал. Т. 22. Экспресс-вып. № 853. С. 573–582.
- Clements J.F., Schulenberg T.S., Iliff M.J., Roberson D., Fredericks T.A., Sullivan B.L., Wood C.L. 2016. The eBird/Clements checklist of birds of the world: version 2016. Downloaded from <http://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>
- David N., Gosselin M. 2014. Variable species-group names and their gender endings. // E.C. Dickinson, L. Christidis (Eds.). The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 4th. Edition, Vol. 2. Eastbourne (U.K.): Aves Press. P. 649–652.

- Dickinson E.C. (Ed.). 2003. The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 3rd ed. London: Christopher Helm. 1039 p.
- Dickinson E.C., Christidis L. (eds.). 2014. The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 4th ed. Vol. 2. Passerines. Eastbourne (U.K.): Aves Press. 752 p.
- Dickinson E.C., Remsen J.V., Jr. (eds.). 2013. The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 4th ed. Vol. 1. Non-Passerines. Eastbourne (U.K.): Aves Press. 461 p.
- Jobling J.A. 2010. The Helm dictionary of scientific bird names. London. Christopher Helm. 432 p.
- Jobling J.A. 2017. Key to Scientific Names in Ornithology // J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D.A. Christie, E. de Juana (eds.). Handbook of the Birds of the World Alive. Barcelona: Lynx Edicions (retrieved from www.hbw.com).
- Linnaeus C. 1758. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Ed. X. Stockholm.
- Mayr E. 1982. Of what use are subspecies? // Auk. Vol. 99. No. 3. P. 593–595.
- Wilson E.O., Brown W.L. 1953. The subspecies concept and its taxonomic application // Syst. Zool. Vol. 2. P. 97–111.

По каким критериям виды птиц попадают в Красную книгу России

А.В. Белоусова

*ФГБУ Всероссийский научно-исследовательский институт
охраны окружающей среды,
36-й км МКАД, двлд. 4/1, Москва, 117628, Россия
e-mail: anbelous@mail.ru*

Представлена история создания первых международных Красных книг и Красной книги СССР. Обсуждаются методические подходы к занесению видов, подвидов и популяций птиц в Красную книгу (Красные списки) МСОП и Красную книгу России. Проведён анализ обоснований занесения птиц в проект Списка Красной книги России. Показано, что большая часть видов (58%) включены в неё вполне обоснованно, поскольку имеют статус «угрожаемые» или «близкие к угрожаемым» в ареале согласно оценкам МСОП, и имеются данные, свидетельствующие об их уязвимости на территории России. Остальные виды, подвиды или популяции имеют благополучный статус (LC) по оценкам МСОП и занесены в проект Списка на основании данных специалистов о сокращении их численности или повышенной уязвимости на территории России. Однозначное решение вопроса о включении таких таксонов в Красную книгу РФ должно приниматься только при использовании соответствующих количественных критериев.

What criteria we use to include birds' species in Russian Red Data Book

A. V. Belousova

*All-Russian Research Institute for Nature Protection,
36 km MCAD, d.4/1, Moscow, 117628, Russia
e-mail: anbelous@mail.ru*

History of creation of first international Red Lists and Red Data Book of the USSR is summarized. Methodological approaches on inclusion of bird species, subspecies and populations in IUCN Red Lists and Russian Red Data Book are discussed. Justification of inclusion of bird taxa in the project of the List of species of Russian Red Data Book is analyzed. It is shown that

the majority of species (58%) is listed quite reasonably for they are evaluated within the range as “threatened” or “near threatened” by IUCN, and there are data testifying of their vulnerability in Russia. The rest of species, subspecies and populations are LC, according to IUCN estimations, and are included in the project of the List on the ground of data on their numbers’ decline or high vulnerability in Russia. Straightforward decision on inclusion of such taxa can be taken only after assessment through quantitative criteria.

Краткая история международной и национальной Красной книги

Впервые феномен сокращения численности видов стал обсуждаться в публикациях начала XX в. Одна из них, статья Вильяма Т. Хорнодея, была опубликована в 1913 г. под говорящим названием «Наша исчезающая природа» (Scott et al., 1987). За ней последовал ряд статей в предшественнике журнала «Орикс» — Журнале Общества по охране живой природы Империи (Великобритания). Среди видов с катастрофически сокращающейся численностью перечислялись птицы и млекопитающие тропического пояса, главным образом, Африки и Южной Америки. Составление списков исчезающих видов оставалось прерогативой научных исследований до середины XX в., до тех пор, пока IUCN — Международный союз охраны природы (МСОП), с помощью Комиссии по выживанию видов (Species Survival Commission), не возглавил работы по составлению списков и разработке необходимых мер по охране видов. В 1949 г. на технической конференции МСОП американский зоолог Г. Кулидж (первый вице-президент, а в дальнейшем — президент МСОП) в своем программном выступлении заявил о необходимости предпринимать специальные меры по спасению видов и получил широкую поддержку. Первый официальный список исчезающих видов, который представили на совещании МСОП в 1950 г., включал 13 видов птиц, причём, как было уста-

новлено позднее, один из «видов» уток оказался довольно часто встречающимся межвидовым гибридом (Scott et al., 1987). К началу 1960-х гг. МСОП стал лидером по формированию научного подхода по охране видов, находящихся под угрозой исчезновения (threatened species). Первая Красная книга МСОП была выпущена в 1963 г. небольшим тиражом, в неё были занесены 312 видов и подвидов птиц. Первый Красный список видов, находящихся под угрозой исчезновения, был окончательно сформирован в 1964 г. Следующие издания Красной книги в виде отдельных томов публиковались в 1966–1971 гг., в них были представлены сведения о 341 виде и подвиде птиц.

Благодаря тому, что профессора Георгий Петрович Дементьев и Андрей Григорьевич Банников имели возможность выезжать за рубеж, участвовали в работе МСОП, входили в его руководящий состав и принимали самое активное участие в его работе, они смогли укоренить и развить международные идеи охраны видов в своей стране. Участвовал в работе руководящих органов МСОП и Владимир Евгеньевич Флинт — основатель научного подхода к разработке стратегий сохранения видов, находящихся под угрозой исчезновения. Можно сказать, что середина XX в. стала периодом расцвета мировой природоохранной науки и практики, когда известные учёные и яркие неординарные общественные лидеры разных стран совместно разрабатывали и реализовывали на практике идеи охраны исчезающих ви-

дов. Одним из результатов этих работ стало создание как международной красной книги, так и национальных красных книг, в том числе, Красной книги СССР. Работы по сбору данных и обсуждению списка видов будущей Красной книги СССР возглавила Центральная лаборатория охраны природы (ЦЛОП) Министерства сельского хозяйства СССР (в дальнейшем Лаборатория была превращена во Всесоюзный научно-исследовательский институт охраны природы и заповедного дела, с 1991 г. он переименован во Всероссийский, а с 2013 г. получил новое название — ФГБУ «Всероссийский научно-исследовательский институт охраны окружающей среды» (ВНИИ Экология)). Началом создания Красной книги СССР можно считать первый список птиц и млекопитающих для Красной книги МСОП, подготовленный Г.П. Дементьевым, В.Г. Гептнером, А.А. Насимовичем, А.Г. Банниковым и другими зоологами в 1961–64 гг. В конце 1960-х годов был организован сбор материалов по биологии редких птиц и млекопитающих, а в начале 1970-х гг. списки редких животных уже активно обсуждались. Официальное решение о создании Красной книги и Положение о ней были приняты Постановлением Коллегии Минсельхоза СССР и приказом Министра сельского хозяйства в 1974 г. В этом же году на научно-техническом совете Министерства сельского хозяйства СССР рассмотрен и одобрен окончательный вариант списка наземных позвоночных животных, подлежащих включению в Красную книгу СССР.

Первая Красная книга в Советском Союзе была издана в 1978 г. Её публикацию приурочили к проведению XIV сессии Генеральной Ассамблеи МСОП, которая состоялась в г. Ашхабаде и была организована силами Туркменского общества охраны природы (единственной в Советском Союзе общественной организации —

члене МСОП), и её председателя — профессора и академика АН ТССР Анвера Кеюшевича Рустамова. В книгу были включены 63 вида птиц. Использовались только две категории статуса — под угрозой исчезновения (А) и редкие (Б). Красная книга вполне соответствовала решению поставленным перед ней целей — в ней были изображения видов (пока ещё чёрно-белые), карты распространения видов в стране, все необходимые разделы в видовых очерках, в том числе природоохранный статус, распространение, места обитания, численность в природе и в неволе, размножение в неволе, принятые и необходимые меры охраны.

Второй Красной книгой стал том (Животные) Красной книги РСФСР, изданный в 1983 г. Тексты видовых очерков этого тома до сих пор не потеряли своего значения. Затем был издан очередной том Красной книги СССР (1984), а первая Красная книга России (том Животные) была опубликована в 2001 г.

Методические подходы по оценке статуса видов в Красном списке МСОП и национальной Красной книге

До начала 2000-х гг. подход к выбору видов и оценке их статусов в Красной книге (Красном списке) МСОП и выпусках Красной книги России был единым. Второе издание Красной книги СССР (1984) и первое издание Красной книги России, том Животные (2001), использовали оценку категории статусов, аналогичную Красной книге МСОП — выделялись пять категорий: I — под угрозой исчезновения, II — сокращающиеся в численности, III — редкие, IV — недостаточно данных для оценки, V — восстановленные или восстанавливающиеся. При этом определение статуса имело словесное выражение, без количественных критериев (Красная книга СССР, 1984; Красная книга РФ, 2001).

В 2000 г. МСОП был принят новый принцип — стали применяться количественные критерии, в том числе, процент сокращения численности или ареала за 10 лет или три поколения (что длиннее), численность половозрелых особей, размер площади обитания и т.д. В результате применения таких критериев из группы «находящиеся под угрозой исчезновения» исключаются виды, которые не соответствуют ни одному из критериев — численность и ареал превышают установленный порог, сокращение численности или ареала ниже 30%. Кроме того, МСОП перешёл на новый принцип ведения Красного Списка — в него заносятся в настоящее время все известные виды флоры и фауны, но с разными статусами, в том числе, обычные и многочисленные виды, которым опасность исчезновения пока не угрожает, и они получают статус — LC (не нуждающиеся в особом внимании/заботе) (Белоусова, Милютина, 2015). Для всех оцененных видов в электронной базе данных Красного Списка МСОП создается очерк с описанием динамики численности и ареала, с рисунком и картой распространения; для видов под угрозой исчезновения приводятся сведения об известных лимитирующих факторах и необходимых мерах охраны (<http://www.iucnredlist.org>). Красный список МСОП на сегодняшний день рассматривается как инструмент, который представляет собой своеобразный «барометр жизни». Использование выражения вид «внесен в Красный Список МСОП» с целью показать опасность его исчезновения в настоящее время потеряло первоначальный смысл, поскольку в этот список включаются все виды, и необходимо уточнять, внесен ли вид именно в группу находящихся под угрозой исчезновения.

Следует отметить, что МСОП составляет Списки видов, находящихся под угрозой исчезновения, только на уровне вида. С точки зрения практики охраны

биоразнообразия — это вполне разумный подход. Если существует договоренность между учёными о таксономии на видовом уровне (хотя и видовые границы периодически подвергаются ревизии), то всё, что существует на следующей ступени дробления, — подвиды, имеют менее чёткие характеристики и гораздо чаще пересматриваются. Затрудняет выделение подвидов и то обстоятельство, что контактирующие подвиды могут интегрироваться. В то же время, с точки зрения сохранения устойчивых форм разнообразия, имеет смысл охранять не только виды, но и устойчивые способы реализации морфотипа на уровне подвидовых единиц или даже популяций. При таком подходе нужно ставить задачу сохранять устойчивые территориальные группировки, точные границы которых, как правило, не известны. На практике реализовать охрану таких единиц очень сложно, поскольку в масштабах России охрана вида должна реализовываться по всей стране и только в исключительных случаях она может относиться к отдельным административным территориям. Дополнительную сложность создаёт использование одних и тех же остановок подвидами/популяциями птиц на путях миграции, где могут одновременно находиться особи и охраняемого, и неохраняемого подвида. Поэтому решать задачи охраны подвидов и популяций следует изначально на уровне их охраны в субъектах Российской Федерации и при необходимости рассматривать в дальнейшем занесение вида в Красную книгу России. Такая необходимость может возникать в случаях, если в субъекте Федерации по каким-то причинам не реализуются меры по охране подвида/популяции, а также при условии, что на большей части территории распространения подвида/популяции он занесён в соответствующие региональные Красные книги.

Анализ оснований для занесения таксонов птиц в Красную книгу России

В законодательстве Российской Федерации установлено, что Красные книги должны переиздаваться каждые 10 лет. Однако последнее издание Красной книги России (том Животные) было опубликовано в 2001 г. Минприроды России 14 сентября 2016 г. был подготовлен проект приказа «Об утверждении Списков объектов животного мира, занесённых в Красную книгу Российской Федерации и исключённых из Красной книги Россий-

ской Федерации», в отношении которого в соответствии с Правилами раскрытия федеральными органами исполнительной власти информации были проведены общественные обсуждения (с 14.09 по 28.09.2016 г.) на официальном сайте regulation.gov.ru в информационно-телекоммуникационной сети «Интернет» (Государственный доклад..., 2017). В марте 2017 г. Бюро Комиссии по редким и находящимся под угрозой исчезновения животным, растениям и грибам проголосовало за окончательную редакцию проекта Списков объектов животного

Таблица. Основания для занесения таксонов птиц в Красную книгу России (по проекту Списка объектов животного мира, занесённых в Красную книгу Российской Федерации, март 2017).

Table. Arguments for including bird taxa to the Russian Red List (in accordance with the project of the List of fauna objects included in the Russian Red Data Book, March, 2017).

№№	Основания для занесения таксонов птиц в Красную книгу России Arguments for including bird taxa to the Russian Red Data Book	Число таксонов (виды, подвиды, популяции) Number of taxa (species, subspecies, populations)
1	Вид исчез в России; МСОП оценён как угрожаемый	2
2	Подвид вымер в природе, реинтродуцирован в России	1
3	Подвид исчез в России; МСОП оценён как благополучный	1
4	Сокращение численности в России или численность сильно сократилась ранее; МСОП оценён как угрожаемый или близкий к угрожаемым	51
5	В России численность сокращается; МСОП оценён как благополучный	3
6	Численность в России растёт после сильного сокращения или стабильна; МСОП оценён как благополучный	4
7	Край ареала в России, численность сокращается или тенденции не известны; МСОП оценён как угрожаемый или близкий к угрожаемым	16
8	Край ареала в России, численность растёт; МСОП оценён как угрожаемый	1
9	Край ареала в России, сокращение численности; МСОП оценён как благополучный	9
10	Край ареала в России, численность стабильна или численность растёт, или тенденции непонятны; МСОП оценён как благополучный	14
11	Залетные в России; МСОП оценён как угрожаемый	2
12	Подвид с сокращающейся численностью в России; по МСОП вид в ареале благополучен	14
13	Популяция с сокращающейся численностью в России; по МСОП вид в ареале благополучен	5
14	Регулярные летовки в России; МСОП оценён как благополучный	1

мира, занесённых в Красную книгу РФ и исключённых из Красной книги РФ» (далее ПСКК), который совпадает со Списком, представленным на общественное обсуждение. С проектами Списков можно ознакомиться на сайте Мензбирского орнитологического общества в разделе «Публикации» (<http://zmmu.msu.ru/menzbir/publ.htm>). В ПСКК включены 124 таксона птиц (включая подвиды и популяции). Анализ причин занесения таксонов птиц в Красную книгу проведён по проекту Списка. Выделены 14 основных обоснований, по которым таксоны занеслись в ПСКК, с привлечением описаний статусов, представленных в бюллетене Лаборатории Красной книги «Предложения по совершенствованию Красной книги» (Предложения..., 2012) (таблица).

Наиболее убедительными для занесения в Красную книгу РФ являются обоснования, в которых указано, что вид в ареале оценён МСОП как угрожаемый или близкий к угрожаемому, и есть данные о сокращении численности на территории России. Следует подчеркнуть, что статус «близкий к угрожаемым» также выявляется на основании количественных критериев, которые очень близки к критериям статуса «уязвимый», что позволило нам рассматривать его в одном ряду со статусами, которые объединяют группу «угрожаемые виды». Для большинства видов, которые представлены в проекте Перечня, одновременно отмечаются обе характеристики — сокращение численности в России или недавнее сильное сокращение и наличие статуса угрожаемые или близкие к угрожаемым МСОП (табл., №№ 4 и 7), среди них, например, гнездящиеся только в России или преимущественно на её территории белоплечий орлан *Haliaeetus pelagicus*, чёрный журавль *Grus monacha*, стерх *Grus leucogeranus*, рыбный филин *Ketupa blakistoni* и др., ответственность за сохранение которых лежит на нашей стра-

не. В случаях, когда для вида, входящего в группу «угрожаемые» МСОП, нет данных о сокращении численности таксона на территории России, но его ареал в России очень небольшой — занесение его в Красную книгу также оправданно.

Более сложные ситуации — когда вид в ареале оценён МСОП как благополучный (LC). В такой ситуации требуются убедительные доказательства того, что состояние вида на территории нашей страны требует занесения в Красную книгу РФ. Такими доказательствами должны были бы служить количественные оценки динамики численности, площади распространения, иные популяционные характеристики. К сожалению, для большинства видов, обитающих на территории России, такие количественные данные не известны, поэтому научное сообщество вынуждено опираться на мнение экспертов по этим видам. Экспертное сообщество предложило к занесению в ПСКК степную пустельгу *Falco naumanni* и чеграву *Hydroprogne caspia* как редкие виды, клушу *Larus fuscus* как сокращающийся в численности вид. Статус «редкий» — самый трудно интерпретируемый с точки зрения угрозы вымирания. В связи с этим при анализе и выделении оснований для занесения вместо характеристики статуса «редкий вид» мы использовали иные биологические характеристики таксона, которые свидетельствуют о его уязвимости. Понятно, что редкий вид способен существовать в природе длительное время. При этом влияние негативных факторов может очень быстро привести к его исчезновению, например, если вид представлен единственной популяцией или концентрируется во время миграций на очень ограниченных территориях. При таких характеристиках низкая численность, несомненно, увеличит угрозу его исчезновения, как это, видимо, происходит с лопатнем *Eurynorhynchus pygmeus* и степным

средним кроншнепом *Numenius phaeopus alboaxillaris*, и как это, возможно, произошло с тонкоклювым кроншнепом *N. tenuirostris*. Один из возможных вариантов решения этой проблемы — занесение большинства редких видов в Красную книгу РФ. Так, в Красную книгу России традиционно заносится большинство видов хищных птиц, при этом в ПСКК из 26 таксонов хищных 16 (61%) имеют статус 3 — редкие. При этом четыре из них в ареале, по оценке МСОП, имеют статус «уязвимый» или «близкий к угрожаемым». При отсутствии данных о сокращении численности или ареала нередко используется статус «редкий», который, в таких случаях, правильнее было бы заменить на

статус «недостаточно данных для занесения ни в одну из категорий».

В то же время увеличение числа видов, занесённых в Красную книгу, сокращает возможности по мобилизации внимания и сил по их охране и восстановлению, поэтому во всех случаях следует в первую очередь рассматривать возможность осуществления охраны этих таксонов на региональном уровне путём занесения их в Красные книги субъектов Российской Федерации.

Также была проведена оценка соотношения разных групп характеристик статуса таксонов птиц ПСКК, объединённых по позициям — наличие или отсутствие статуса «угрожаемые» или «близкие к уг-

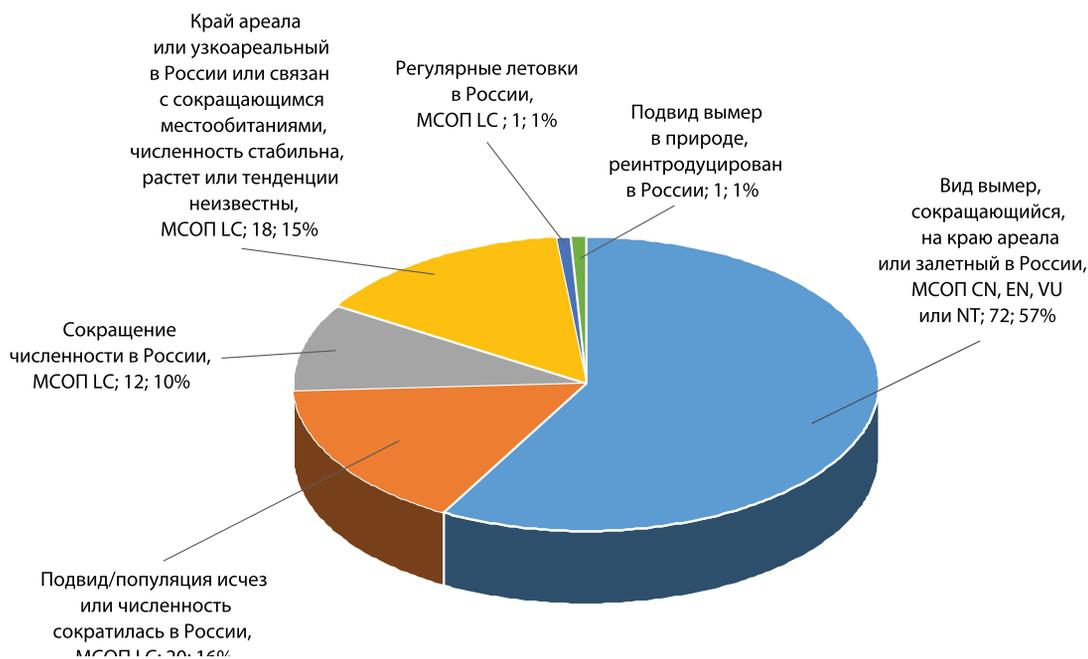


Рис. 1 Оценка соотношения представленности разных групп птиц, включённых в ПСКК, объединённых по позициям — наличие или отсутствие статуса «угрожаемые» в ареале, по МСОП, и уязвимости популяций на территории России.

