

СБОРНИК ТРУДОВ ЗООЛОГИЧЕСКОГО МУЗЕЯ МГУ
[SBORNIK TRUDOV ZOOLOGICHESKOGO MUZEYA MGU]
том XLIX

ARCHIVES OF THE ZOOLOGICAL MUSEUM
OF MOSCOW STATE UNIVERSITY
vol. XLIX

Главный редактор: **О. Л. Россоломо**
Editor-in-Chief: **O. L. Rossolimo**

Редакторы тома: **И. Я. Павлинов, М. В. Калякин**
Editors of this volume: **I. Ya. Pavlinov, M. V. Kalyakin**

Зоологические исследования. — Москва: Изд-во МГУ. 2008. 448 с.
Zoological Researches. — Moscow: Moscow Univ. Publ. 2008. 448 p.

Сборник посвящён 80-летию О.Л. Россоломо — директора Зоологического музея МГУ. Включает статьи по истории российской зоологии, фауне и систематике некоторых родов двукрылых и чешуекрылых насекомых Старого Света, птиц бассейна Анадыря, рукокрылых и некоторых грызунов Евразии. Представлены статьи по эволюции кожных желез наземных позвоночных, по теоретическим основаниям изучения морфологического разнообразия, по разнообразию строения нижней челюсти соневых, морфометрии ряда видов хищных и непарнокопытных млекопитающих.

Рассчитан на специалистов в соответствующих областях зоологии.

The volume is dedicated to the 80 anniversary of Olga L. Rossolimo, director of Zoological Museum of Moscow University. Includes papers on the history of Russian zoology, on taxonomy and fauna of several dipteran and lepidopteran insect genera of Old World, birds of Anadyr River basin, bats and several rodent taxa of Eurasia. Included are papers on the evolution of tetrapod skin glands, theoretical foundations of analysis of morphological disparity, diversity of mandibular morphology in the dormice family, on morphometry of several carnivore and perissodactyle mammal species.

For specialists in respective research fields of zoology.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	7
-------------------	---

История зоологии

Г.Ю. Любарский. К истории развития идей в описательной зоологии (московская зоологическая школа)	11
---	----

Фаунистика и систематика

А.И. Шаталкин. Восточнопалеарктические и ориентальные виды мух рода <i>Psila</i> Meigen (Psilidae)	48
А.В. Свиридов. Каталог орденских лент (Lepidoptera, Erebidae, <i>Catocala</i>) Палеарктики	70
П.С. Томкович. Птицы верхнего течения реки Анадырь (Чукотка)	101
В.Ю. Архипов, Е.А. Коблик, Я.А. Редькин, Ф.А. Кондрашов. Птицы окрестностей озера Красное (Южная Чукотка)	159
А.А. Поздняков. Строение твёрдого нёба полёвочьих (Rodentia: Arvicolinae) с замечаниями по систематике и номенклатуре	184
И.А. Васильева, А.Г. Васильев, В.Н. Большаков. Морфологическая дивергенция скальных полёвок подрода <i>Aschizomys</i> (Rodentia, Cricetidae)	210
Д.А. Васеньков, А.А. Томиленко, М.А. Потапов. Находки рукокрылых (Chiroptera, Mammalia) на Салаирском кряже	256
Е.В. Оболенская. Особенности распространения сибирского бурундука (<i>Tamias sibiricus</i> Laxmann, 1769)	265

Морфология и морфометрия

О.Ф. Чернова. Железы наружных покровов хордовых в аспекте морфобиологической теории эволюции А.Н. Северцова	279
И.Я. Павлинов. Морфологическое разнообразие: общие представ- ления и основные характеристики	343
Е.Г. Потапова, О.Л. Россолимо. Морфологическое разнообразие нижней челюсти в семействе соневых (Gliridae, Rodentia)	389
О.Г. Нанова. Анализ изменчивости щёчных зубов трёх видов псовых (Mammalia: Canidae) методами стандартной и геометричес- кой морфометрии	413
Н.Н. Спасская, И.Я. Павлинов. Сравнительная краниометрия «шатиловского тарпана» (<i>Equus gmelini</i> Antonius, 1912): проблема видоспецифичности	428

CONTENTS

Introduction	7
---------------------------	---

History of Zoology

G.Yu. Lyubarsky. To the history of development of ideas in the descriptive zoology (Moscow zoological school)	11
--	----

Fauna and Taxonomy

A.I. Shatalkin. East Palaearctic and Oriental flies of the genus <i>Psila</i> Meigen (Psilidae)	48
A.V. Sviridov. A catalogue of the Underwing Moths (Lepidoptera, Erebidae, <i>Catocala</i>) of the Palearctic	70
P.S. Tomkovich. Birds of the upper Anadyr River (Chukotka Autonomous Area)	101
V.Yu. Arkhipov, E.A. Koblik, Ya.A. Red'kin, F.A. Kondrashov. Birds of the Krasnoye Lake area (South Chukotka)	159
A. A. Pozdnyakov. The bony palate morphology in Arvicolinae (Rodentia: Cricetidae), with comments on taxonomy and nomenclature	184
I.A. Vasilyeva, A.G. Vasilyev, V.N. Bolshakov. Morphological divergence among rock voles of the subgenus <i>Aschizomys</i> (Rodentia, Cricetidae)	210
D.A. Vasenkov, A.A. Tomilenko, M.A. Potapov. Records of bats (Chiroptera, Mammalia) from the Salair Ridge (Southern Siberia)	256
E.V. Obolenskaya. Distribution patterns of the Siberian chipmunk, <i>Tamias sibiricus</i> Laxmann, 1769	265