Fig. 1. Proportions of groups of bird taxa included in the project of the Russian Red List and combined due to presence or absence of IUCN threatened status and vulnerability in the Russian territory.

рожаемым» в ареале по МСОП и уязвимости популяций на территории России (рис. 1).

Среди характеристик уязвимости таксонов на уровне страны или региона, при условии, что в ареале таксон имеет статус LC, рассматривались сокращение численности, обитание на краю ареала, узкоареальность, связь с местообитаниями, которые деградируют или сокращаются под антропогенным или природным воздействием, или присутствие в России только во время регулярных летовок. Диаграмма показывает, что большая часть видов (58%), занесённых в ПСМК, имеют статус «угрожаемые» или «близкие к угрожаемым» в ареале, согласно оценкам МСОП, и отвечают качественным или количественным критериям, которые свидетельствуют об их уязвимости на территории России. Эти таксоны внесены в ПСМК вполне обоснованно. Дискуссионными являются остальные таксоны, для которых известно о благополучном статусе в ареале (LC), согласно оценке МСОП. Среди них специального рассмотрения требует группа подвидов/популяций, для которых известны данные о сокращении их численности и ареала. Как уже было сказано ранее, первым этапом для сохранения этих таксонов должно стать их занесение в региональные Красные книги. При условии, когда большая часть ареала этих таксонов находится под защитой Красных книг субъектов РФ, т.е. признаётся их исчезновение на большей части территории бывшего распространения, при этом часть территории остаётся без государственной охраны, необходимо заносить эти таксоны в Красную книгу России, чтобы обеспечить их выживание и охрану на всей территории обитания. Среди таксонов, для которых назрела необходимость включения в Красную книгу страны, — серый гусь *Anser anser* (за исключением Астраханской и Калининградской

областей, Краснодарского края и Республики Адыгея), лесной гуменник *Anser fabalis fabalis*, восточный тундровый гуменник *A. f. serrirostris* (за исключением Приморского и Хабаровского краёв, Магаданской обл., Нижнеколымского и Среднеколымского улусов Республики Саха (Якутия), Билибинского и Чаунского районов Чукотского АО), таёжный гуменник *A. f. middendorffii*, серая утка *Anas strepera* (популяции Южного федерального округа, Забайкальского края, Амурской обл., Еврейской АО), степной большой кроншнеп *Numenius arquata suschkini*.

Для двух групп видов, которые включают 30 таксонов (24%), также нет свидетельств о сокращении численности или территории распространения на всем ареале, или иных данных об их уязвимости, по оценкам МСОП (статус LC), но есть данные о сокращении численности или повышенной уязвимости на территории России; решение об их занесении в ПСМК принимается на основании экспертной оценки. Насколько прав тот или иной эксперт — обсуждать очень сложно, поскольку нет чётких количественных критериев, по которым следует принимать решение о занесении видов в ПСМК. Признавая, что шкала оценки МСОП и используемые в ней критерии не всегда подходят для установления риска вымирания вида на региональном уровне и бесполезна при отсутствии количественных данных, приходится согласиться с тем, что однозначное решение вопроса о занесении таксона может быть принято только при использовании количественных критериев. Только использование такого методического подхода сможет помочь принять решение для почти четверти таксонов, занесение которых в ПСМК до настоящего времени принимается только на основании заключений экспертов.

Литература

- Белоусова А.В., Милютина М.Л. 2015. Природоохранный статус и приоритеты охраны редких и исчезающих видов позвоночных животных, занесенных в Красную книгу РФ // Современные проблемы зоологии, экологии и охраны природы: Мат-лы чтений и науч. конф., посвященной памяти проф. А.Г. Банникова, и 100-летию со дня его рождения», М., 24 апреля 2015 г. М.: ГАУ Московский зоопарк; ООО «Сам Полиграфист». С. 70–74.
- Государственный доклад Российской Федерации по охране окружающей среды. 2017 (в печати).
- Красная книга Российской Федерации. Животные. 2001. Балашиха: Астрель. 862 с.
- Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Том 1. 1984. / Главная ред. коллегия: А.М. Бородин, А.Г. Банников, В.Е. Соколов и др. 2-е изд. М.: Лесная промышленность. 392 с.
- Красный список особо охраняемых редких и находящихся под угрозой исчезновения животных и растений. (2-й выпуск). Ч. 1. Позвоночные животные. 2004. / Отв. ред. В.Е. Присяжнюк. М.: Лаборатория Красной книги. Всероссийский научно-исследовательский институт охраны природы. 304 с.
- Предложения по совершенствованию Красной книги Российской Федерации. Том Позвоночные животные: принципы, структура, видовой состав. 2012. / Отв. ред. В.Е. Присяжнюк. М.: Лаборатория Красной книги Всероссийского научно-исследовательского института охраны природы. 528 с.
- Scott Peter (Sir), Burton J.A., Fitter R. 1987. Red Data Books: the historical background in IUCN/UNEP // R. Fitter, M. Fitter. The road to Extinction. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN. P. 1–5.

Дискуссионные вопросы орнитологии. К 100-летию А.К. Рустамова (1917–2005).

Труды Мензбировского орнитологического общества, том 3. С. 209–214.

Debatable Questions of Ornithology. To the 100-years of A.K. Rustamov (1917–2005).

Archives of the Menzbier Ornithological Society, Volume 3. Moscow: KMK Scientific Press. 2017. P. 209–214.

Блистательный успех А.К. Рустамова — великолепная организация XIV Генеральной Ассамблеи Международного союза охраны природы

В.М. Галушин¹, Н.Н. Дроздов²

¹ *Московский педагогический государственный университет,
ул. Кибальчича, 6/5, Москва, 129278, Россия*

e-mail: v-galushin@yandex.ru

² *Географический факультет, МГУ имени М.В. Ломоносова,
Ленинские горы, 1/12, Москва, 119234, Россия*

e-mail: drozdov_NN@mail.ru

В формировании во второй половине XX в. всемирного природоохранного движения, возглавляемого Международным союзом охраны природы (МСОП), приняли также участие отечественные государственные и общественные организации, выдвинулись его активные лидеры. Одним из убедительных свидетельств признания глобальной значимости природоохранной деятельности в Советском Союзе стало решение руководства МСОП провести в 1978 г. юбилейную (в связи с 30-летием МСОП) XIV Генеральную Ассамблею в СССР, в столице Туркмении городе Ашхабаде. Её основными организаторами стали Вице-президент МСОП профессор А.Г. Банников и председатель Туркменского общества охраны природы профессор А.К. Рустамов, назначенный главным ответственным лицом — Генеральным секретарём Оргкомитета Ассамблеи. Тщательная подготовительная работа, радушие и гостеприимство организаторов позволили провести её 25.09–5.10.1978 г. на высоком профессиональном и организационном уровне. Ассамблея приняла важнейший документ — «Всемирную стратегию охраны природы», и разработала планы его реализации. Туркменское общество охраны природы, наряду с Минсельхозом СССР и Всероссийским обществом охраны природы, было принято в полноправные члены МСОП, а организатор Ассамблеи А.К. Рустамов позднее (в 1984 г.) был избран в состав его Исполнительного совета. Мировая общественность единодушно оценила XIV Генеральную Ассамблею МСОП в Ашхабаде как одну из лучших в истории международного природоохранного движения.

Brilliant success of A.K. Rustamov — excellent organization of the XIV General Assembly of the International Union for Conservation of Nature

V.M. Galushin¹ and N.N. Drozdov²

¹*Moscow Pedagogical State University
Kibalchicha Str., 6/5, Moscow, 129278, Russia
e-mail: v-galushin@yandex.ru*

²*Lomonosov Moscow State University,
Leninskie Gory, 1/12, Moscow, 119234, Russia
e-mail: Drozdov_NN@mail.ru*

The second half of the XX century was a period of formation of world conservation movement led by the International Union for Conservation of Nature (IUCN). It also includes Soviet governmental and public organizations and active persons. One of convenient examples of a recognition of the global conservation significance of our country was a decision by the IUCN leadership to hold a 30 years IUCN jubilee XIV General Assembly in the Soviet Union namely in Ashkhabad city — a capital of Turkmenian Republic. Its major organizers were the IUCN Vice-President Professor Andrey G. Bannikov and the Chairman of the Turkmenian conservation society Professor Anver K. Rustamov appointed as the most responsible person namely the General Secretary of the Organizing Committee for the Assembly. Precise preparatory work, heartily welcome and hospitality provided its implementation 25 September – 5 October 1978 on a very high level. The Assembly adopted some important documents like the “World conservation strategy” and plans for its implementation. The Turkmenian conservation society as well as the USSR Ministry of agriculture and All-Russian conservation society were approved as IUCN Member organizations. A key organizer of the Assembly namely Anver K. Rustamov some years later (in 1984) was elected to the IUCN Council. Global conservation community unanimously apprised the IUCN General Assembly in Ashkhabad as one of the best in history of international conservation movement.

Вторая половина XX в. ознаменовалась становлением и расцветом международного природоохранного движения, в которое активно включились государственные организации и общественность Советского Союза. Повсюду возникали соответствующие структуры, появлялись энергичные лидеры, формировалась мировая природоохранная элита, в которую по праву входили известные советские учёные. Одной из значимых отечественных фигур мировой природоохранной элиты стал академик АН Туркменской ССР, доктор биологических наук, профессор Анвер Кеюшевич Рустамов.

В сфере сохранения живой природы ключевую роль в это время играл авторитетный Международный союз охраны природы (МСОП), к одному из этапов развития которого имел самое непосредственное отношение А.К. Рустамов.

Идея создания международной природоохранной организации обсуждалась ещё в предвоенные годы. Например, в 1910 г. основатель Швейцарской лиги защиты природы Поль Саразин (Paul Sarasin) предлагал создать Всемирную природоохранную комиссию, а в 1935 г. голландский орнитолог Питер ван Тинховен (Pieter van

Tienhoven) учредил в Брюсселе международный офис по охране природы. Но Вторая мировая война надолго прервала осуществление таких планов, и потому МСОП был учрежден на учредительной конференции только 5 октября 1948 г. в городке Фонтенбло под Парижем, по инициативе первого Генерального директора ЮНЕСКО, знаменитого британского биолога сэра Джулиана Хаксли (Sir Julian Huxley). Созванная ЮНЕСКО учредительная конференция собрала более 150 представителей из 23 стран, 126 национальных и 8 международных организаций, в основном из Западной Европы и Северной Америки. Поначалу созданная на этой конференции организация получила название Международный союз защиты природы (International Union for Protection of Nature), которое на Генеральной Ассамблее 1956 г. в Эдинбурге (Шотландия) было слегка изменено на Международный союз охраны природы (International Union for Conservation of Nature), а еще 35 лет спустя — опять на новое имя — Всемирный союз охраны природы (World Conservation Union), хотя всем привычная аббревиатура (IUCN — МСОП) также сохранилась за Союзом. Но такая несколько странная комбинация названия и аббревиатуры сохранялась только до 2008 г., когда организации опять вернули привычное имя: Международный союз охраны природы (МСОП), хотя его Генеральные Ассамблеи всё же продолжали именовать как Всемирные конгрессы по охране природы.

МСОП — уникальное международное объединение, членами которого являются и государства, и отдельные организации: государственные, общественные и даже международные. Сейчас МСОП насчитывает около 1300 членов. В его структуру входят 6 специализированных Комиссий: по выживанию видов, по охраняемым территориям, по природоохранному законодательству, по природоохранному образованию и комму-

никациям, по экологической политике, по управлению экосистемами. В их работе в той или иной форме участвует более 15 тысяч учёных и экспертов из 180 стран мира. Штаб-квартира организации начинала работу в Брюсселе, а с 1961 г. обосновалась в небольших городках Швейцарии вблизи Женевы — Морж и Гланд.

С 1948 г. по настоящее время МСОП возглавляли 14 президентов. Первым был избран сподвижник Поля Саразина — швейцарец Шарль Бернар (Charles Bernard, 1948–1954), его сменил директор Парижского музея естественной истории, во время войны чудом выживший в концлагере Бухенвальда, — Роже Эйм (Roger Heim, 1954–1958). Президентами МСОП избирались крупные учёные и деятели охраны природы разных стран и континентов: Гарольд Кулидж, США (Harold Coolidge, 1966–1972), Дональд Кюнен, Нидерланды (Donald Kuenen, 1972–1978), Мохамед Кассас, Египет (Mohamed Kassas, 1978–1984), Монкомбу Сваминатан, Индия (Monkombu Swaminathan, 1984–1990), Иоланда Какабадзе, Эквадор (Yolanda Kakabadze, 1996–2000) и др. В 2012 г. избран действующий в настоящее время президент МСОП — Чжан Синьшен, Китай (Zhang Xinsheng).

Президентом МСОП ни разу не избирался представитель Советского Союза, России или другой страны из Восточной Европы. А первым отечественным вице-президентом МСОП на XI Генеральной Ассамблее в г. Банф, Канада (1972) был избран профессор Андрей Григорьевич Банников (1972–1978), переизбранный на этот высокий пост в г. Киншаса, Заир, в 1975 г.

XII Генеральная Ассамблея, делегатом которой был и А.К. Рустомов, запомнилась разными событиями. Единственный раз в истории Союза открытие Ассамблей проходило... под дулами автоматов. В ожидании прилёта на вертолёте Президента страны Мобуту делегаты смиренно сидели

в пригородном конгресс-холле, по периметру которого в боевой стойке располагались автоматчики. К тому же их командир предупредил, чтоб мы воздержались от фотографирования Президента, т.к. кто-нибудь из его бдительной охраны может принять длиннофокусный объектив за оружие. «А стреляет наша охрана быстро и метко» — добавил он на всякий случай... Как всегда чётко была организована работа многочисленной советской делегации. Её особенностью на этот раз стала деятельность возглавляемой А.К. Рустамовым группы, которая самым тщательным образом фиксировала все нюансы организации этого сложнейшего форума с многими сотнями участников. Запомнилась Ассамблея и программой экскурсий, за организацию которых и соответствующие контакты с местным Оргкомитетом отвечали А.К. Рустамов и Н.Н. Дроздов. В результате нашим делегатам посчастливилось повидать редчайших горных горилл в центрально-африканском горном тропическом лесу на крайнем востоке Заира; полюбоваться действующим вулканом массива Рувензори у границ с Угандой, где над долиной реки Ручуру кувыркались в небе африканские эндемики — орлы-скоморохи и громогласно перекликались орлы-крикуны; оценить богатое разнообразие крупных животных в саваннах нижнего течения реки Конго, где бродили стада слонов, буйволов, антилоп.

И самое важное для нас, для дальнейшего укрепления высокого природоохранного статуса нашей страны событие, — на заключительном заседании в Киншасе бурными аплодисментами делегатов было встречено заявление о том, что следующая Генеральная Ассамблея состоится в 1978 г. в Советском Союзе, в столице Туркмении городе Ашхабаде.

Знаковая победа на промежуточном финише. Но мало кто знает о том, насколько тщательно подготовленная. Помнится,

идея пригласить главный форум МСОП в Советский Союз зародилась после X Генассамблеи 1969 г. в Дели, Индия. Множество частных и официальных переговоров по этому поводу состоялось в 1970-е гг. Признанный советскими властями и международными авторитетами отечественный лидер природоохранного движения профессор А.Г. Банников прекрасно понимал, что для реализации столь амбициозной и сложной задачи нужны научные, политические, административные и дружеские связи, деловые надёжные помощники и верные соратники с высоким профессиональным и социальным статусом.

Таким главным сподвижником А.Г. Банникова в эпопее подготовки и проведения Генассамблеи МСОП в СССР стал его верный друг Анвер Кеюшевич Рустамов, обладавший всем необходимым для этого потенциалом и, что весьма важно, — опытом работы в тандеме с лидером отечественной орнитологии профессором Г.П. Дементьевым по организации совместных исследований птиц и подготовке значимых публикаций по их результатам. Известный зоолог с мировым именем, автор монографий о птицах Туркменистана и пустыни Кара-Кум, доктор биологических наук, академик Туркменской Академии наук, депутат Верховного Совета Туркменской ССР, разработчик Закона об охране природы Туркменской ССР, заведующий кафедрой охраны природы и ректор Туркменского сельскохозяйственного института, создатель и бессменный руководитель одного из первых в Советском Союзе Республиканского общества охраны природы. Владелец столь всеобъемлющего комплекта убедительных аргументов высочайшего профессионализма был безоговорочно одобрен руководством МСОП на ключевой пост Генерального секретаря предстоящей Генеральной Ассамблеи.

Сформировавшийся интеллектуально

и организационно мощный Московско-Ашхабадский тандем А.Г. Банников/А.К. Рустамов, предопределил и смелое решение — «периферийное» место проведения очередной Ассамблеи, с энтузиазмом принятое руководством МСОП. В процессе подготовки этого приглашения как в государственных структурах СССР, так и в руководстве МСОП согласовывались сотни самых разных аспектов такого решения. Мы, разумеется, не могли знать всех деталей разного рода переговоров, но обсуждение одной из проблем заслуживает упоминания. Очередной после XII Ассамблеи в Заире форум должен числиться под 13-м номером. Это несколько смущало небольшую советскую делегацию (А.Г. Банников и В.М. Галушин) на расширенном заседании Исполкома МСОП в Швейцарии (1976 г.). Там обсуждались важные проекты документов глобального масштаба: «Всемирная стратегия охраны природы», «Хартия природы», новая редакция Устава и упорядочивание системы выборов руководства МСОП. Памятуя о неудобном порядковом номере очередной Ассамблеи в СССР, нами было предложено повысить статус столь значимого заседания Исполкома до уровня внеочередной... XIII Генеральной Ассамблеи. Предложение было принято, 13-й номер остался в Швейцарии и перестал «угрожать» Ассамблее в Ашхабаде. Помимо этих курьезных хитростей наша делегация отчаянно сражалась за выделение географического региона Восточной Европы. И не без успеха: в результате входящие в этот регион страны, включая Советский Союз, получили три гарантированных места в Исполкоме МСОП. Этот регион под именем Восточной Европы и Центральной Азии, а также положенная ему норма из трёх членов Исполкома МСОП функционирует и поныне.

Вершина успехов А.К. Рустамова, А.Г. Банникова, их коллег и помощников в

деятельности «на поле» Международного союза охраны природы — блистательное проведение XIV Генеральной Ассамблеи в Ашхабаде с 25 сентября по 5 октября 1978 г., т.е. ровно через 30 лет после учредительной конференции МСОП. Делегаты и гости Ассамблеи не испытывали ни малейших затруднений в проведении заседаний, переводе выступлений, оперативном обеспечении текущими материалами на русском и английском языках, в организации работы и быта, в общении, в знакомстве с городом и прекрасной южной природой. Особенно запомнилось, что каждому из нескольких сотен делегатов были подарены роскошно изданные и содержательные первая Красная книга СССР и научный сборник «Охрана природы Туркменистана» (вып. 4), специально подготовленные к открытию форума. Ассамблея приняла важнейший документ — «Всемирную стратегию охраны природы» и разработала планы его реализации. Важно заметить, что к этому времени тремя первыми членами МСОП из нашей страны стали: Министерство сельского хозяйства СССР, Всероссийское и Туркменское общества охраны природы.

Масштабная, тщательно спланированная работа по подготовке и проведению Ассамблеи весомо продемонстрировала международной и отечественной общественности широкий спектр деятельности по охране живой природы в СССР, высокий уровень работающих в этой сфере специалистов, профессионализм организаторов, доброжелательное отношение к зарубежным коллегам. Все эти качества не остались незамеченными мировой общественностью: и на закрытии Ассамблеи, и спустя годы и десятилетия её участники, лидеры мирового природоохранного движения, неоднократно подчёркивали, что Ашхабадский форум стал одним из лучших в истории МСОП.

Одним из свидетельств доброй памяти о XIV Генеральной Ассамблее стало избрание в 1984 г. её Генерального секретаря, академика А.К. Рустамова, членом Исполкома МСОП.

Явно справедлива мудрая мысль о том, что на жизненном пути человека или в развитии какого-либо процесса подчас случаются ключевые эпизоды, происходят исключительно значимые события,

когда все качества участников фокусируются, словно в капле воды, и ярко высвечивают их сущность. Для могучего тандема А.Г. Банникова и А.К. Рустамова таким центральным звеном их природоохранной деятельности стал очевидный успех великолепно подготовленной и эффективно проведённой в Ашхабаде XIV Генеральной Ассамблеи Международного союза охраны природы.

Дискуссионные вопросы орнитологии. К 100-летию А.К. Рустамова (1917–2005).

Труды Мензбирова орнитологического общества, том 3. С. 215–254.

Debatable Questions of Ornithology. To the 100-years of A.K. Rustamov (1917–2005).

Archives of the Menzbier Ornithological Society, Volume 3. Moscow: KMK Scientific Press. 2017. P. 215–254.

О научном наследии академика Анвера Кеюшевича Рустамова (1917–2005)

Э.А. Рустамов, А.В. Белоусова

Мензбирова орнитологическое общество

e-mail: elldaru@mail.ru, anbelous@mail.ru

Рассматриваются основные поворотные моменты в жизни А.К. Рустамова, процесс его становления и роста как учёного, его связи с Московским государственным университетом, известными учеными. Дан анализ его научных взглядов и работ по орнитологии, герпетологии, зоогеографии, охране животного мира, представлены структура и объём научных трудов.

About scientific inheritance of acad. Anver Keyushevich Rustamov (1917–2005)

E.A. Rustamov, A.V. Belousova

Menzbier Ornithological Society

e-mail: elldaru@mail.ru, anbelous@mail.ru

General milestones in life of A.K. Rustamov are considered in the article, as well as his scientific formative experience and growth, his connections with the Moscow State University and famous scientists. His scientific views are analyzed and publications on ornithology, herpetology, zoogeography, and fauna conservation are structurized and evaluated.

Жизненный путь в науке

Туркменистан, Ашхабад, 1934 г. Судьбоносный год в жизни Анвера Кеюшевича Рустамова, в этот год он поступил на естественный факультет Ашхабадского педагогического института имени Максима Горького. Анверу было 17 лет. Первым учителем, который определил его дальнейшую судьбу, стал Михаил Константи-

нович Лаптев (1885–1948) — скромный человек с добрейшей душой, посвятивший всего себя возвращению молодых учёных. В его общении со студентами всегда был живой человеческий интерес, а если ученики оказывались равнодушными — он всячески помогал их становлению и росту. Анверу повезло попасть к такому внимательному и доброму пас-тырю, и он сразу же стал помощником

своего учителя, активным членом, а затем и председателем зоологического кружка, а после окончания института поступил к М.К. Лаптеву в аспирантуру. В это время при кафедре была организована Туркменская научно-исследовательская зоологическая станция (ТНИЗС) — прообраз будущего Института зоологии АН ТССР. Летом 1940 г. А.К. Рустамов побывал вместе со своим научным руководителем в экспедиции на Амударье, а осенью ушёл служить в армию. После возвращения в Ашхабад в октябре 1941 г., уже из госпиталя, Анвер Кеюшевич восстанавливается в аспирантуре, чтобы закончить диссертацию «Птицы Амударьинского биоценоза». Материалы, собранные в экспедиции 1940 г., становятся основой диссертации, а кроме того его учитель передал ему свои материалы, которые собрал на Амударье совместно с А.И. Гизенко летом 1941 г., когда А.К. Рустамов был на фронте.

Ещё одним счастливым поворотом в жизни Анвера Кеюшевича стала встреча с профессором Московского университета Георгием Петровичем Дементьевым (1898–1969) — блистательным московским учёным, продолжателем университетских традиций, истинным аристократом духа. Знакомство А.К. Рустамова с Г.П. Дементьевым состоялось на кафедре у М.К. Лаптева в ноябре 1941 г. Г.П. Дементьев, безусловно, отвечал самым возвышенным представлениям об идеальном учителе, и Анвер Кеюшевич сразу же это поймёт и пронесёт уважение и любовь к учителю через всю свою жизнь. Сам А.К. Рустамов через 60 лет в своих воспоминаниях (Рустамов, 2002) напишет так: «Общаясь с ним и впитывая всё, что он говорил, я каждый раз наполнялся необыкновенным чувством гордости, что судьба свела меня с этим прекрасным человеком и учёным. Он стал для меня образцом не только классического учёного-зоолога, но и впоследствии большим другом».

Московские профессора были удивлены оснащённости естественного факультета Ашхабадского пединститута, где была возможность для работы¹. К тому времени на кафедре зоологии (в ТНИЗС) Е.Л. Шестопёровым, С.А. Александровым, С.Я. Тишкиным, Л.Р. Фрейбергом была собрана прекрасная учебная и научная зоологическая коллекция². Георгий Петрович занялся изучением орнитологических сборов, им были обработаны материалы, собранные в ТНИЗС и других туркменских научных учреждениях за период с начала 1920-х гг. Эта работа, как пишет сам Георгий Петрович во вступлении к своей книге «Птицы Туркменистана» (Ашхабад, АН ТССР: 1952), стала возможна благодаря помощи со стороны натуралистов Туркменистана, в числе которых одними из первых он называет М.К. Лаптева и А.К. Рустамова. Помимо этого, Г.П. Дементьев, А.Н. Формозов, В.Г. Гептнер, Е.С. Птушенко и другие учёные из Московского университета, совместно с местными коллегами, проводили исследования в районе Ашхабада и организовывали экспедиции по изучению животного мира различных уголков Туркменистана, например, тот же Г.П. Дементьев с февраля по апрель 1942 г. ездил в экспедицию в Юго-Западный Туркменистан. По свидетельству Анвера Кеюшевича, высококвал-

¹ Лаборатории при организации института и факультета укомплектовывались оборудованием, полученным из Германии в начале 1930-х гг., в том числе учебными музейными экспонатами, наглядными пособиями, прекрасными охотничьими ружьями «Зауэр 3 кольца», с которыми ездили в экспедиции, различными инструментами и особенными лабораторными столами с толстыми стёклами, на которых стояли цейсовские микроскопы. Всё это было сильно повреждено во время Ашхабадского землетрясения в 1948 г.

² Коллекция в большой мере пострадала и была уничтожена землетрясением, к счастью, как показано ниже, сборы были обработаны Г.П. Дементьевым и А.К. Рустамовым и нашли отражение в сводках по птицам Туркменистана.

лифицированные университетские научные и педагогические кадры Московского университета оказали неоценимую помощь пединституту, несмотря на тесноту, голод и другие трудности военного времени.

А.К. Рустамов заканчивал диссертацию по птицам Амударьи, параллельно преподавал в Харьковском военно-медицинском училище, эвакуированном также в Ашхабад, и по планам М.К. Лаптева в дальнейшем он должен был изучать фауну Копетдага. Но в середине 1942 г., перед отъездом в Куйбышев, куда перевели Московский университет, Г.П. Дементьев, по словам самого А.К. Рустамова, посоветовал в будущем «развернуться на 180° и заняться изучением птиц Каракумов». Однако Анвера Кеюшевича вновь призывают в армию, он служит старшиной Тамбовского пехотного училища, которое было дислоцировано здесь же в Ашхабаде и готовилось к отправке на фронт. Тем временем ему удалось завершить и защитить в феврале 1943 г. диссертацию на Учёном совете Туркменского филиала Академии наук СССР и получить «сталинскую бронь».

С отъездом Г.П. Дементьева в Куйбышев, а затем и в Москву связь между молодым учёным и профессором не прервалась, они переписывались, и уже в январе 1945 г. состоялась их совместная экспедиционная поездка в Восточные Каракумы (Репетек). А весной 1945 г. А.К. Рустамов организовал большую экспедицию, караван которой пересёк Каракумы от юго-западных её окраин на северо-восток и вышел к дельте Амударьи (рис. 1). В той экспедиции самому Г.П. Дементьеву принять участие не удалось, он направил в неё своего коллегу по кафедре Е.С. Птушенко (1888–1969).

В том же 1945 г. произошло ещё одно важное событие — Анвер Кеюшевич переступил порог и поднялся на хоры Зоологического музея МГУ, который стал его новым научным домом и второй Alma Mater. А.К. Рустамов поступает в докторантуру к

Г.П. Дементьеву и усиленно работает над второй своей диссертацией, он уходит с должностей Учёного секретаря Президиума Туркменского филиала АН СССР и директора Зоолого-зоотехнического института и занимает должность старшего научного сотрудника того же института. Экспедиции не прекращаются, докторантура продолжается. В 1947 г., по просьбе М.К. Лаптева, Анвер Кеюшевич перешёл на кафедру Зоологии Туркменского сельскохозяйственного института им. М.И. Калинина. До этого М.К. Лаптев заведовал двумя кафедрами, но в связи с сильной нагрузкой и болезнью оставил за собой только кафедру Зоологии Ашхабадского пединститута, а заведывание кафедрой в сельхозинституте возложил на своего ученика. В начале октября 1948 г. Михаил Константинович находился на стационарном лечении в больнице и трагически погиб во время Ашхабадского землетрясения.

А.К. Рустамов планировал завершить докторскую диссертацию по птицам пустыни Кара-Кум к началу 1949 г., но помешало землетрясение. Он и его семья по счастливой случайности остались живы. Анвер Кеюшевич отправляет жену с малолетними дочкой и сыном к родственникам в Баку, а сам, вместе с сотрудниками, строит временку для своей кафедры и восстанавливает работу института, поэтому защита его диссертации происходит годом позже, в марте 1950 г. Она прошла в старом здании Университета на Манежной площади, докторанту шёл 33-й год. Официальными оппонентами на защите выступили выдающиеся советские зоологи С.И. Огнёв (1896–1951), В.Г. Гептнер (1901–1975) и Н.А. Гладков (1905–1975), каждый из которых высоко оценил научное значение проведённых исследований. В том же году А.К. Рустамов получил звание профессора. А в 1954 г. диссертация в виде монографии была опубликована издательством АН Туркменской ССР.

Наступившие 1950-е гг. были самым активным временем полевых исследований Анвера Кеюшевича и самым продуктивным в плане публикаций их материалов. Он со своими студентами и аспирантами проводил ежегодные экспедиции в различные районы Туркменистана (рис. 1), собирая материал для продолжения сводки «Птицы Туркменистана», первый том которой был подготовлен его учителем Г.П. Дементьевым и издан АН ТССР в 1952 г. Том был посвящён воробьиным птицам, и на А.К. Рустамова Георгий Петрович возложил трудную, но почётную обязанность — написать том по воробьиным. Одновременно он поручил Анверу Кеюшевичу подготовку раздела по семейству вороно-

вых в многотомнике «Птицы Советского Союза», работа над которым достигла апогея в начале 1950-х гг. А.К. Рустамов стал автором семейства вороновых в V томе, участвовал он и в написании двух разделов заключительного VI тома в 1954 г.

В 1958 г. А.К. Рустамов принёс учителю часть будущего тома Воробьиных, включивших половину семейств этого отряда. Георгий Петрович был сильно впечатлён полученной рукописью и с удовлетворением сказал: «Как Вы выросли за последние годы, Анвер Кеюшевич». Тогда было принято решение, что собранных материалов достаточно для публикации и стоит разделить отряд воробьиных на два тома. В результате в конце 1958 г. были изданы

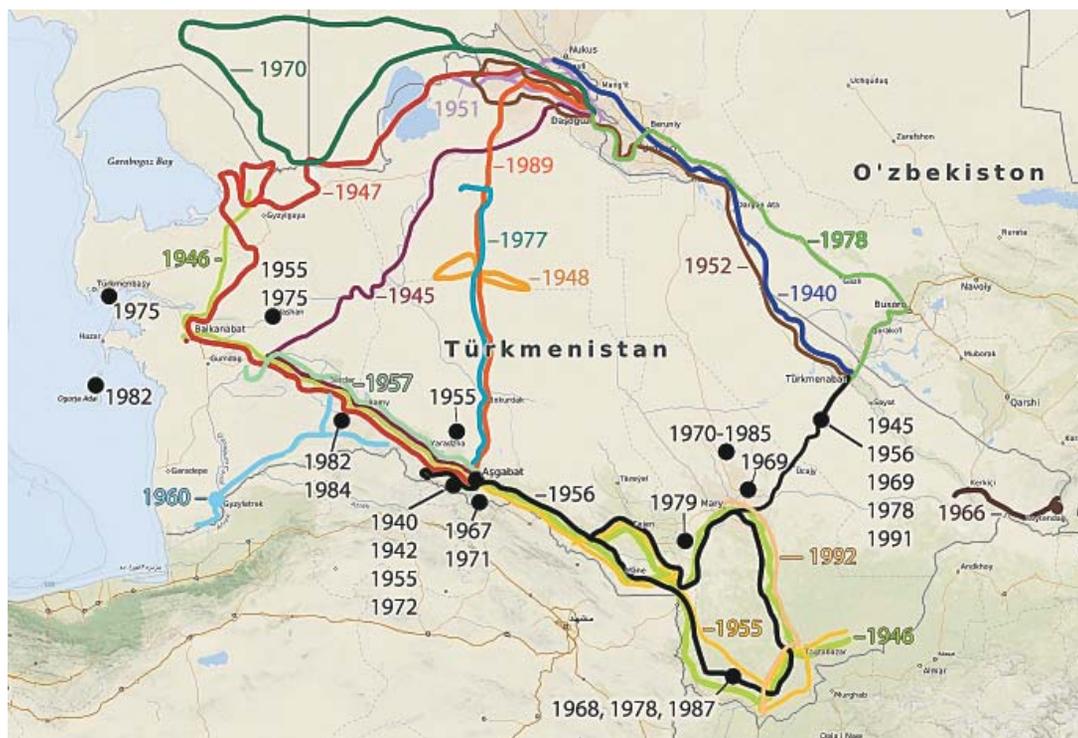


Рис. 1. Маршруты экспедиций А.К. Рустамова в 1940–1992 гг.

Fig. 1. Field itineraries of A.K. Rustamov in 1940–1992.

«Птицы Туркменистана» А.К. Рустамова, том 2-й, с предисловием Г.П. Дементьева. Монография «Птицы пустыни Кара-Кум» и два тома по птицам Туркменистана до сих пор остаются главными научными трудами по орнитологии в стране, фундаментом и краеугольными камнями для всех последующих работ.

Заключительный том по птицам Туркменистана Анвер Кеюшевич намеревался издать в 1961 г., однако этот труд так и остался в рукописном виде, поскольку на то, чтобы его закончить, физически не хватало времени в связи с неожиданным поворотом в его жизни, когда он в 1960 г. стал ректором Туркменского сельскохозяйственного института имени М.И. Калинина. Вероятно, он мог бы вернуться к завершению рукописи в середине 1960-х гг., но к тому времени взгляды и подходы к созданию подобных монографий изменились, и, что немаловажно, поменялись и интересы самого А.К. Рустамова: кроме орнитологии, его внимание привлекли вопросы герпетологии и охраны природы.

Несмотря на административную загруженность, учёный, как это не удивительно, продолжил исследования, хотя число научных публикаций, особенно в первые годы, уменьшилось; претерпел изменение и спектр его исследований. Продолжается сотрудничество с Г.П. Дементьевым и созданной им Лабораторией орнитологии на кафедре зоологии и сравнительной анатомии позвоночных животных Московского университета, вместе с тем, начинаются активные разработки в области герпетологии и охраны природы.

После ухода из жизни Г.П. Дементьева в 1969 г. одними из основных фигур в области охраны природы в СССР становятся Л.К. Шапошников (1915–1979), А.Г. Банников (1915–1985) и А.К. Рустамов. В тот момент Центральная Лаборатория по охране природы, по сути первая научно-исследовательская организация по

охране природы в СССР, которую возглавлял один из учеников Г.П. Дементьева — Л.К. Шапошников, Московская ветеринарная академия, где кафедрой Зоологии и охраны природы заведовал А.Г. Банников, и Туркменский сельскохозяйственный институт, во главе с А.К. Рустамовым, находились в подчинении Минсельхоза СССР. В результате тесного общения Анвера Кеюшевича с этими учёными, особенно с А.Г. Банниковым, на коллегиях и иных встречах в Министерстве, на конференциях, Всероссийских съездах общества охраны природы, в совместных экспедициях (Бадхыз и Копетдаг, туркменские берега Каспия, Южный Устюрт), поездках за рубеж на форумы МСОП, он активно включился в современные научные работы и движение по охране природы. Кроме того, А.К. Рустамов и А.Г. Банников разработали программу курса по охране природы для институтов сельскохозяйственного профиля, которая была одобрена и введена во всех 130 с/х ВУЗах СССР. В 1977 г. вышел их первый учебник по охране природы для сельскохозяйственных институтов, который выдержал 4 издания, последние два — в соавторстве с А.А. Вакулиным из Волгоградского сельхозинститута. В 1978 г. А.К. Рустамов организовал первую среди сельскохозяйственных вузов Советского Союза и первую в Туркменистане кафедру Охраны природы, которую возглавлял в течении 10 лет. Анвер Кеюшевич вместе с А.Г. Банниковым были весьма активными членами Научно-методического совета Главного управления по сельхозвузам МСХ СССР и Научно-технического совета по проблемам окружающей природной среды Государственного комитета по науке и технике СМ СССР в 1978–1991 гг. Они во многом повлияли на развитие природоохранной науки и образования в стране. А сотрудничество с В.А. Поповым (1910–1980), который заведовал кафедрой охраны при-

роды Казанского государственного университета, и московскими деятелями в области охраны природы (Н.А. Гладковым, К.Н. Благодосклонным, А.В. Яблоковым, В.Е. Флинтотом и др.) заметно обогатило разработанную методологию преподавания охраны природы в Высшей школе.

В 1969–1991 гг. А.К. Рустамов — член Научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира», а кроме того, в 1984–1991 гг. он по рекомендации академика В.Е. Соколова (1928–1998) входил в состав Научного совета АН СССР по проблемам биосферы и советского Комитета по программе UNESCO «Человек и биосфера».

В Туркменистане Анвер Кеюшевич Рустамов стал главным авторитетом в области охраны природы. Он разработал первый Закон по охране природы Республики и представил его на сессии Верховного Совета ТССР в 1963 г., после чего Закон был принят. В данном случае большое значение имели научный уровень и интересы учёного и его административные возможности как депутата Верховного Совета Туркменской ССР — главного законодательного органа. В 1970 г., благодаря усилиям депутата Рустамова, на очередной сессии Верховного Совета Республики рассматривался вопрос уже о ходе выполнения Закона об охране природы Туркменской ССР. В 1959–1997 гг. А.К. Рустамов был Председателем постоянной комиссии по охране природы АН Туркменистана, а в 1960–1991 гг., как член Научного совета АН ТССР по проблеме «Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира», мог решать многие вопросы по разумному, как сейчас принято говорить — устойчивому использованию фауны Туркменистана. Не случайно также, что в 1981–1991 гг. на него были возложены и обязанности Председателя комиссии по охране природы в рамках Комплексной

программы «Научно-технический прогресс Туркменистана».

Известный пустыновед А.Г. Бабаев считал и считает Анвера Кеюшевича одним из своих наставников, начиная со студенческой скамьи в Туркменском государственном университете. Он тесно сотрудничал со своим учителем при решении различных проблем охраны аридных экосистем и, в целом, охраны природы Туркменистана. Будучи Президентом АН Туркменистана в 1975–1986 и 1989–1993 гг., А.Г. Бабаев ввёл А.К. Рустамова, как признанного эксперта по экологии пустынь, в состав Научного совета по Комплексному изучению и освоению пустынных территорий Средней Азии и Казахстана (в 1974–1991 гг.), а позже, в 1992–1998 гг., в Президиум Экологического фонда Туркменистана. В 1975–1979 гг. А.К. Рустамов руководил советско-американским Проектом «Охрана экосистем засушливых регионов».

В 1968 г. Анвер Кеюшевич Рустамов был избран Председателем Туркменского общества охраны природы, руководителем которого он оставался более трёх десятилетий. Эта организация до сих пор является единственной общественной природоохранной организацией Туркменистана. Анвер Кеюшевич активно взялся за развитие общества — выезжал с лекциями, выступал на телевидении, радио, публиковал статьи и интервью в газетах и журналах. Благодаря природоохранной деятельности А.К. Рустамова в СССР и на международном уровне в 1970–1980 гг., Туркменистан занимал одно из ведущих мест в области работ по охране живой природы. Всё это послужило основой для проведения в г. Ашхабаде XIV Генеральной ассамблеи Международного союза охраны природы (МСОП), которая прошла осенью 1978 г. на базе Туркменского сельскохозяйственного института. Её инициатором был А.Г. Банников, а организатором стал А.К. Рустамов, на него в 1977 г. были

возложены обязанности Генерального секретаря Ассамблеи. Ашхабадская Ассамблея знаменита тем, что на ней была разработана Всемирная хартия охраны природы, направленная на сохранение разнообразия организмов и поддержание экологического равновесия. Провести Ассамблею на высочайшем уровне А.К. Рустамову позволили его организаторский талант, административный ресурс, общественный авторитет и огромный опыт, который Анвер Кеюшевич приобрёл, участвуя в международных форумах подобного уровня. Это был звездный час его карьеры как учёного и общественного деятеля в области охраны природы! На Ассамблее также была представлена первая Красная книга СССР. Первая Красная книга Туркменистана, для подготовки которой Анвер Кеюшевич специально собрал коллектив авторов, была издана в 1985 г.

В 1988 г. А.К. Рустамов покидает пост ректора, а также заведующего кафедрой, доверив её своему ученику О.С. Сопьеву, продолжает преподавать курс охраны природы в своем родном вузе, а остальное время целиком посвящает воплощению в жизнь своей давней мечты — созданию коллективной сводки «Птицы Средней Азии» и монографии «Животный мир Туркменистана». Обе эти книги были уже сданы в печать в начале 1990-х гг., однако известные политические и общественно-экономические события помешали их своевременной публикации, автору не суждено было увидеть эти произведения при жизни. Благодаря усилиям А.Ф. Ковшаря и Э.А. Рустамова книги вышли в свет, соответственно, в Алматы в 2007 г. и Ашхабаде в 2011 г.

Научное наследие

Определяющим началом в методологии и научных взглядах А.К. Рустамова, как учёного, на раннем этапе творческого поиска стали его связи с Московским университетом, в частности, с Зоологическим музеем,

биологическим факультетом и, особенно, с Лабораторией орнитологии, возглавляемой Г.П. Дементьевым. Научная атмосфера, царившая в то время в университете и Зоо-музее, общение с Г.П. Дементьевым и с такими столпами отечественной зоологии как Н.А. Гладков, С.И. Огнёв, В.Г. Гептнер, С.С. Туров, а также А.Н. Формозов, Е.С. Птушенко, А.М. Судиловская, Е.П. Спангенберг, с первых шагов вовлекло молодого учёного в изучение проблем систематики, фаунистики, экологии и зоогеографии. Впоследствии Анвер Кеюшевич успешно развил классические традиции московской, а по сути российской школы эволюционной фаунистики и зоогеографии.

Данный научный сборник издан под эгидой не только Зоологического музея МГУ, но и Мензбирова орнитологического общества, вице-президентом которого в своё время был А.К. Рустамов. Поэтому здесь уместно привести слова нынешнего Президента МОО, профессора А.Ф. Ковшаря, сказанные в Ашхабаде на международной конференции, посвящённой 90-летию А.К. Рустамова, через два года после кончины Анвера Кеюшевича, и опубликованные позже (Ковшарь, 2012): «Когда уходят крупные учёные, литераторы или художники, оставившие после себя большое творческое наследие, то требуется некоторое (иногда значительное) время для того, чтобы по-настоящему глубоко оценить результаты их многолетней деятельности, их вклад в науку или культуру своей страны». Думаем, такое время настало, и надеемся, что нам удалось хотя бы частично осмыслить научное наследие А.К. Рустамова, опираясь на то, что уже было написано о нём, его деятельности и творчестве многими его современниками: академиками В.Е. Соколовым (1990), А.В. Яблоковым (2003), И.С. Даревским (1988) и А.Г. Бабаевым (1977), профессорами Г.П. Дементьевым (1970), Н.А. Гладковым (1968), А.Г. Бан-

никовым (1968), В.А. Поповым (1979), Е.Н. Пановым (2005) и другими выдающимися учёными (см. раздел Литература), которые дали соответствующую оценку большому вкладу А.К. Рустамова в биологическую науку, высшее образование и общественную жизнь той эпохи, в которой ему суждено было жить и работать.

Спектр научного наследия академика А.К. Рустамова весьма широк: орнитология, герпетология, зоогеография, охрана природы, в том числе сохранение угрожаемых видов, заповедные территории и их значение в сохранении биоразнообразия, история науки, научно-методические проблемы высшего образования и просвещения. Забегая вперед, отметим, что в своём завершающем труде «Животный мир Туркменистана и его охрана» (2011) А.К. Рустамов провёл анализ фауны позвоночных животных буквально по всем перечисленным научным направлениям. Однако прежде чем рассмотреть все аспекты его научных исследований, представим в целом объём опубликованных работ, который ему удалось создать за десятилетия неустанного поиска и труда (рис. 2). Рисунок, несмотря на кажущуюся противоречивость, хорошо иллюстрирует высокую продуктивность Анвера Кеюшевича, кото-

рая была наибольшей, когда он не был занят административной работой, что вполне естественно. Это, прежде всего, 1950-е гг.: несмотря на небольшое, по сравнению с 1970–1980 гг., число ежегодно публикуемых работ, число написанных страниц было большим, как никогда. Именно в тот период, помимо статей и тезисов, были написаны монографии по орнитофауне Каракумов, воробьиным птицам Туркменистана (том 2) и вороновым Советского Союза (в томе 5). Примерно тоже можно сказать и о периоде с конца 1980-х и до начала 2000-х гг., когда А.К. Рустамов, несмотря на сильно подорванное здоровье, написал также два крупных произведения и множество небольших статей (на рисунке эти работы отнесены к 2007–2011 гг., то есть ко времени издания). В 1960–1980 гг. число опубликованных работ было очень высоким, доходя в некоторые годы до двух десятков за год, но среди них нет крупных монографий. Правда, и в этот период были годы «всплесков» числа написанных страниц — в 1970-х и в середине 1980 гг., когда Анвер Кеюшевич работал над совместно созданными определителями по земноводным и пресмыкающимся, сводкой по животным культурных ландшафтов, учебниками по охране природы и над

Таблица. Виды печатных работ А.К. Рустамова
Types of A.K. Rustamov's publications.

	Учебники Textbooks	Моно- графии Monographs	Брошюры Brochures	Статьи в: Articles in:			Тезисы Thesis	Иное Others
				Журналах Journals	Сборниках Collections of articles	Сводках Reviews		
Республиканские Turkmenian	1	9	3	68	66	–	12	12
Всесоюзные State	4	3	12	56	27	12	40	–
Зарубежные International	–	1	–	9	32	21	12	–
<i>Итого</i> <i>Total</i>	5	13	15	133	125	33	64	12

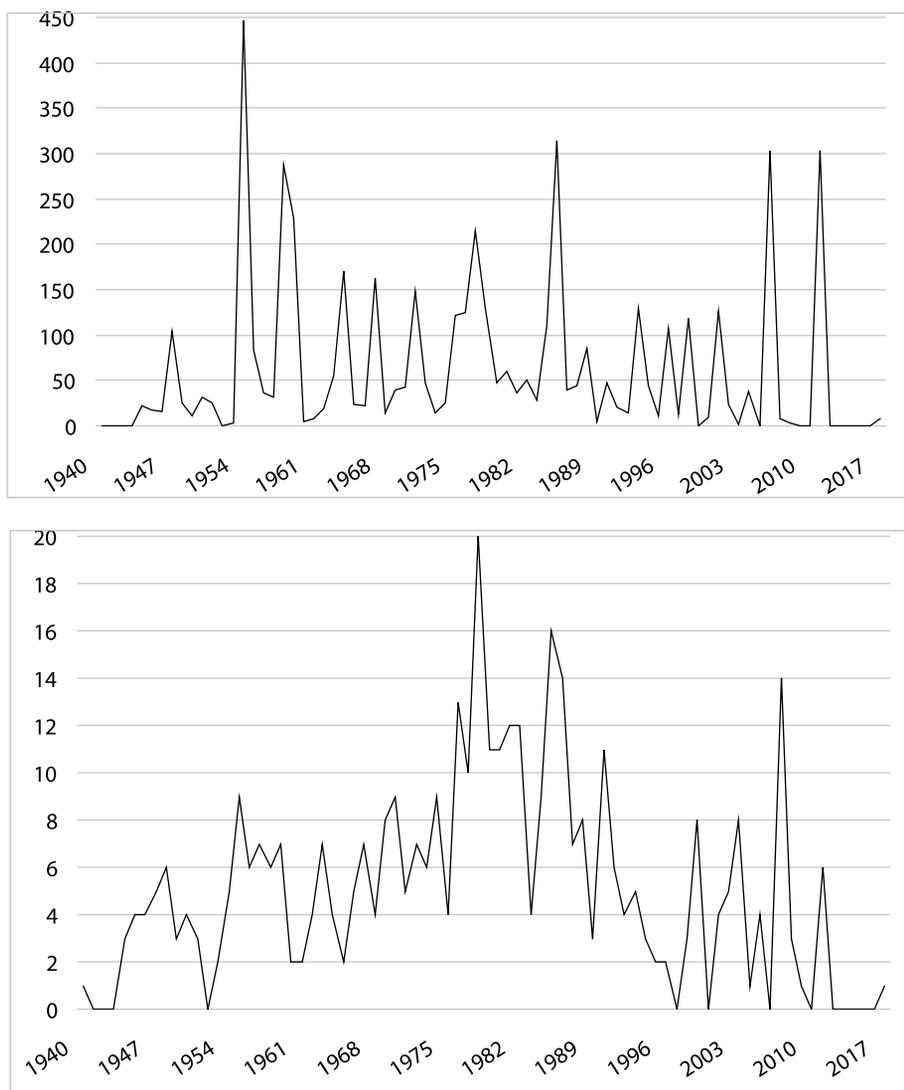


Рис. 2. Число опубликованных А.К. Рустамовым работ (нижний график) и число страниц (верхний график) по годам

Fig. 2. The number of published articles of A.K. Rustamov (low graph) and quantities of pages (upper graph) by years.

Красной книгой Туркменистана. Небольшое лирическое отступление. Когда были нарисованы два графика распределения числа работ и количества опубликованных страниц по годам, авторы были удивлены сходством полученных кривых с кардиограммой.

Мы увидели картину пульса научной мысли учёного, которая, как и всё в этом мире, подчиняется одним и тем же законам природных колебаний.

А.К. Рустамов черпал материалы и в музейных хранилищах, лабораториях или

кабинетах, и в поле — на просторах такого интереснейшего региона, каким является Средняя Азия, в частности, такая само-бытная его часть, как Туркменистан. Подсчитано, что Анвер Кеюшевич с 1940 по 1992 г. совершил более 50 различных по протяжённости и условиям экспедиций и поездок в разные районы страны (рис. 1). Анализ его маршрутов и дневников можно было бы посвятить отдельную статью, но перед авторами стояли иные задачи.

Всего в списке его научных трудов более 600 названий. Если вычесть из них официальные отзывы на диссертационные и иные работы и папку с публицистикой (газетные и тому подобные публикации), которую, за редким исключением, сам Анвер Кеюшевич в шутку называл «беллетристической», то остаётся четыре сотни (см. Приложение), которые он, также не без юмора, называл «маленьким кирпичиком своего вклада в социалистический возок». Анализируя состав эти публикаций, этот т.н. «социалистический возок», а точнее кружок (рис. 3), мы видим, насколько разнообразной была тематика его исследований. Основная их часть приходится на работы по охране природы (129 названий, или 32,2%) и почти столько же — на «чисто»³ орнитологические работы (125, или 31,2%), меньше на остальные.

С точки зрения библиографической, научные труды А.К. Рустамова представляют собой монографии, коллективные сводки и учебники, а также брошюры, научные сборники, статьи, тезисы (табл.).

Орнитология. Основным и любимым объектом изучения А.К. Рустамова были птицы. Вслед за своим учителем Г.П. Деметьевым, он рассматривал птиц в качестве модели для понимания общих биологических и экологических закономерностей. Так, в монографии «Птицы пустыни Кара-

Кум» (Рустамов, 1954а)⁴ и в ряде других публикаций (1955е, 1968в, 1974а, 1994б, 2002а) описаны особенности адаптации животных организмов к аридным условиям существования, а именно: параллельные приспособления у многих видов птиц, сходные у пустынных форм и направленные на приспособления к существованию в экстремальных условиях дефицита влаги, избыточной инсоляции и резкого перепада температур. В итоге учёный пришёл к выводу, что морфо-физиологические и этологические особенности жизни птиц, выработавшиеся под давлением отбора, служат для экономии энергетических затрат и расходования влаги и поддержания обмена веществ на относительно низком уровне.

Птицы послужили учёному также для развития представлений о жизненных формах, которые рассматривались, в том числе, на примере жизненной формы «пустынное животное» (1954а, 1955а, б, 1962б, 1964а), исходя из принципа географического изоморфизма, исторически приведшего к выработке у животных из разных систематических групп сходных экологических и этологических адаптаций к аридным условиям существования в пустынях. Были выделены физиологические и этолого-экологические адаптации животных к условиям пустыни, которые рассматривались как специфические признаки пустынной жизненной формы (1954а, 1968в, 1974а,б, 1976б, 1984а, 2002а), например: своеобразие водного баланса (накопление влаги в мышцах и во внутренних органах, экономное использование воды при пищеварении и её более интенсивное обратное всасывание, отсутствие кожного испарения, повышенная концентрационная способность почек); малоинтенсивное течение процессов размножения и линьки (весенняя линька

³ Многие работы А.К. Рустамова фаунистического, экологического, зоогеографического или природоохранного характера написаны, как правило, на орнитологических материалах.

⁴ Далее по тексту в ссылках на работы А.К. Рустамова указываются только годы, а фамилии соавторов даны в Приложении.



Рис. 3. Представленность различных научных направлений в трудах А.К. Рустамова.

Fig. 3. Different scientific fields' proportions at works of A.K. Rustamov.

у основных аридных видов в Средней Азии отсутствует); поведенческие адаптации — ярко выраженный двуворшинный пик суточной активности (заметно выше в утренние часы, чем в вечерние); использование тени и микроклиматических условий для гнездования, отдыха, водопоя; способность к преодолению больших расстояний в поисках корма и водопоя; преимущественный выбор сочных и влажных кормов; защита яиц и птенцов от перегрева и засыпания песком путём перемещения взрослых по краю гнезда в зависимости от направления солнечных лучей и ветра; поиск теплоизоляционного гнездового материала; ранний прилёт и отлёт и раннее гнездование оседлых видов (март и апрель, иногда и февраль); вынужденные повторные циклы (воробьиные) и слабая выраженность полициклии; ускорение репродуктивного цикла путём достройки и утолщения стенок гнезда в период кладки и насиживания; изменение режима насиживания яиц и кормления птенцов в зависимости от температурных

условий и места расположения гнёзд; угасание реакции птенцов на прилёт родителей (кроме дуплогнездников).

Среди трудов по орнитологии преобладают работы общего характера (48 публикаций), меньше статей по экологии (27) и фауне (20) птиц. Один из основных трудов по экологии — 2-й том птиц Туркменистана (1958а), посвящённый отряду Воробьиные, в который вошли семейства (приводятся по изданию 1958 г.) вороновые, скворцовые, иволговые, вьюрковые, ткачиковые, овсянковые, жаворонковые, трясогузковые, пищухи, поползни, синицевые, толстоклювые синицы. В этой монографии А.К. Рустамов выступил как систематик, фаунист, эколог и зоогеограф. Уместно отметить, что другие сводки и обобщающие работы, в которых он принимал участие, выходят далеко за пределы Туркменистана: он был соавтором многотомных изданий «Птицы Советского Союза» (1954), «Птицы СССР» (1982), «Птицы России и сопредельных территорий» (1993, 2005), «Пти-

цы Средней Азии» (2007), здесь же можно упомянуть и том по птицам из серии книг «Жизнь животных» (1986).

Работы по экологии и этологии птиц посвящены анализу размножения отдельных видов (1945а, 1955в) или их групп (1955г, 1957а, 1958б, 1958г, 1995), их питанию (1954д), миграциям (1972б, в, 1972д, 1975, 2002б), гибели в природе (1956а, 1970б) и динамике численности (1958в, 1969а, 1994б). Были получены интересные данные, подтверждающие синхронные колебания в системе «хищник – жертва» у хищных птиц, а также наблюдения об изменениях пищевой специализации в периоды с разной численностью популяций видов-жертв (1957а, 1958в).

Нередко исследования носили смешанный характер и касались не только экологии птиц, но одновременно и фаунистики или орнитогеографии (1957б). При этом, они охватывали отдельные регионы Туркменистана и относились, например, к Южному Туркменистану, в частности, Карабилю (1951а, 2002в), к восточной окраине страны — горам Койтендага (1988в), северо-восточным районам в границах Дашогузского велаята (*административная область — прим. ред.*) (1955д) и Северо-Западному Туркменистану в пределах Заубойского складчатого района (1950а).

Вопросам авифаунистики А.К. Рустамов уделял постоянное внимание, часто изучая их в границах отдельных регионов, — одновременно с исследованиями других групп наземных позвоночных. Среди них работы по изучению авифауны Бадхыза (1947а, 1955ж, 1956б, 1957в), Карабиля (1951а), Восточных Каракумов (1945б) и северных частей Туркменистана, в частности Сарыкамыша (1948а). Были и находки новых для страны и региона видов птиц, например, лаггара (*Falco jugger*) в предгорьях Восточного Копетдага и длиннохоблого скворца (*Sturnus pagodarum*) в Кугитанге (Койтендаге) (1949а, 1965а).

Особняком стоят работы по авифаунистике в связи с проблемами охраны птиц (1974д, 1979в; см. в разделе охрана природы) и исследования птиц в антропогенных ландшафтах.

Изучение птиц антропогенных (культурных) ландшафтов в бывшем СССР начались в 1960-х гг. Одной из ключевых фигур в отечественной орнитологии в области изучения птиц в культурных ландшафтах был А.К. Рустамов. Ещё в процессе изучения фауны и экологии птиц в Каракумах он обратил внимание на то, как антропогенные элементы влияют на распределение, гнездование и жизнь птиц в условиях пустыни. В статье «Караванные пути в Каракумах как элемент культурного ландшафта» (1948б) учёный, по сути, выступил как один из пионеров в теоретическом осмыслении проблемы «птицы и культурный ландшафт». Передовыми работами в этом направлении исследований были опубликованная совместно с Н.А. Гладковым статья «Основные проблемы изучения птиц культурных ландшафтов» (1965б) и их совместная книга «Животные культурных ландшафтов» (1975в), и некоторые другие публикации (1956в, 1966а, 1970г). В этих трудах дано оригинальное определение термину «антропогенный ландшафт», рассмотрены и проанализированы существующие на тот период классификации антропогенных ландшафтов, выявлены их недостатки. Кроме того, описаны и проанализированы региональные особенности фаун пустынь, трансформированных в антропогенные (1980а, 1985л). Были подробно изучены экологические и этологические адаптации, возникающие у животных, в частности птиц, в связи с условиями обитания в культурных ландшафтах, и показано, что в микроэволюционных процессах в пустынных экосистемах антропогенные факторы выступают как движущие силы отбора. Дальнейшая разработка А.К. Рус-

тамовым этой важной в научно-прикладном отношении проблемы привела к формулированию целей и задач антропогенной зоогеографии (1970в, 1977в, 1980б) как нового научного направления.

Первые орнитогеографические исследования Анвер Кеюшевич провёл при изучении птиц Амударьи, выполняя кандидатскую диссертацию, часть которой была опубликована (1945а), а также при обработке сборов по авифауне Западного Копетдага (1945б). Затем было изучено распространение майны (*Acridotheres tristis*) в долине Амударьи (1946а), южная граница псаммофильной авифауны в Средней Азии (1946б, 1948в) и современная на тот момент орнитогеография Южного Устюрта и Восточного Присарыкамышья (1951б,в). Следует отметить, что картосхема расселения майны была использована Н.А. Бобринским (1890–1964) в его известном учебнике для ВУЗов «География животных» (Учпедгиз: 1951) как иллюстрация классического примера расселения животных. К вопросу дальнейшего распространения майны как модельного вида, А.К. Рустамов обращался и позже, в монографии по птицам Туркменистана (1958а). В ней же проведён орнитогеографический анализ в отношении всех рассмотренных семейств воробьиных. Были отдельные работы по зоогеографии и других видов птиц, например, лаггару (1957д).

Изучение сборов из Копетдага (1945г, 1946в) привело к выявлению «гирканского элемента» фауны и установлению орнитологических связей данного хребта с Гирканией, о чём учёный писал и позже (1959а, 1959б, 1961а). Интересно, что зоогеографические связи Туркменистана и Средней Азии с Малым Кавказом рассматривались им не только с орнитологической (1988д), но и с герпетологической точки зрения, о чём сказано ниже.

Герпетология. В герпетологии имя А.К. Рустамова появилось с конца 1950-х

гг., после публикации нескольких статей (1956г, 1957е, 1962в, 1962г). Но особенно известным оно стало после его доклада и краткой, но весьма содержательной публикации по герпетофауне Туркменистана и её зоогеографическим особенностям (1964б, 1966б). К тому времени Анвер Кеюшевич был уже опытным исследователем фауны Каракумов, зрелым и широко мыслящим зоологом и зоогеографом. Об этом свидетельствует следующий факт: ещё не погрузившись глубоко в герпетологические исследования, он провёл критический анализ и написал отрицательную рецензию (1963) на вышедшую в Ашхабаде в 1962 г. монографию О.П. Богданова (1925–2007) «Пресмыкающиеся Туркмении». Время доказало, что оценку А.К. Рустамов дал вполне объективную, показав при этом глубокое знание природы Туркменистана, понимание предмета исследования и методологии создания подобных сводок. После этого, во время Ленинградской герпетологической конференции в 1964 г., И.С. Даревский (1924–2009), один из ведущих герпетологов в СССР, при встрече с А.К. Рустамовым сказал, что благодаря именно этой рецензии он стал известен всем герпетологам, и посоветовал на то, что Анвер Кеюшевич не занялся изучением рептилий раньше.

А.К. Рустамов опубликовал более 40 работ по земноводным и пресмыкающимся, отражающих, в основном, анализ материалов по фауне и экологии, меньше по зоогеографии пресмыкающихся. Кроме хорошо известных двух определителей по земноводным и пресмыкающимся бывшего СССР (1971а, 1977а), он также выступил соавтором герпетологических обзоров по равнинному (1982г) и горному (1988в, 1994в, 2009) Туркменистану и Средней Азии в целом (1989а, 1990а). Часть его публикаций посвящена вопросам охраны рептилий (см. ниже в разделе «Охрана природы») Туркменистана и Средней Азии,

биологии их развития (2002г, 2005) и другим особенностям экологии (1967а, 1973а, 1976а, 1977б, 1981, 1985а, 2003а), распространения отдельных видов (1976в, 1990б) и даже находок новых. Так, например, получилось с чёрнопятнистой лягушкой (*Pelophylax nigromaculatus*), найденной в Каракумском канале (ныне Каракумдарья) за много тысяч километров от её исконных мест обитания (1972г). Как и в орнитогеографии, Анвер Кеюшевич изучал вопросы видового эндемизма, происхождения и связей герпетофауны Туркменистана с соседними регионами (1981а, 1981б), а также закономерностей её ландшафтного распределения и районирования (1985б, 1986а, 1990а).

Зоогеография. После первых орнитогеографических работ (1945а, 1945б), о которых упоминалось чуть выше, А.К. Рустамов не изменял зоогеографии, рассматривая с её позиций общие вопросы происхождения и развития фауны, изучая зоогеографическое районирование или распространение групп наземных позвоночных животных и отдельных таксонов. Мы уже писали о том, что учёный рассматривал птиц в качестве модели для объяснения общих биологических и экологических закономерностей. В полной мере это относится и к вопросам зоогеографическим. Не случайно, из всех 46 работ учёного по зоогеографии более половины посвящены общим вопросам, а остальная часть относится к орнитологии и герпетологии вместе взятым. На самом деле, таких исследований намного больше, но часть из них была нами учтена в других разделах, например, в орнитологических сводках (1954, 1954а, 1958а), где автор выступал не только как фаунист-орнитолог, но и как зоогеограф. Так, в книге по птицам Каракумов (1954а) раскрыт генезис и связи авифауны этой пустыни с другими частями аридного пояса Палеарктики и рассмотрены особенности ландшафтно-

го распределения видов, составляющих «ядро» авифауны, и остальных таксонов, обитающих в Каракумской пустыне.

В большинстве публикаций Анвера Кеюшевича по зоогеографии приводятся сведения по комплексному зоогеографическому анализу наземной фауны различных ландшафтов, в первую очередь пустынь Средней Азии (1959в, 1963в, 1966в, 1968а, 1968б, 1973а, 1992а). В свое время неожиданным было высказывание А.К. Рустамова (1960) о том, что для более полной зоогеографической характеристики фауны соответствующего региона или ландшафта в одинаковой мере ценны как доминантные, так и малочисленные и редкие виды. На основании анализа большого материала по описанию зоогеографических характеристик учёный сделал интересные обобщения (1957г, 1958д, 1962а, 1963а, 1963б, 1970а), в этих работах развиты и дополнены принципы зоогеографического анализа региональных фаун. Было дано расширенное понятие термина «фаунистический комплекс», который стал рассматриваться не как характерная фауна ландшафта и не группа связанных с ним примечательных в ареальном отношении видов, а как объединение всех гнездящихся видов данного ландшафта, независимо от абсолютной и относительной численности, размеров и характера их ареалов (1963б). При предложенном зоогеографическом подходе определялась необходимость в охране не только фауны, а природных комплексов в целом (1975б), находящихся под антропогенным прессом (1980б). В этом он всё более убеждался по мере разработки теоретических основ охраны природы как науки.

Охрана природы. Благодаря трудам и организаторским способностям А.К. Рустамова Туркменистан оказался активным участником научных и практических работ в области охраны природы, а сам Анвер Кеюшевич выступал здесь

как известный и авторитетный учёный, за плечами которого был огромный опыт в изучении природных экосистем. Ещё в 1963 г., будучи депутатом Парламента (ныне Меджлис) республики, А.К. Рустамов приложил немало усилий для подготовки и принятия первого Закона об охране природы Туркменистана. В 1960–1980 гг. подготовка любых природоохранных актов для директивных органов страны осуществлялась, как правило, при научной консультации Анвера Кеюшевича.

Из всего цикла публикаций (129) природоохранной направленности (рис. 4) значительная доля (39%) работ посвящена общим вопросам охраны природы, включая учебники и учебные пособия для ВУЗов сельскохозяйственного профиля (1977дг, 1985к, 1996, 1999). Большой вклад А.К. Рустамов внёс в изучение проблем рационального использования и охраны биологических ресурсов среднеазиатских пустынь (1970д, 1970е, 1972д, 1975г, 1978а, 1978б, 1981в, 1982б, 1988е). Есть статьи и по проблемам охотничьих ресурсов, было предложено провести научные исследования по регламентации работы охотничьих хозяйств: районы, сроки и нормы отстрела, биотехнические мероприятия (1970д). Ряд статей рассматривает сохранение природной среды в условиях усиления антропогенного воздействия на аридные земли (1969б, 1974б, 1974в, 1976г, 1980а, 1987а, 1991б). Определённая часть работ (16%) посвящена территориальной охране экосистем, в том числе и заповедным территориям (11%), как местам обитания редких и исчезающих видов (1969в, 1971б, 1972а, 1976д, 1978ж и др.). Остальные 62 работы рассматривают вопросы охраны фауны (1979а), причём 25 из них так или иначе связаны с вопросами сохранения генофонда угрожаемых видов (1982в, 1983а): млекопитающих (1980в, 1985д, 1986б, 1990г), птиц (1973в, 1977г, 1979а, 1984б, 1984в, 1985е,

1988б, 1989б, 1990д, 1990е, 1993а), пресмыкающихся (1974г, 1979в, 1981д, 1985ж), земноводных (1974г, 1985з.), рыб (1985и). Цикл статей (21%) отражает проблемы организации и принципы ведения Красных книг (1976е, 1978г, 1985в, 1985г, 1987б, 1988а,г). Одна из главных заслуг А.К. Рустамова в этой области — его научный и организационный вклад в разработку, создание и выпуск первой Красной книги Туркменистана в 1985 г. Его идеи и научные материалы были использованы и при написании последующих Красных книг Туркменистана, выпущенных в 1999 и 2011 гг. Первым обратил внимание Анвер Кеюшевич и на проблему сохранения биоразнообразия в Туркменистане, чему посвящена серия его важных теоретических и прикладных работ (1982в, 1983а, 1991а, 1991б, 1991в, 1991г, 1998, 2008).

В канун XIV Генеральной ассамблеи МСОП, которая, как указано выше, была организована в Ашхабаде благодаря стараниям А.К. Рустамова, а также А.Г. Банникова, их положению и авторитету в МСОП, вышел в свет большой сборник «Охрана природы Туркменистана». Анвер Кеюшевич выступил инициатором подготовки такого сборника и стал его редактором и автором больших разделов книги, посвященных животному миру, заповедникам и памятникам природы Туркменистана (1978д,ж,з). В книге были впервые собраны воедино и охарактеризованы все природные ресурсы страны и даны рекомендации по их комплексному и рациональному использованию и охране.

В своих трудах А.К. Рустамов особо подчёркивал важность международного сотрудничества и интеграции в деле охраны природы. Заключительным аккордом это звучит и в последних монографиях учёного (2007, 2011). Следует отметить, что с 1996 г. Туркменистан присоединился к международным Конвенциям о биологическом разнообразии, по борьбе с опусты-



Рис. 4. Представленность различных разделов охраны природы в трудах А.К. Рустамова.

Fig. 4. Different nature protection divisions' proportions at works of A.K. Rustamov.

ниванием, об изменении климата, Венской конвенции и Монреальскому протоколу по озоновому слою, Тегеранской конвенции по охране природной среды Каспийского моря. Выполнение обязательств по таким международным договорам с учётом экологической политики Туркменистана должно было сыграть свою роль в охране дикой природы. В целом, партнёрство между странами в сфере изучения и охраны биоразнообразия, особенно угрожаемых видов животных, приобретает всё большее распространение. Наглядным примером служит Программа «Ключевые орнитологические территории» в Туркменистане (2004–2009 гг.) и проект GIZ по проблемам управления охотой и охотничьими ресурсами Туркменистана (2014–2015 гг.). При работе над этими проектами были использованы идеи академика А.К. Рустамова, воплощенные в его трудах.

Идеи и представления А.К. Рустамова нашли отражение также в Стратегии и пла-

не действий по сохранению биоразнообразия Туркменистана и Национальном плане действий по охране окружающей среды (2002 г.), Законах Туркменистана «Об особо охраняемых природных территориях» (2012 г.), «О животном мире» (2013 г.) и «Об охране природы» (2014 г.). Готовится новый Закон об охоте и охотничьем хозяйстве, разрабатываются Планы управления сетью особо охраняемых природных территорий страны и Рамсарскими угодьями, а также Национальная стратегия Туркменистана по сохранению биоразнообразия до 2025 г. В основе этих идей лежит необходимость понимания функционирования природных экосистем, что является залогом для устойчивого развития общества в целом. Эти положения проходят красной нитью в трудах академика А.К. Рустамова, который в своих работах и программных выступлениях на международных форумах, в общественных организациях и правительственных кабинетах

тах Туркменистана неустанно подчёркивал целостность природных комплексов и разъяснял, что исчезновение ключевых видов и соответствующих компонентов биологического разнообразия повлечёт за собой утрату генофонда, трансформацию и деградацию экосистем и ландшафтов.

Для полноты картины отметим, что помимо работ по охране природы, зоогеографии, герпетологии и орнитологии, в списке А.К. Рустамова имеются статьи и заметки по млекопитающим (7), вопросам общей экологии (18), проблемам высшего образования (19) и истории зоологической науки (10), к которой можно отнести и персоналии учёных-биологов, в разное время изучавших природу Туркменистана и Средней Азии (30 публикаций). В его наследии есть также научно-популярные работы, поскольку учёный считал своим долгом писать для широкой аудитории: изданы 15 работ, в том числе на туркменском языке.

А.К. Рустамов написал 352 работы на русском языке, что закономерно, поскольку он печатался, в основном, в издательствах Москвы и Ашхабада, где государственным и научным языком был русский. Кроме того, есть публикации на английском (28), французском и немецком (по 2 статьи), на туркменском (14), азербайджанском (1) и даже литовском (2) языках.

Наследием учёного по праву считается его научная школа, его идеи, послужившие развитию соответствующих исследований и разработанные им совместно с учениками. Причём это относится не только к диссертациям, но и к исследованиям, выполненным в рамках тех или иных госбюджетных тем в академических институтах или заповедниках Туркменистана и Азербайджана, а также в Туркменском сельскохозяйственном институте или Туркменском государственном университете. Однако здесь мы коснёмся лишь диссертационных иссле-

дований, выполненных под руководством А.К. Рустамова⁵. Из 26 работ 17 — орнитологических, в 5 из них развиты идеи, которые были заложены ещё в исследованиях самого Анвера Кеюшевича по птицам Каракумов (см. выше). Здесь в первую очередь нужно указать на работы О.С. Сопыева (1965 и 1991, не защищена), а также М.Б. Амановой (1969, 1979) и А.Н. Пославского (1987). Ряд диссертационных исследований был посвящён изучению экологических особенностей отдельных групп или видов птиц (Ханмамедов, 1957; Мустафаев, 1959; Сухинин, 1962; Мустафаева, 1967), их охране, рациональному использованию и их роли в экосистемах (Атаев, 1982; Мустафаев, 1985; Караваяев, 1988; Козлов, 1988; Солоха, 1991). Три работы, несмотря на большие усилия со стороны руководителя, из-за резкого ослабления финансирования науки оказались, к сожалению, не защищёнными: по ночным миграциям птиц в Туркменистане (Шамурадов, 1995), пролёту, зимовке и численности водно-болотных птиц (Щербина, 2002) и оценке ресурсов позвоночных животных на Восточном Каспии (Васильев, 1998). По земноводным и пресмыкающимся были выполнены 5 диссертаций (Шаммаков, 1967, 1988; Атаева, 1981; Хабибуллоев, 1990; Атаев, 1993), в двух из которых подведён итог комплексного изучения герпетофауны всего Туркменистана — соответственно, равнинной (Шаммаков, 1988) и горной (Атаев, 1993) его частей. Три работы посвящены изучению млекопитающих (Щербина, 1962; Горбунов, 1987; Пенчуковская, 1991, не защищена). В одной из диссертаций воплощён давний замысел А.К. Рустамова по анализу исторического развития зоологической науки в Туркменистане (Атаева, 1989).

⁵ Библиографию диссертационных работ, выполненных под руководством А.К. Рустамова, см. [<http://zmmu.msu.ru/menzbir/publ/Memory%20of%20AK%20Rustamov.pdf>].

Наконец, не будучи официальным руководителем, Анвер Кеюшевич принимал большое участие в подготовке других диссертаций, например, по птицам Копетдага Ю.В. Мищенко, земноводным Азербайджана З.Д. Велиевой и даже жесткокрылым насекомым пустынь Палеарктики Х.И. Атамурадова. Не лишне отметить, что А.К. Рустамов отредактировал не одну диссертацию «чужих» аспирантов Туркменского СХИ по агроэкологии, агрономии, зоотехнии, ветеринарии.

В списке соавторов А.К. Рустамова насчитывается более 60 учёных (см. Приложение). При этом по одному разу в соавторах выступали 26 учёных, в ряде случаев было от 2–3 до 6–7 совместных статей, но больше всего работ написано с учениками — О.С. Сопыевым (20 работ), С.М. Шаммаковым (13) и Ч.А. Атаевым (10), а также с коллегами — Н.А. Гладковым (14), А.Г. Банниковым (15) и Г.П. Дементьевым (17).

В начале нашей статьи указано, что А.К. Рустамов является автором 400 печатных работ. Из всего списка им лично было написано 246 работ (61,5%) общим объёмом 2896 страниц. Остальные 154 (38,5%) создавались в соавторстве с коллегами или учениками и в сумме составляют 4597 страницы, из которых перу Анвера Кеюшевича, по приблизительной оценке, принадлежит 2022 (44%). Его личный суммарный объём, таким образом, равен 4918 страницам.

Первая печатная работа А.К. Рустамова появилась в 1940 г., последние продолжают выходить по сей день, хотя были написаны при жизни, до 2005 г., то есть всего в течение 65 лет. Если исключить период службы в армии, время экспедиций, командировок, общественные работы и мероприятия, лечение, отдых, то указанный период можно сократить до 58–60 лет, а это 21,2–21,9 тыс. дней жизни, в течение которых он занимался своей любимой наукой. В таком случае на каждый день в среднем приходится не более

1/4 страницы. Здесь можно вспомнить ещё о рукописных работах⁶, а также присовокупить «беллетристику» Анвера Кеюшевича, на которую уходило, как он сам сетовал, немало драгоценного времени. Однако он, как и любой другой человек, просто физически был не в состоянии писать каждый день, поэтому часть этих условных страниц переходила на другие дни.

Как бы там ни было, когда он выходил из кабинета с очередной статьёй или тезисами в руках, то обычно говорил: «День прожит не зря». В этой связи можно привести слова известного орнитолога Г.Н. Симкина (1935–2014), написавшего о А.К. Рустамове: «С точки зрения сухой логики у человека, совмещавшего работу на таких сложных административных должностях с целым рядом общественных нагрузок и обязанностей, не должно было оставаться ни времени, ни желания, ни сил для занятий наукой. Однако Анвер Кеюшевич сохранил верность науке. Причём, орнитологией он занимался более чем профессионально, как сейчас принято говорить, по всем мировым стандартам того времени, и, добавим, — со страстью и трепетом» (Симкин, 2005).

Вместо заключения

Подводя итог, можно кратко заключить, что среди результатов А.К. Рустамова в теоретической области выделяются: развитие представления о жизненной форме пустынного животного, описание сходных особенностей физиологических и этолого-экологических приспособлений пустынных видов на примере птиц и других систематических групп; развитие принципов зоогеографического анализа региональных фаун; расширение понятия «фаунистический ком-

⁶ А.К. Рустамовым, кроме прочего, написаны более 100 рецензий на различные сборники и монографии и 84 отзыва на кандидатские и докторские диссертации.

плекс» и включение в это понятие всех гнездящихся видов; оригинальное определение термина «антропогенный ландшафт»; формулирование направления дальнейшего развития антропогенной зоогеографии; описание региональных особенностей фауны птиц аридных ландшафтов, преобразованных в антропогенные. А.К. Рустамов первым указал на проблемы сохранения угрожаемых видов животных и, в целом, биоразнообразия в Туркменистане. Разработал первый Закон Туркменистана об охране природы и создал Красную книгу Туркменистана. Активно воплощал свои идеи и заветы своих учителей в природоохранную практику, в движение по защите природы.

Весь свой богатый опыт и знания Анвер Кеюшевич вложил в итоговую монографию «Животный мир Туркменистана и его охрана» (2011, обновлённая версия <http://zmmu.>

msu.ru/menzbir/publ/Turkmenistan_fauna.pdf). Этот труд представляет собой эколого-фаунистическую сводку по всем позвоночным животным страны и проблемам их охраны к началу XXI в. Книга содержит обобщающие и детальные сведения по истории изучения и особенностям среды обитания позвоночных, их составу, эколого-фаунистическим и зоогеографическим характеристикам, анализу их роли в экосистемах и жизни человека, биологическом разнообразии в целом и проблемам его сохранения, об охране ландшафтов и экосистем, включая заповедные территории.

Издание трудов А.К. Рустамова после его ухода из жизни продолжается: с 2005 г., то есть уже после смерти, опубликованы 28 его работ, включая две монографии общим объёмом 590 страниц, готовятся к печати ещё не изданные труды.

Литература¹

- Бабаев А.Г., Банников А.Г., Сопьев О.С. 1977. Анвер Кеюшевич Рустамов (к 60-летию со дня рождения) // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 5. С. 84–86.
- Галушин В.М., Дроздов Н.Н., Флинт В.Е. 2002. Анверу Кеюшевичу Рустамову — 85 лет // Вопросы орнитологии Туркменистана. М.: СОПР. С. 6–10.
- Гладков Н.А., Сопьев О.С. 1968. Анвер Кеюшевич Рустамов (к пятидесятилетию со дня рождения) // Орнитология. Вып. 9. С. 381–382.
- Даревский И.С., Ильичёв В.Д., Флинт В.Е. 1988. Анвер Кеюшевич Рустамов (к 70-летию со дня рождения) // Редкие и малоизученные животные Туркменистана. Ашхабад: Ылым. С. 228–236.
- Дементьев Г.П. 1970. Анвер Кеюшевич Рустамов (К пятидесятилетию со дня рождения) // Животный мир Туркмении (наземные позвоночные). Ашхабад: Ылым. С. 5–8.
- Ильичёв В.Д., Флинт В.Е. 1990. Краткий очерк о жизни и деятельности А.К. Рустамова // Анвер Кеюшевич Рустамов. Ашхабад: Ылым. С. 44–56.
- Ковшарь А.Ф. 2005. Анвер Кеюшевич Рустамов (1917–2005) // Selevinia. С. 201–202.
- Ковшарь А.Ф. 2012. Великий организатор // Память воскрешает. М.: МОО. С. 33–43.
- Курочкин Е.Н., Галушин В.М. 2003. Юбилей патриарха: Анверу Кеюшевичу Рустамову — 85 лет // Орнитология. Вып. 30. С. 224–225.
- Мустафаев Г.Т. 2005. Жизнь и творчество академика А.К. Рустамова // Выдающийся зоолог и деятель охраны природы Анвер Кеюшевич Рустамов (1917–2005). Баку: АОО. С. 45–51.
- Панов Е.Н., Томкович П.С., Иваницкий В.В., и др. 2005. Анвер Кеюшевич Рустамов (1917–2005) // Зоол. журн. Т. 84. № 7. С. 892–895.
- Попов В.А., Ильичёв В.Д., Сопьев О.С. 1979.

¹ Полную библиографию об А.К. Рустамове и его деятельности см. в книге «Память воскрешает». М.: МОО, 2012. 238 с. (С. 208–238). [<http://zmmu.msu.ru/menzbir/publ/Memory%20of%20AK%20Rustamov.pdf>].

- Крупный ученый и общественный деятель // (К60-летиюсо дня рождения А.К.Рустамова) // Охрана природы Туркменистана. Вып. 5. Ашхабад: Ылым. С. 3–9.
- Россоломо О.Л., Томкович П.С. 2005. Памяти Рустамова Анвера Кеюшевича (1917–2005) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 110. Вып. 5. С. 86–87.
- Рустамов А.К. 2002. Из воспоминаний... // Вопросы орнитологии Туркменистана. М.: СОПР. С. 24–35.
- Симкин Г.Н. 2003. Анвер Кеюшевич Рустамов // Орнитологи Казахстана и Средней Азии: XX век. Биобиблиографический справочник. Алматы. С. 93–95.
- Симкин Г.Н. 2005. Памяти Анвера Кеюшевича Рустамова // Орнитология. Вып. 32. С. 179–181.
- Симкин Г.Н., Калякин М.В. 2012. Последний патриарх среди учёных-зоологов XX века // Память воскрешает. М.: МОО. С. 25–31.
- Соколов В.Е., Ильичёв В.Д. 1990. Все силы — изучению и охране птиц. Анверу Кеюшевичу Рустамову — 70 лет // Современная орнитология. М.: Наука. С. 232–235.
- Яблоков А.В. 2003. Рустамов Анвер Кеюшевич (85 лет со дня рождения) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 108. Вып. 5. С. 99–100.
- Soryýew Ö., Ataýew K., Amanowa M. 2002. Tebigatçyalyk — aksakal terbiýeçi (Enwer Keyüşewiç Rüstamowyň dogulan gününüň 85 ýyllygumynasibetli) // Вопросы орнитологии Туркменистана. М.: СОПР. С. 11–15. [на туркм. яз.]

Приложение.

Труды А.К. Рустамова, изданные в 1940–2017 гг.

Год, ссылка*	Название, где издано, страницы	Соавторы
1940*	Целесообразность и системосообразность организмов. Тез. науч.-исслед. конф. Ашхабад. С. 6.	
1944*	В.Л. Комаров как биолог дарвинист: (к 75-летию со дня рождения). Изв. ТФАН СССР. № 1. С. 17–21.	
1944*	Краткий обзор зоологических исследований, проведенных в Туркмении за 20 лет. Изв. ТФАН СССР. № 2–3. С. 131–138.	
1944*	Животные ресурсы и зоологическая наука в Туркмении за годы Великой Отечественной Войны. Изв. ТФАН СССР. № 2–3. С. 163–171.	
1945а	К биологии кеклика (<i>Alectoris graeca</i> Meisner) в Туркмении. Изв. ТФАН СССР. № 1. С. 45–48.	
1945б	К зимней фауне Восточных Каракумов. Изв. ТФАН СССР. № 3–4. С. 142–146.	Г.П. Дементьев
1945в	Биоценологические группировки и географическое распространение птиц поймы Амударьи. Изв. ТФАН СССР. 1945. № 2. С. 65–72.	
1945	Европейская лесная «гирканская» фауна в Копетдаге. Изв. ТФАН СССР. 1945. № 3–4. С. 132–135.	
1946*	Новые сведения по распространению позвоночных в Туркмении. Природа. 1946. № 6. С. 82–83.	Г.П. Дементьев, Е.П. Спангенберг

* Годы, на которые нет ссылок в тексте, отмечены звездочкой, эти публикации помещены в Приложение для более полного представления и подсчёта общего числа и объёма работ.

Год, ссылка*	Название, где издано, страницы	Соавторы
1946а	Расселение майны в бассейне Амударьи Природа. № 2. С. 78–81.	
1946б	К вопросу о границах распространения пустынной фауны южного типа в Средней Азии. Изв. ТФАН СССР. № 3–4. С. 147–151.	Г.П. Дементьев
1946в	Материалы к распространению и систематике птиц Туркмении. Тр. АПИ им. М. Горького. Ашхабад. Вып. 1–2. С. 36–44.	
1947а	Очерк фауны позвоночных хребта Гяз-Гедык. ДАН СССР. Т. 56. № 1. С. 103–105.	Г.П. Дементьев, Е.П. Спангенберг
1947*	Darwinizmiň esaslary. Aşgabat. 98 s.	
1947*	Essai sur la Faune de la Chaîne Ghiaz-Ghedyk. Comptes Rendus (Doklady) de l'Academie des Sciences de l'URSS. Vol. 56. № 1. P. 103–105.	G.P. Dementiev, E.P. Spangenberg
1947*	Некоторые данные о фаунистических изменениях на Западном Узбое. ДАН СССР. Т. 55. № 9. С. 885–888.	
1947*	The Birds of Karabil. Ibis. Vol. 89. P. 615–623.	G.P. Dementiev, E.P. Spangenberg
1948*	Г.П. Дементьев как исследователь фауны Средней Азии: (к 50-летию со дня рождения). Охрана природы. Сб. науч. работ. М. № 5. С. 5–11.	
1948*	Новая форма кеклика с Усть-Урта. Там же. С. 106–108.	
1948*	Основные направления адаптации крыла вороновых птиц. ДАН СССР. Т. 60. № 6. С. 1089–1092.	
1948а	О современном облике фауны Сарыкамышской котловины. ДАН СССР. Т. 60. № 8. С. 1449–1451.	
1948б	Караванные пути в Каракумах как элемент культурного ландшафта. Тр. Центр. бюро кольцевания. М. Вып. 7. С. 68–73.	Е.С. Птушенко
1948в	К вопросу о южной границе распространения псаммофильной фауны в Каракумах. Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 53. Вып. 5. С. 85–91.	
1949а	Индийский балобан (<i>Falco jugger</i> Gray) в Туркменской ССР. Изв. ТФАН СССР. № 3. С. 79.	
1949*	К морфо-функциональному изучению оперения крыла птицы (о значении внутренних маховых перьев). Зоол. журн. Т. 28. Вып. 6. С. 553–560.	Н.А. Гладков
1949*	Особенности окраски хохлатых жаворонков Средней Азии и связь их с субстратом. Охрана природы. Сб. науч. работ. М. № 6. С. 80–91.	Е.С. Птушенко
1950*	О соколиной охоте в Каракумах. Изв. ТФАН СССР. № 4. С. 56–61.	
1950*	Птицы пустыни Каракум: автореф. дис. ... кандидата биол. наук. М. 15 с.	

Год, ссылка*	Название, где издано, страницы	Соавторы
1950а	Из результатов зимних зоологических работ в окрестностях колодца Чагыл (С-3 Туркменистан). Изв. ТФАН СССР. № 2. С. 41–47.	
1951а	Птицы Карабиля (Юго-Восточная Туркмения). Изв. АН ТССР. № 3. С. 52–58.	Г.П. Дементьев, Е.П. Спангенберг
1951б	Новые данные по зоогеографии и авифауне Южного Устюрта. Изв. АН Казах. ССР. Сер. Зоол. Вып. 10. С. 61–71.	
1951*	Очерки фауны трассы Главного Туркменского канала. Охрана природы. М. Вып. 13. С. 7–12.	Г.П. Дементьев
1951*	Основные черты современного состава и распределения авифауны трассы Главного Туркменского канала и источники заселения его птицами. Зоол. журн. Т. 30. Вып. 1. С. 24–34.	
1953*	Рец. на кн.: Птицы Туркменистана. Ашхабад: АН ТССР. 1952. Т. 1. 548 с. Зоол. журн. Т. 32. Вып. 5. С. 1035–1036.	
1953*	Памяти Михаила Константиновича Лаптева. Изв. АН ТССР. № 5. С. 91–93.	Г.П. Дементьев
1954*	Семейство вороновые. Птицы Советского Союза. М.: Советская наука. Т. 5. С. 13–104.	
1954*	Род рыжая славка. Птицы Советского Союза. М.: Советская наука. Т. 6. С. 388–394.	
1954*	Род вертлявая славка. Там же. С. 394–398.	
1954а	Птицы пустыни Кара-Кум. Ашхабад: АН ТССР. 342 с.	
1954б	Заметки о питании пустынной куропатки. Изв. АН ТССР. № 4. С. 56–60.	Ш.И. Коган
1955а	К вопросу о понятии «жизненная форма» в экологии животных. Тез. докл. проф.-преп. состава ТСХИ на науч. конф., посв. 30-летию ТССР. Ашхабад. С. 29–30.	
1955б	К вопросу о понятии «жизненная форма» в экологии животных. Зоол. журн. Т. 34. Вып. 4. С. 710–718.	
1955в	О зимнем размножении малой горлицы (<i>Streptopelia senegalensis ermanni</i> Bonap) в Ашхабаде. Изв. АН ТССР. № 6. С. 77–79.	
1955г	О размножении хищных птиц в Северо-Восточной Туркмении в 1951–1952 гг. Тез. докл. проф.-преп. сост. на III научн. конф. Ашхабад. С. 138–139.	
1955*	К вопросу о формировании зимней авифауны Туркмении. Там же. С. 140–141.	
1955д	О гнездовой фауне птиц и практическом значении наземных позвоночных животных Ташаузской области: (Северо-Восточный Туркменистан). Уч. зап. Туркм. гос. ун-та. Ашхабад. Вып. 4. С. 95–129.	
1955е	La faune a vienne des deserts de l'U.R.S.S. Acta XI Congr. Int. Orn. Birkhauser Verlag Basel. P. 510–515.	
1955ж	Материалы по фауне наземных позвоночных Юго-Восточной Туркмении. Тр. Туркм. с/х ин-та. Ашхабад. Т. 7. С. 125–185.	Г.П. Дементьев, Е.П. Спангенберг

Год, ссылка*	Название, где издано, страницы	Соавторы
1955*	Рец. на кн.: Птицы Советских Карпат. Киев. 1954. 331 с. Зоол. журн. Т. 34. Вып. 5. С. 1184–1186.	
1956а	О массовой гибели некоторых видов птиц и афганской полевки. Изв. АН ТССР. № 5. С. 86–88.	Н. Ишадов
1956б	О гнездящихся скворцах Юго-Восточной Туркмении. Тр. Туркм. с/х ин-та. Ашхабад. Т. 8. С. 319–322.	М. Караев
1956в	К изучению авифауны культурных ландшафтов Средней Азии. Тр. Туркм. с/х ин-та. Ашхабад. Т. 8. С. 279–291.	
1956г	К фауне амфибий и рептилий Юго-Восточной Туркмении. Там же. С. 293–306.	
1956*	Заметки о некоторых видах кошачьих (Felidae) Туркмении. Изв. АН ТССР. № 2. С. 75–78.	Г.П. Дементьев
1956*	О линьке турача. Зоол. журн. Т. 35. Вып. 8. С. 1262–1264.	
1957*	О кошачьих (Felidae) Бадхыза. Изв. АН ТССР. № 3. С. 119–121.	Е.И. Щербина
1957а	О колебании численности некоторых хищных птиц и их кормовой специализации. Тр. Туркм. с/х ин-та. Ашхабад. Т. 9. С. 427–433.	
1957б	Эколого-зоогеографические заметки о птицах, гнездящихся в фисташковых насаждениях Юго-Восточной Туркмении. Зоол. журн. Т. 36. Вып. 5. С. 742–751.	
1957в	Новые сведения по авифауне Южной Туркмении. Изв. АН ТССР. № 4. С. 70–76.	А.Н. Сухинин
1957г	Районирование и выделение ландшафтно-фаунистических комплексов в зоогеографическом анализе. Мат-лы к совещ. по вопр. зоогеогр. суши: Тез. докл. Львов. С. 119–121.	
1957д	О распространении сокола-лапгара (<i>Falco jugger</i> Gray) в Средней Азии. Зоол. журн. Т. 36. Вып. 6. С. 792–794.	Г.П. Дементьев
1957е	Заметка по распространению и экологии хорасанской агамы. Тр. Туркм. с/х ин-та. Ашхабад. Т. 9. С. 435–439.	
1958а	Птицы Туркменистана. Ашхабад: АН ТССР. Т. 2. 252 с.	
1958б	Гнездящиеся в Туркмении скворцы и их практическое значение. Уч. зап. МГУ. Вып. 197. С. 103–112.	
1958в	Численность и размножение сов, хищных птиц и лисицы в связи с численностью грызунов в Южной Туркмении. Зоол. журн. Т. 37. Вып. 6. С. 917–925.	А.Н. Сухинин, Е.И. Щербина
1958*	От редакции. Тр. Ин-та. зоол. и паразит. АН ТССР. Ашхабад. Т. 3. С. 3–4.	
1958г	Экологический анализ гнездовой жизни некоторых вороновых птиц. Там же. С. 119–140.	Г.Т. Мустафаев
1958д	Районирование и выделение ландшафтно-фаунистических комплексов в зоогеографическом анализе. Пробл. зоогеогр. суши. Львов. С. 229–233.	
1959*	Конференция по изучению периодических явлений в жизни птиц. Зоол. журн. Т. 38. Вып. 8. С. 1280.	

Год, ссылка*	Название, где издано, страницы	Соавторы
1959*	[О неотложных задачах комиссий по охране природы республиканских академий наук]. Тр. Всесоюз. совещ. по охране природы. Т. 1. Тбилиси: АН ГССР. С. 78–79.	
1959а 1959б	О фаунистических связях Копетдага с Гирканией. VII науч. конф. проф.-преп. состава ТГУ. Тез. докл. Ашхабад. С. 67. Тез. II Всесоюз. орнит. конф. М. Т. 3. С. 63.	
1959*	О гибели птиц от неблагоприятных погодных условий в Юго-Восточной Туркмении. Тез. II Всесоюз. орнит. конф. М. Т. 3. С. 64.	А.Н. Сухинин, Е.И. Щербина
1959в	Фаунистические материалы по наземным позвоночным Западных и Северо-Восточных Каракумов. Уч. зап. ТГУ им. А.М. Горького. Ашхабад. Вып. 9. Ч. 3. С. 101–147.	Е.С. Птушенко
1959г	Птицы Туркменистана. Ашхабад: Рукопись. Т.3. 200 с.	
1960	К оценке обилия и населения видов в зоогеографических характеристиках. Мат-лы II Всесоюз. зоогеог. конф. Алма-Ата. С. 109–110.	
1960*	В.И. Ленин и охрана природы. Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 2. С. 3–6.	
1961*	Вопросы советской науки: фауна Туркменской ССР, её состав, распределение, история, экология и практическое значение. Ашхабад. 11 с.	А.О. Ташлиев и др.
1961а	Об орнитологических связях Копетдага с Гирканией. Тр. ин-та зоол. АН Каз. ССР. Алма-Ата. Т. 15. С. 132–138.	
1962а	Некоторые вопросы зоогеографического изучения региональных фаун. Тез. III Всесоюз. орнит. конф. Львов. С. 166–167.	
1962б	Эколого-географический изоморфизм — основа формирования «жизненных форм» у животных. Тез. III Всес. орнит. конф. Львов. С. 167–169.	
1962в	Очерк земноводных Туркмении. Тр. Туркм. с/х ин-та. Ашхабад. Т. 11. С. 85–94.	
1962г	К фауне земноводных и пресмыкающихся Приатречья. Там же. С. 95–107.	А. Курбанов, О. Сопьев
1963*	Высшее сельскохозяйственное образование в Туркмении. Вестник сельскохозяйственной науки. № 8. С. 27–30.	
1963а	Фаунистический комплекс — единица орнитогеографического анализа. Тез. докл. Прибалтийской орнит. конф. Тарту. С. 174–175.	
1963б	Фаунистический комплекс — единица зоогеографического анализа. Тр. Туркм. с/х ин-та. Ашхабад. Т. 12. С. 41–45.	
1963*	История исследования фауны наземных позвоночных Туркмении (Ч.1). Там же. С. 46–59.	
1963г	Рецензия на кн.: Пресмыкающиеся Туркмении. Ашхабад: АН ТССР. 1962. 235 с. Зоол. журн. Т. 42. Вып. 2. С. 1427–1430.	
1963в	Некоторые очередные задачи зоогеографического изучения наземных животных пустынь Средней Азии. Зоогеография суши: Тез. III Всесоюз. совещ. по зоогеогр. суши. Ташкент. С. 262–263.	

Год, ссылка*	Название, где издано, страницы	Соавторы
1963*	За дальнейшее развитие дела охраны природы в Туркменистане. Охрана природы в Туркменистане. Ашхабад. Вып. 1. С. 5–43.	Е.А. Ключкин
1964а	Ещё раз о понятии «жизненная форма» в экологии животных. Пробл. орнитологии: Тр. III Всесоюз. конф. Львов. С. 18–29.	
1964б	Герпетофауна Туркмении, её состав, распределение и связи. Вопр. герпетол.: мат-лы Всесоюз. герпетол. конф. Л. С. 57–58.	
1964*	Фауна Туркменистана. Курс лекций для студентов-биологов Туркменского государственного университета. Ашхабад: (рукопись). 150 с.	
1964*	Туркменский сельскохозяйственный институт: к 40-летию образования Туркменской ССР и Компартии Туркменистана. Туркм. с/х институт. Ашхабад. Т. 13. С. 5–9.	
1965а	Длинноохлтый скворец — новый вид для фауны птиц СССР. Зоол. журн. Т. 44. Вып. 6. С. 940–941.	М. Караев, О. Сопьев, Л. Фрейберг
1965б	Основные проблемы изучения птиц культурных ландшафтов. Совр. пробл. орнит. Фрунзе. С. 111–156.	Н.А. Гладков
1966а	Орнитофауна и культурные ландшафты. Природа. № 4. С. 54–65.	Н.А. Гладков
1966*	Ornitofauna ir kulturiniai landsaftai. Musu galita. No. S. 16–19.	N.A. Gladkov
1966б	Краткий обзор герпетофауны Туркмении и её зоогеографические особенности. Позвоночные животные Средней Азии. Ташкент. С. 158–168.	
1966в	Зоогеографические особенности различных групп наземной фауны пустынь Средней Азии. Тез. докл. IV Всесоюз. зоогеогр. конф. Одесса. С. 233–234.	
1966*	Рец. на сб. Герпетология. Ташкент. 1965. 103 с. Узб. биол. журн. № 6. С. 68.	
1967а	Экология такырной круглоголовки (<i>Phrynocephalus helioscopus</i> Pallas) в Туркмении. Зоол. журн. Т. 46. Вып. 5. С. 741–748.	С. Шаммаков
1967*	Crows Family Corvidae. Birds of the Soviet Union (Ptitsy Sovetskogo Soyuz). Vol. 5. 1954. Translated from Russian Izrael Program for Scientific Translations. Ierusalem.	
1967*	Scrub robin Genus Erythropgyia Smith, 1836. Birds of the Soviet Union (Ptitsy Sovetskogo Soyuz). Vol. 6. 1954. Translated from Russian Izrael Program for Scientific Translations. Ierusalem.	
1967*	Streaked scrub warbler Genus Scotocerca Sundevall, 1872. Там же.	
1967*	Итоги и задачи исследования наземных позвоночных Средней Азии. Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. № 11. С. 7–12.	
1967*	В стуже и зное: Животное и ландшафт. М.: Мысль. 134 с.	Г.П. Дементьев, С.М. Успенский
1967*	Вопросы советской науки: биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира. Ашхабад. 18 с.	В.Е. Быховский и др.

Год, ссылка*	Название, где издано, страницы	Соавторы
1968*	Из редакционной почты: ядовитые змеи в опасности. Природа. № 7. С. 124.	
1968а	Зоогеографические особенности различных групп наземной фауны пустынь Средней Азии. Орнитология. Вып. 9. С.131–136.	
1968б	Зоогеография и освоение пустынь Средней Азии. Тез. докл. Всесоюз. науч. конф. по изуч. и освоен. пустынных территорий Средней Азии и Казахстана. Ашхабад. С. 5–6.	
1968в	Цена влаги. Природа. № 5. С. 56–61.	
1969*	Особенности «окультуривания» фауны в экстремальных условиях (тундра, пустыня). Синантропизация и доместикация животного населения. М. С. 61–62.	Н.А. Гладков
1969*	От редакции. Орнитология в СССР. Ашхабад: АН ТССР. Кн. 1. С.3–5.	
1969*	Памяти друга и учителя: (Георгий Петрович Дементьев, 1898–1969 гг.). Там же. С. 7–15.	Н.А. Гладков
1969*	Орнитология Средней Азии. Там же. С. 19–39.	
1969*	К изучению биологической продуктивности охотничьих угодий Туркмении. Тез. докл. и сообщ. на симпоз. Повышение продуктивности охот. хозяйства. М. С. 43.	Е.И. Щербина
1969а	Численность птиц гнездовой фауны хребта Кугитанг. Орнитология в СССР. Ашхабад: АН ТССР. Кн. 2. С. 543–546.	О. Сопыев, М. Караев
1969б	О некоторых экологических и зоогеографических аспектах освоения пустынь Средней Азии. Пробл. осв. пустынь. № 2. С. 9–14.	
1969в	Заповедник «Гасан-Кули». Заповедники Советского Союза. М. С. 418–422.	Г.П. Дементьев
1970*	Осуществление в республике идей В.И. Ленина об охране природы. Коммунист Туркменистана. № 1. С. 19–24.	
1970*	В.И. Ленин, тебигаты горамак барадакы таглыматынын республикамызда амала ашырылышы. Туркменистан Коммунисти. № 1. С. 19–25.	
1970*	В.И. Ленин и дело охраны природы в Туркменистане. Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 2. С. 29–34	
1970а	О некоторых вопросах региональной зоогеографии. Животный мир Туркмении (наземные позвоночные). Ашхабад: Блым. С. 16–23.	
1970б	Гибель птиц в Бадхызе (Юго-Восточная Туркмения) от неблагоприятных погодных условий. Там же. С. 58–73.	А.Н. Сухинин, Е.И. Щербина
1970в	Антропогенная зоогеография. V Межвуз. Всесоюз. зоогеогр. конф. («Влияние антропогенных факторов на формирование зоогеографических комплексов»). Казань. Ч. 1. С. 21–22.	В.А. Попов
1970г	Ornithogeography of cultural landscapes in Middle Asian Deserts. XV Congressus Internationalis Ornithologicus. Abstracts. Haag. P. 180.	
1970д	Охрана и рациональное использование растительного и животного мира пустынь. Пробл. осв. пустынь. № 2. С. 23–29.	Н.Т. Нечаева

Год, ссылка*	Название, где издано, страницы	Соавторы
1970е	Проблемы охраны животного мира в Средней Азии. Науч. основы охр. прир. и их преподавание в высшей и средней школе. Томск. С. 88–91.	
1971*	Сорок лет Туркменскому сельскохозяйственному институту им. М.И. Калинина. Туркм. с/х институт. Ашхабад. Т. 16. Вып. 3. С. 3–11.	
1971*	20000 энтузиастов. Бюлл. НТО СССР. № 6. С. 11–15.	
1971*	Распространение нематод-оксиурат у горных агам в Юго-Восточной Туркмении. Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 1. С. 59–63.	Г.С. Марков и др.
1971а	Земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Мысль. 303 с.	А.Г. Банников, И.С. Даревский
1971б	Репетекский заповедник. Природные заповедники СССР. М.: Знание. 32 с.	
1972а	Бадхызский заповедник. Природные заповедники СССР. М.: Знание. 32 с.	
1972б	О пролете малой мухоловки в Туркмении. Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 3. С. 90–91.	
1972в	Размещение пролетных птиц и формирование зимней авифауны в Туркмении. Трансконтинентальные связи перелетных птиц и их роль в распространении арбовирусов. Новосибирск. С. 101–103.	
1972г	Чернопятнистая лягушка в Каракумском канале. Природа. № 4. С. 123.	
1972*	Предисловие. Охрана природы в Туркменистане. Ашхабад. Вып. 3. С. 3–4.	
1972д	О состоянии охраны природы в Туркмении. Там же. С. 5–16.	Е.А. Ключошкин
1972*	Заметное событие в изучении живой природы Средней Азии: рец. на кн. Природа и животный мир Средней Азии. Ташкент: Укитувчи. 1969. Т.Т. 1–2. 324 с. Природа. № 9. С. 115–116.	
1973а	К экологии туркестанской и гималайской агам в Юго-Восточной Туркмении (Кугитанг). Вопр. герпет. Автореф. докл. III Всесоюз. герпет. конф. Л. С. 159–160.	О.С. Сопыев, Р.М. Пинясова
1973б	Животный мир пустынь. Основные задачи комплексного исследования территории Средней Азии и Казахстана. Ашхабад. С. 25–29.	Л.В. Арнольди и др.
1973в	Турач на грани уничтожения. Природа. № 7. С. 125–126.	
1973*	Охрана природы. Прогр. курса для высших сельскохоз. уч. заведений. М. 12 с.	А.Г. Банников
1973*	Тебигат — хазынам. Совет Туркменистанын аяллары. № 4. С. 16–17.	
1974*	Закономерно–совместная встречаемость сочленов в гельминтозе горных агам в Средней Азии. Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 1. С. 68–74.	Г.С. Марков и др.

Год, ссылка*	Название, где издано, страницы	Соавторы
1974*	Ареал. Туркмен Совет Энциклопедиясы. Ашхабад. Т. 1. С. 188.	
1974*	Биология. Там же. С. 355–356.	
1974*	Преображенная пустыня. Здоровье. № 3. С. 2–3.	
1974*	Поведенческие и экологические адаптации птиц пустынь Средней Азии. Мат. VI Всесоюз. орнит. конф. М. Ч. 2. С. 117–119.	О. Сопиев, М. Аманова
1974a	Behavioral and Ecological Adaptations of Birds in Middle Asia. 16 Intern. Ornithol. Congr. Abstracts. Canberra. P. 34–36.	O. Sopiev, M. Amanova
1974б	Воздействие человека на биогеоценозы и охрана природы. Изв. АН СССР. Сер. биол. наук. № 6. С. 3–9.	
1974в	Влияние антропогенных факторов на животный мир пустынь и некоторые вопросы его охраны. Охрана природы и рац. использ. диких животных. Сб. науч. тр. МВА им. К.И. Скрябина. М. Т. 72. С. 173–178.	
1974г	Вопросы охраны амфибий и рептилий. Там же. С. 164–172.	А.Г. Банников
1974д	Орнитология и охрана природы. Мат. VI Всесоюз. орнит. конф. М.: МГУ. Ч. 1. С. 7–10.	Н.А. Гладков
1975a	Миграции птиц в связи с антропогенным воздействием на аридные земли. Мат. Всесоюз. конф. по миграциям птиц. М. Ч. 1. С. 87–89.	
1975б	Зоогеографические аспекты охраны природы. Актуальные вопр. зоогеогр. VI Всесоюз. зоогеогр. конф.: Тез. докл. Кишинев. С. 55–57.	
1975в	Животные культурных ландшафтов. М.: Мысль. 220 с.	Н.А. Гладков
1975г	Wildlife Resources: Their Present and Potential Significance to the Economy of Arid Regions of Asia. Regional Meeting on Ecological Guidelines for the use of Natural Resources in the Middle East and South West Asia. Persepolis, Iran, 24–30 May. P. 1–7.	
1976*	Wildlife Resources: Their Present and Potential Significance to the Economy of Arid Regions of Asia. Ecological Guidelines for the use of Natural Resources in the Middle East and South West Asia, Persepolis, Iran, 24–30 May, 1975. Morges, Switzerland. P. 96–101.	A.G. Bannikov
1976*	Институт и сельскохозяйственное производство. Коммунист Туркменистана. № 1. С. 14–18.	
1976*	Институт ве оба хожалык онумчилиги. Туркменистан коммунисти. № 1. С. 14–19.	
1976*	Состояние и задачи охраны природы Туркменистана. Тез. докл. 1 науч. конф. по охране природы Туркменистана. Ашхабад. С. 5–15.	А.Г. Бабаев, Е.А. Ключкин
1976*	О редких, исчезающих видах животных и растений и учреждении «Красной книги Туркменской ССР». Там же. С. 15–17.	В.В. Никитин, Е.А. Ключкин

Год, ссылка*	Название, где издано, страницы	Соавторы
1976а	Новые данные по герпетофауне Туркменистана. Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 5. С. 47–53.	Ч. Атаев
1976б	Вода в пустыне как экологический и зоогеографический фактор. Теоретич. и прикладные аспекты охраны природы и охотоведения. Сб. науч. тр. МВА им. К.И. Скрябина. Т. 84. С. 40–44.	
1976в	Объем и распространение в Средней Азии вида сетчатая круглоголовка <i>Phrynocephalus reticulatus</i> Eichwald (Sauria, Agamidae). Теоретич. и прикл. аспекты охр. прир. и охотовед. Сб. науч. тр. МВА им. К.И. Скрябина. Т. 84. С. 113–119.	И.С. Даревский, С.М. Шаммаков
1976г	Охрана природы пустынь Средней Азии и Казахстана. Пробл. осв. пустынь. № 3–4. С. 29–34.	
1976д	Природные заповедники СССР: (Всесоюзный орнитологический Красноводский заповедник). М.: Знание. 48 с.	В.И. Васильев
1976е	Об учреждении «Красной книги Туркменской ССР». Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 1. С. 75–79.	Е.А. Клюшкин
1976*	В стуже и зное: Животное и ландшафт. 2-е изд., доп. и перераб. М.: Мысль. 143 с.	Г.П. Дементьев, С.М. Успенский
1976*	Рец. на кн. Птицы Казахстана. Алма-Ата: Наука. 1960–1976. Т.Т. 1–5. Вестник АН Каз. ССР. № 2. С. 78–79.	
1977*	Рец. на кн. Е.В. Козловой «Птицы зональных степей и пустынь Центральной Азии». Л.: Наука. 1975. 248 с. Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 4. С. 87–88.	
1977*	Николай Андреевич Иванов (1912–1976 гг.). Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 1. С. 89–90.	
1977*	Зоолог Е.Л. Шестопёров (1885–1940). Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 3. С. 12–15.	
1977*	Заповедник Вирунга в Экваториальной Африке. Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 2. С. 65–72.	
1977а	Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР: Уч. пос. для студ. биол. спец. пед. ин-тов. М.: Просвещение. 415 с.	А.Г. Банников, И.С. Даревский, В.Г. Ищенко, Н.Н. Щербак
1977б	Экология пятнистой круглоголовки (<i>Phrynocephalus maculatus</i>). Зоол. журн. Т. 56. Вып. 9. С. 1351–1356.	С. Шаммаков
1977в	Антропогенные изменения окружающей среды и птицы. VII Всесоюз. орнит. конф.: Тез. докл. Киев. Ч. 2. С. 169–170.	
1977г	Орнитология и охрана природы. Адаптивные особенности и эволюция птиц. М. С. 11–15.	
1977д	Охрана природы. М.: Колос. 207 с.	А.Г. Банников
1977*	Protection of Nature. Contents of the book «Protection of Nature». М. 4 p.	А.Г. Bannikov
1978*	Программа дисциплины «Охрана природы» для высш. с/х. уч. завед. М. 14 с.	А.Г. Банников

Год, ссылка*	Название, где издано, страницы	Соавторы
1978a	Сохраним животный мир пустыни. Охота и охотничье хоз-во. № 6. С. 2–4.	
1978б	Conservation of Deserts in the USSR. Some Probl. of Wildlife Conservation in the USSR. М. Р. 37–55.	
1978*	Rare Mammals and Birds in Turkmenistan and their Protection. Там же. Р. 98–103.	
1978*	Заповедники Туркменистана. М.: Колос. 5 с.	
1978*	Turkmenian Reservations. XIV General Assembly of the International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. September 25 – October 5. 15 p.	
1978*	Человек и дело охраны природы. Коммунист Туркменистана. № 12. С. 63–66.	
1978*	Адам ве тебигаты горамак меселелери. Туркменистан коммунисти. № 12. С. 63–67.	
1978*	Туркменистанда тебигаты горамак. Туркмен Совет Энциклопедиясы. Т. 8. С. 33–34.	А. Хакыев
1978*	Вступление. Природа Туркменистана. Ашхабад. С. 2–3.	
1978*	Предисловие. Охрана природы Туркменистана. Ашхабад: Туркменистан. Вып. 4. С. 5–8.	
1978*	Ленинское отношение к природе. Там же. С. 9–15.	
1978*	Животный мир, его охрана и рациональное использование. Там же. С. 94–110.	
1978в	Заповедники Туркменистана. Там же. С. 139–159.	
1978*	Примечательные ландшафты и памятники природы Туркменистана. Там же. С. 160–164.	Е.А. Ключкин
1978*	Вступление. Изв. АН ТССР. Сер биол. наук. № 4. С. 2.	
1978*	Международный Союз охраны природы и природных ресурсов: (К 30-летию МСОП). Там же. С. 3–7.	
1978г	О «Красной книге» Туркменской ССР. Там же. С. 8–10.	
1978*	Вступление. Пробл. осв. пустынь. № 4. С. 2.	
1978*	Охрана природы в Туркменистане и её перспективы. Пробл. осв. пустынь. № 4. С. 3–7.	А.Г. Бабаев, Е.А. Ключкин
1979a	Охрана фауны. Охрана природы Туркменистана. Вып. 5. С. 10–18.	
1979б	Редкие и исчезающие виды рептилий Туркменистана. Там же. С. 139–146.	С. Шаммаков
1979*	Вступление. Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 4. С. 3–4.	
1979в	Авифаунистика и охрана птиц. Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 5. С. 3–6.	
1979*	Nature Conservation Society of the Turkmenian SSR. 14 the Session of the General Assembly of JUCN and 14th UCN Technical Meeting. Ashgabat, USSR, 26 September — 5 October 1978, Proceedings. Morges. Switzerland. P. 148.	
1979*	Жизнь и деятельность Г.П. Дементьева. Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 4. С. 5–14.	

Год, ссылка*	Название, где издано, страницы	Соавторы
1979*	Выдающийся советский зоолог — Георгий Петрович Дементьев. Природа. № 12. С. 34–41.	А.Г. Банников, В.Д. Ильичёв
1979*	Д.Н. Кашкаров — основатель отечественной экологии животных. Экология. № 3. С. 102–105.	
1979*	XIV Генеральная ассамблея Международного союза охраны природы. Природа. № 5. С. 21–22.	
1979*	Всемирный форум по охране природы (Об итогах XIV Генеральной ассамблеи МСОП). Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 4. С. 94–96.	
1979*	Стратегические задачи охраны природы: Ассамблея в Ашхабаде. Вест. АН СССР. № 8. С. 84–89.	
1980а	Антропогенные изменения окружающей среды и птицы. Экология, география и охрана птиц. Л. С. 138–143.	
1980б	Зоогеография и антропогенное воздействие на ландшафты. VII Всесоюз. зоогеогр. конф.: Тез. докл. М. С. 222–224.	
1980в	Возродить гепарда в Закаспии. Природа. № 7. С. 46–49.	
1980*	Сёзбашы. В кн. Ключкин Е.А. «Иылбойы гунешли, гулли улке». Ашхабад. С. 3.	
1980*	Кузница сельскохозяйственных кадров. Сельское хоз-во Туркменистана. № 10. С. 3–13.	
1980*	Оба хожалык кадрларынын меканы. Туркменистан оба хожалыгы. № 10. С. 10–16.	
1980*	Предисловие. Туркменский ордена «Знак Почета» сельскохозяйственный институт им. М.И. Калинина. Ашхабад. С. 5–6.	
1980*	Кузница сельскохозяйственных кадров. Там же. С. 7–16.	
1980*	Задачи и перспективы института. Там же. С. 138–140.	
1980*	Кафедра охраны природы Туркменского сельскохозяйственного института им. М.И. Калинина. Образование в области окружающей среды.: Мат-лы 1 Всесоюз. конф. по образ. в обл. окруж. среды. М. С. 140–142.	
1981*	Туркменскому сельскохозяйственному институту им. М.И. Калинина — 50 лет. Вестник с/х науки. № 4. С. 139–141.	
1981*	От редактора. В кн. Шаммаков С. «Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана». Ашхабад: Ылым. С. 3–4.	
1981а	Опыт оценки степени видового эндемизма герпетофаун Ирана, Афганистана и Средней Азии. V Всесоюз. герп. конф. Вопр. герпетол. Л. С. 118–119.	
1981б	Зоогеографические связи герпетофауны Средней Азии и Кавказа. Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 86. Вып. 4. С. 31–36.	
1981в	Стратегические задачи охраны живой природы в Туркменистане. Тез. докл. II науч. конф. по охране природы Туркменской ССР. Ашхабад. С. 126–130.	
1981г	Reptiles in the Red Data Book of Turkmenistan. Summaries of the Lectures of the First Herpetological Conference of the Socialist Countries. Budapest. P. 38.	

Год, ссылка*	Название, где издано, страницы	Соавторы
1981*	Biotopic distribution and the numbers of reptile species in the flat lands of Turkmenistan. Там же. P. 39.	
1981д	Охрана редких и исчезающих видов герпетофауны Туркменистана и рациональное использование ядовитых змей. Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 4. С. 10–17.	В.М. Макеев
1981ж	Экология туркестанской агамы (<i>Agama lehmanni</i>) в горах Средней Азии. Зоол. журн. Т. 9. № 7. С. 1040–1045.	Ч. Атаев и др.
1981*	М.А. Мензбир о параллелизме. Вестник зоологии. № 2. С. 3–9.	
1981*	Зимовка птиц в Красноводском заповеднике. Охота и охотничье хоз-во. № 1. С. 20–22.	В.И. Васильев
1981*	Охрана природы — долг каждого. Коммунист Туркменистана. № 9. С. 59–60.	
1981*	Тебигаты горап сакламак — хер бир адамын боржы. Туркменистан Коммунисти. № 9. С. 59–61.	
1982*	Туркмения. Птицы СССР: История изучения. Гагары. Поганки. Трубноносые. М.: Наука. С. 128–134.	
1982*	Памяти Виктора Алексеевича Попова (1910–1980). Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 87. Вып. 2. С. 123–125.	
1982*	Курс «Охрана природы» в сельскохозяйственных институтах (на примере Туркменского сельскохозяйственного института). Пробл. природоохранного образов. и восп. М. С. 60–62.	
1982*	Охрана природы: Progr. курса для высш. с/х уч. завед. М. 15 с.	А.Г. Банников, А.А. Вакулин
1982*	Охрана редких видов животных в свете Закона СССР «Об охране и использовании животного мира». Развед. и создание новых популяций редких и ценных животных: Тез. докл. III Всес. совещ. Ашхабад. С. 3–6.	
1982а	Антропогенные изменения среды в аридной зоне СССР и птицы. XVIII Межд. орнитол. конгр.: Тез. докл. М. С. 30–31.	
1982б	Краткие итоги, состояние и задачи охраны природы в Туркменистане. Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 5. С. 16–23.	
1982в	Значение охраны исчезающих и редких видов фауны Туркменистана для сохранения их генофонда в СССР. Генетич. аспекты загрязнения окружающей среды: Матер. засед. секции генетич. аспектов пробл. «Человек и биосфера». Ашхабад. С. 9–10.	
1982г	On the herpetofauna of Turkmenistan. Vertebrata Hungarica. Т. 21. P. 215–226.	S. Shammakov
1982*	Turkmenian herpetofauna and problems of protection. Third Ordinary General Meeting of Societas. Herpetologica Europea. Abstracts. Prague. P. 102.	S. Shammakov, Ch. Atayev
1982*	Birds and Man-Made Environmental Changes in the Arid Zone of the USSR. XVIII Congressus International Ornithoiogicus. Abstracts of Symposia and Poster Presentations. М. 1982. P. 38–39.	

Год, ссылка*	Название, где издано, страницы	Соавторы
1982*	The Repetek Sandy Desert Reservation. XVIII Congressus Internationalis Ornithologicus. Itinery for Scientific Excursions. Luberci: VINITI. P. 11–15.	
1983*	Совещание по редким животным. Охота и охотничье хоз-во. № 7. С.21.	О. Сопыев, И. Кайдун
1983*	Наука Туркменистана — сельскохозяйственному производству. Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 1. С. 3–7.	
1983*	Вопросы охраны и использования ресурсов животного мира на I конференции АН СССР по изучению производительных сил Туркменской ССР. Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 5. С. 3–11.	
1983а	Туркменистан — ключевой регион в сохранении генофонда редких и исчезающих видов животных. Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 6. С. 3–11.	
1984а	Параллелизм и конвергенция в адаптациях птиц аридных экосистем. Орнитология. Вып. 19. С. 64–67.	Н.Н. Дроздов
1984б	Биология турача в СССР и стратегия его охраны. Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 5. С. 15–21.	
1984в	Турач. Природа. № 5. С. 63–65.	
1984*	Зоогеографические аспекты охраны редких видов животных. VIII Всесоюз. зоогеог. конф.: Тез. докл. М. С. 123–125.	
1984*	Сельскохозяйственные науки. Наука Советского Туркменистана за 60 лет (1924–1984 гг.). Ашхабад. С. 155–178.	В.Н. Фурсов и др.
1984*	Охрана природы. Там же. С. 189–198.	
1984*	Охрана природы. Туркменская Советская Социалистическая Республика. Ашхабад. С. 63–65.	
1984*	Туркменский ордена «Знак Почета» сельскохозяйственный институт им. М.И. Калинина (ТСХИ). Там же. С. 402–403.	Ч.Р. Рахмедов
1984*	Speige ir kaitroje. Vilnius: Vaga. 200 p.	G. Demenijevas, S. Uspenskis
1985*	Андрей Григорьевич Банников (К 70-летию со дня рождения). Охота и охотничье хоз-во. № 5. С. 12–13.	В.Е. Флинт
1985*	Владимир Евгеньевич Флинт (к 60-летию со дня рождения). Орнитология. Вып. 20. С. 203–207.	А.Г. Банников и др.
1985*	Овез Сопыев: (К 50-летию со дня рождения). Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 4. С. 77–78.	
1985*	От редактора. В кн. Ч. Атаев «Пресмыкающиеся гор Туркменистана». Ашхабад: Ылым. С. 3–4.	
1985*	Turkmenien. Handbuch der Vogel der Sowjetunion. B. 1. Erforschungsgeschichte. Gaviiformes. Podicipediformes. Procellariiformes. A. Ziemsen Verlag Wittenberg Lutherstadt. S. 106–111.	
1985а	К экологии туркменского зублефара (<i>Eublepharis turkmenicus</i> Darevsky, 1978). Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 1. С. 3–7.	Ч.А. Атаев, О.С. Сопыев, А.Н. Макаров

Год, ссылка*	Название, где издано, страницы	Соавторы
1985б	Герпетогеографическое районирование Средней Азии. Вопр. Герпетологии. VI Всесоюз. герпет. конф. Л. С. 181–182.	Н.Н. Щербак
1985в	От редакции. Красная книга Туркменской ССР. Ашхабад: Туркменистан. С. 5–10.	
1985г	Введение. Красная книга Туркменской ССР. Ашхабад: Туркменистан. С. 11–20.	
1985д	Млекопитающие. Там же. С. 21–104.	Ю.К. Горелов, Н.И. Ишадов, Е.И. Щербина
1985е	Птицы. Там же. С. 105–208.	
1985ж	Пресмыкающиеся. Там же. С. 209–270.	Ч.А. Атаев, С.М. Шаммаков
1985з	Земноводные. Там же. С. 271–275.	Ч.А. Атаев, С.М. Шаммаков
1985и	Рыбы. Там же. С. 277–293.	
1985к	Охрана природы. 2-е изд. М.: Агропромиздат. 287 с.	А.Г. Банников, А.А. Вакулин
1985л	Birds and Man-Made Environmental Changes in the Arid Zone of the USSR. Acta XVIII Congressus Internationalis Ornithologici. М.: Nauka. Vol. 2. P. 584–587.	
1986а	Герпетогеографическое районирование Средней Азии. Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 3. С. 13–20.	Н.Н. Щербак
1986б	О работе с «краснокнижными» видами птиц. Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование: Тез. докл. Л. Ч. 2. С. 206–207.	
1986в	Джейраны в Туркменистане: состояние популяций, расселение и разведение, меры охраны. Охрана и перспективы восстановления численности джейрана в СССР. М. С. 17–21.	Х.И. Атамурадов и др.
1986*	Отряд пеликанообразные или веслоногие. Жизнь животных. Т.6. Птицы. М.: Просвещение. С. 52–63.	Н.А. Гладков, Е.Н. Курочкин
1986*	Отряд фламингообразные. Там же. С. 77–80.	Н.А. Гладков
1986*	Отряд курообразные. Там же. С. 150–186.	А.В. Михеев, Р.Л. Потапов
1986*	Отряд журавлеобразные. Там же. С. 186–211.	Н.А. Гладков и др.
1986*	Подотряд куликовые. Там же. С. 216–245.	Н.А. Гладков, В.Е. Флинт
1986*	Отряд удообразные. Там же. С. 333–338.	Н.А. Гладков
1986*	Andrei Bannikov. IUCN Bulletin. Vol. 17. № 1–3. P. 41.	
1986*	Андрей Григорьевич Банников. Охота и охотничье хоз-во. № 2. С. 16–17.	Д.И. Бибиков и др.
1986*	Возродить борзую тазы в Туркменистане. Первое Всесоюз. совещ. по пробл. зоокультуры: Тез. докл. М. Ч. 1. С. 109–111.	Х.И. Атамурадов
1986*	Состояние и задачи охраны амфибий и рептилий в заповедниках Средней Азии и Казахстана. Географ. пробл. развития заповедного дела. Тез. докл. Всесоюз. науч. конф. Самарканд. С. 114–116.	Ч. Атаев, С. Шаммаков

Год, ссылка*	Название, где издано, страницы	Соавторы
1986*	Охрана природы и мир [о XVI Генеральной ассамблее МСОП]. Охота и охотничье хоз-во. № 12. С.3.	Ю. Язан, Л. Большова, А. Тимошенко
1987*	Турач. Птицы СССР: Курообразные. Журавлеобразные. Л.: Наука. С. 46–61.	
1987*	Пустынная куропатка. Там же. С. 61–70.	
1987*	Чудесный уголок нашей Родины. Охота и охот. Хоз-во. № 11. С. 18–20.	Х. Атамурадов
1987*	Some Conclusions and the Strategy of Development of Ecological at Agricultural Institutes. Abstracts of the Papers for the UNESCO-UNEP Intern. Congr. On Environm. Education and Training. М. Р. 57–58.	
1987*	Исследователь фауны Средней Азии: (К 60-летию со дня рождения профессора Н.Н. Щербак). Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 5. С. 122–123.	С. Шаммаков, Ч. Атаев
1987а	Экология и охрана пустыни. Пробл. осв. пустынь. № 5. С. 19–25.	
1987б	Неотложные задачи работы с Красной книгой Туркменской ССР. Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 4. С. 8–14.	
1988а	Проблемы охраны рептилий Туркменистана и работа с красными книгами. Редкие и малоизученные животные Туркменистана. Ашхабад: Ылым. С. 16–24.	В.М. Макеев, О.С. Сопьев, С.М. Шаммаков
1988б	Каспийский улар в Туркменистане: биология и методы разведения. Редкие и малоизученные животные Туркменистана. Ашхабад: Ылым. С. 24–38.	О.С. Сопьев и др.
1988в	Фауна и экология птиц и рептилий хребта Кугитанг. Редкие и малоизученные животные Туркменистана. Ашхабад: Ылым. С. 82–117.	О.С. Сопьев и др.
1988г	Состояние и проблемы охраны редких позвоночных Туркменистана, внесенных в Красную книгу СССР. Редкие и малоизученные животные Туркменистана. Ашхабад: Ылым. С. 7–16.	
1988д	Фауна птиц Нахичеванской АССР и ее среднеазиатские связи. Там же. С. 187–228.	
1988е	Блок — биологические ресурсы, их использование и охрана. Прогр. биосферных и экол. исслед. по Туркм. ССР на период до 2000 г. Ашхабад. С. 48–50.	
1988*	Блок — экологическое образование. Там же. С. 51–52.	
1988*	Сельхозвузам — курс экологии. Совершенствование экол. образов. студентов. Ашхабад. С. 4–5.	
1989а	Герпетология Средней Азии. Вопр. герпетологии. Киев: Наукова Думка. С. 215–216.	Н.Н. Щербак
1989б	Редкие виды птиц в горах Туркменистана. Экологич. аспекты изуч., практич. использ. и охраны птиц в горных экосистемах. Фрунзе. С. 84–85.	
1990*	Охрана окружающей среды и рациональное использование природных ресурсов. Прогр. курса для высш. с/х уч. завед. М. 18 с.	А.Г. Банников, А.А. Вакулин

Год, ссылка*	Название, где издано, страницы	Соавторы
1990*	О герпетологическом разнообразии генофонда Средней Азии. Пробл. изуч. и сохр. биол. разнообразия. Фрунзе: Илим. С. 116–117.	
1990*	Предисловие. Охрана природы Туркменистана. Вып. 7. Ашхабад: ТуркменНИТИ, С. 2.	
1990*	Предисловие. Охрана природы Туркменистана. Вып. 8. Ашхабад: ТуркменНИТИ. С. 2.	
1990*	Люди и животные в пустыне. Наука в СССР. № 1. С. 78–84.	
1990*	Д.Н. Кашкаров о применимости принципа Ле Шателье в биологии. Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 5. С. 3–7.	
1990а	Герпетология Средней Азии (краткий обзор). Повышение эффективности сельскохозяйственного производства. Т. 34. Ашхабад: Ылым. С. 161–188.	Н.Н. Щербак
1990б	Распространение и экология полосатого и персидского псевдоциклофисов в Туркменистане. Экол. аспекты охраны и рац. использ. диких животных. Сб. Моск. вет. акад. М. С. 29–35.	Ч. Атаев
1990в	Состояние и задачи охраны редких и исчезающих позвоночных в заповедниках Туркменистана. Заповедники СССР — их настоящее и будущее. Ч. 3. Зоолог. исслед. Новгород. С. 304–306.	
1990г	Джейран. Ашхабад: Туркменистан. 8 с.	Х.И. Атамурадов, О.С. Сопьев, О.Р. Курбанов
1990д	Vom Aussterbenbedroht: Der Mittelasiatische Wustensperling. Der Falke. Н. 1. S. 12–15.	О. Sopiєv
1990е	Редкие и малоизученные птицы Средней Азии. Мат-лы III Респ. орнит. конф. Ташкент: Фан. С. 3–7.	
1991а	О сохранении биологического разнообразия. Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 3. С. 3–8.	
1991б	О некоторых вопросах сохранения биологического разнообразия в условиях антропогенно трансформированной пустыни. Пробл. освоения пустынь. № 3–4. С. 31–38.	
1991в	Биологическое разнообразие: носители, уровни, проблемы сохранения. Зоологич. исслед. в Туркменистане. Тез. докл. науч. конф. сотр. ин-та зоол. АН ТССР. Ашхабад: Ылым. С. 3–4.	
1991г	К вопросу изучения и сохранения биологического разнообразия. Мат-лы 10-й Всесоюз. орнит. конф. Ч. 1. Минск: Наука і тэхніка. С. 9–10.	
1991*	Орнитогеографическое районирование Средней Азии. Там же. С. 138–139.	
1991*	В.Д. Ильичёву — Почетное избрание. Информ. бюлл. ВОО. № 7.	В.М. Галушин
1992*	Herpetological Variety of the Middle Asia. First Asian Herpet. Meet. Naangshan, China.	

Год, ссылка*	Название, где издано, страницы	Соавторы
1992*	Еллер хем роваятлар меканында. Ашхабад: Туркменистан РНЧБ. 51 с.	Х.И. Атамырадов
1992*	Предисловие. Природа Бадхыза (Охрана природы Туркменистана. Вып. 9). Ашхабад: РИПО Туркменистан. С. 3–4.	
1992а	Животный мир Каракумов. Пустыня Каракум и пустыня Тар. Ашхабад: Ылым. С. 146–156.	
1993*	Чолун жанлы хазынасы. Ашхабад: Туркменистан. 71 с.	Т. Токгаев
1993*	Хозяйственное использование ресурсов животного мира — дополнительный резерв в укреплении экономики Туркменистана. Мат.-лы респ. науч.-теорет. конф. Новая аграрная политика президента С.А. Ниязова и перспект. развит. сельскогохоз. производ. Туркменистана. Ашхабад. С. 75–77.	О. Сопыев
1993*	Экологическое образование студентов и пути его совершенствования в Туркменском СХИ. Пробл. совершенст. высшего образования в Туркменистане. Ашхабад. С. 48–49.	О.С. Сопыев, К.М. Мукумов
1993*	Малая горлица — <i>Streptopelia senegalensis</i> (Linnaeus, 1766). Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные. Голубеобразные. Кукушкообразные. Сивообразные. М.: Наука. С. 163–181.	
1993а	About the Black Stork in Turkmenistan. 1st Intern. Black Stork Conservation and Ecology Sympos. Jurmala, Latvia. P. 73.	
1994а	Vertebrates in the Red Date Book of Turkmenistan. Biogeography and Ecology of Turkmenistan. Kluwer Academic Publishers. P. 205–230.	O. Sopyev
1994б	Ecology of birds in the Karakum Desert. Biogeography and Ecology of Turkmenistan. Kluwer Academic Publishers. P. 247–264.	
1994в	Reptiles of Kopetdag. Biogeography and Ecology of Turkmenistan. Kluwer Academic Publishers. P. 329–350.	Ch. Atayev, S. Shammakov
1995	К экологии каспийского улара (<i>Tetraogallus caspius</i> Gm. 1784) в Копетдаге. Тр. ЗИН РАН. Т. 252. С. 123–138.	О.С. Сопыев, А.В. Солоха
1995*	Редкие и исчезающие наземные позвоночные животные Туркменистана [Школьная карта]. Ашхабад: Туркменгеодезия.	Т. Токгаев и др.
1996*	Агробизнес, рынок и экология. Аграрная наука и образование — прогрессу сельскохозяйственных реформ Туркменбаши и укреплению независимости Туркменистана. Ашхабад: Рух. С. 91–101.	О. Сопыев
1996	Основы экологии и охраны окружающей среды. Уч. для сельхозвузов. 3-е изд. М.: Колос. 302 с.	А.Г. Банников, А.А. Вакулин
1998	Принцип Ле Шателье в приложении к сохранению биологического разнообразия. Вопр. эколог. и охраны позв. животных. Вып. 2. Киев-Львов. С. 44–48.	
1998*	Выдающийся зоолог и деятель охраны природы Георгий Петрович Дементьев (к 100-летию со дня рождения). Serinus, Орнит. альманах. Вып. 1. Киев: УАМБН. С. 4–8.	

Год, ссылка*	Название, где издано, страницы	Соавторы
1998*	Георгий Петрович Дементьев (1898–1969). Современная орнитология 1998. М.: Наука. С. 7–14.	В.Д. Ильичёв, Е.Н. Курочкин
1999*	Георгий Петрович Дементьев, 1898–1969. Московские орнитологи. М.: МГУ. С. 117–136.	В.Д. Ильичёв, Е.Н. Курочкин
1999	Основы экологии и охраны окружающей среды. Уч. для сельхозвузов. 4-е изд. М.: Колос. 302 с.	А.Г. Банников, А.А. Вакулин
1999*	Мраморный чирок. Красная книга Туркменистана. Т. 1. Ашхабад: Туркменистан. С. 220–221.	
1999*	Лаггар. Там же. С. 244–245.	
1999*	Турач. Там же. С. 254–255.	
1999*	Белый журавль, или стерх. Там же. С. 256–257.	
1999*	Бегунок. Там же. С. 274–275.	
1999*	Чешуйчатый дятел. Там же. С. 278–279.	
2001*	Антропогенная зоогеография. Актуал. пробл. изуч. и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат-лы межд. конф. (XI Орнит. конф.). Казань. С. 21–22.	
2001*	Фенология пролета малой мухоловки в предгорьях Копетдага. Там же. С. 540.	Э.А. Рустамов
2001*	Qara Teyfur oglu Mustafayev elmdə dirilibdir. Qara Teyfur oglu Mustafayev — 70. Bibliografiya. Bakı. S. 86–88.	
2001*	Поднялся ветер... Академик Владимир Евгеньевич Соколов, жизнь и научная деятельность в очерках и воспоминаниях. М.: Наука. С. 98–99.	
2002*	Памяти Андрея Григорьевича Банникова (1915–1985). Герпетологический вестник. Вып. 3. Львов: УАМБН.	
2002а	О поведенческих и экологических адаптациях птиц песчаных пустынь Центральной Азии. Вопр. орнит. Туркменистана. М.: СОПР. С. 36–42.	О.С. Сопыев, М.Б. Аманова
2002б	Еще раз о пролете малой мухоловки (<i>Muscicapa parva parva</i>) в Туркменистане. Там же. С.68–76.	Э.А. Рустамов
2002в	Заметки о фауне птиц Бадхыза и Карабиля. Экология и охрана птиц Центральной Азии. Киев–Москва. С. 96–106.	О.С. Сопыев
2002г	Амфибии и рептилии Средней Азии: биология размножения. Ашхабад: (рукопись). 200 с.	Ч.А. Атаев
2003а	О величине популяции <i>Laudakia caucasius</i> (Eichwald, 1831) (<i>Sauria</i> , <i>Agamidae</i>) и ее динамике в предгорьях Копетдага. Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 108. Вып. 5. С. 75–77.	Ч.А. Атаев
2003*	О составе и распределении териофауны Туркменистана. Сб. посвящ. памяти К.А. Татарина. Львов: УАМБН.	Э.А. Рустамов
2003*	Экспедиция на Устюрт в 1970 г. Казахский орнитол. бюлл. Алматы: Тетис. С. 221–222.	
2003*	Кашкаров Даниил Николаевич (1878–1941). Орнитологи Казахстана и Средней Азии: XX век. Биобиблиографический справочник. Алматы. С. 32–36.	А.Ф. Ковшарь

Год, ссылка*	Название, где издано, страницы	Соавторы
2003*	Шестопёров Евгений Львович (1885–1940). Там же. С. 48–50.	
2003*	Билькевич Станислав Иосифович (1864–1938). Там же. С. 53.	
2003*	Лаптев Михаил Константинович (1885–1948). Там же. С. 55–56.	
2003*	Дементьев Георгий Петрович (1898–1969). Там же. С. 83–87.	А.Ф. Ковшарь
2004*	Владислав Иванович Васильев (1938–2004). Зоол. журн. Т. 83. №7. С. 891–893.	Э.А. Рустамов, Е.Н. Панов, М.Е. Гаузер
2005*	Сизоворонка <i>Coracias garrulus</i> Linnaeus, 1758. Птицы России и сопредельных регионов: Совообразные. Козодоеобразные. Стрижеобразные. Ракшеобразные. Удодообразные. Дятлообразные. М.: Тни КМК. С. 182–193.	
2005*	Зелёная щурка <i>Merops persicus</i> Pallas, 1773. Там же. С. 258–267.	
2005*	Удод <i>Upupa epops</i> Linnaeus, 1758. Там же. С. 269–280.	
2005*	О репродуктивных особенностях пресмыкающихся (Reptilia) Центральной Азии. Selevinia. С. 135–142.	Ч.А. Атаев
2007*	От редакторов. Птицы Средней Азии. Т. 1. Алматы. С. 11–15.	А.Ф. Ковшарь
2007*	Об изученности авифауны Средней Азии. Там же. С. 16–23.	
2007*	Краткий физико-географический очерк. Там же. С. 24–28.	
2007*	Каспийский улар — <i>Tetraogallus caspius</i> Gmelin, 1784. Там же. С. 287–291.	О.С. Сопыев, А.В. Солоха
2007*	Гималайский улар — <i>Tetraogallus himalayensis</i> Gray, 1842. Там же. С. 291–295.	А.В. Солоха
2007*	Тибетский улар — <i>Tetraogallus tibetanus</i> Gould, 1853. Там же. С. 295–297.	А.В. Солоха
2007*	Кеклик — <i>Alectoris chukar</i> (J.E. Gray, 1830). Там же. С. 297–304.	
2007*	Пустынная куропатка — <i>Ammoperdix griseogularis</i> Brandt, 1843. Там же. С. 304–308.	
2007*	Турач — <i>Francolinus francolinus</i> Linnaeus, 1766. Там же. С. 308–314.	
2007*	Перепел — <i>Coturnix coturnix</i> (Linnaeus, 1758). Там же. С. 322–327.	
2007*	Отряд Совообразные — Strigiformes. Там же. С. 421–467.	О.В. Митропольский
2007*	Отряд Ракшеобразные — Coraciiformes. Там же. С. 494–516.	
2007*	Отряд Удодообразные — Upupiformes. Там же. С. 517–522.	
2007	Biodiversity Conservation in Central Asia: on the example of Turkmenistan. Tokyo: NEF. 273 p.	Е.А. Rustamov
2008	Сохранение биоразнообразия как комплексная задача. Природа Туркменистана в эпоху возрождения и новых преобразований. Тез. докл. Научно-практ. конф., посв. 40-летию ООП Туркменистана и 30-летию вступления его в МСОП. Ашхабад: Ылым. С. 252–254.	
2008*	Игорь Александрович Долгушин, каким я его помню... Игорь Александрович Долгушин (1908–1966). Алматы. С. 63–65.	
2008*	Исследования герпетофауны Койтендага и прилегающих территорий. Пробл. осв. пустынь. № 1. С. 37–40.	М.Р. Хабибуллоев

Год, ссылка*	Название, где издано, страницы	Соавторы
2009	Еще раз об изученности герпетофауны Койтендага (Кугитанг). <i>Selevinia</i> . С. 93–98.	М.Р. Хабибуллоев
2011	Животный мир Туркменистана и его охрана (на примере фауны позвоночных животных). Ашхабад: Ылым. 298 с.	
2011*	<i>Ptyas mucosus</i> (Linnaeus, 1758). Красная книга Туркменистана. 3-е изд. Т. 2. Ашхабад: Ылым. С. 198–199.	С.М. Шаммаков
2011*	<i>Anas angustirostris</i> Menetries, 1832. Там же. С. 226–227.	Э.А. Рустамов
2011*	<i>Tetragallus caspius</i> Gmelin, 1784. Там же. С. 264–265.	О.С. Сопыев
2011*	<i>Francolinus francolinus</i> Linnaeus, 1766. Там же. С. 266–267.	О.С. Сопыев
2011*	<i>Cursorius cursor</i> Latham, 1787. Там же. С. 282–283.	М.Б. Аманова
2017*	О Зарудновском периоде в изучении фауны позвоночных Туркменистана. Пространственно-временная динамика биоты и экосистем Арало-Каспийского бассейна. Мат-лы II Межд. конф., посв. памяти выдающегося натуралиста и путешественника Николая Алексеевича Зарудного. Оренбург: ИПК «Университет». С. 80–90.	Э.А. Рустамов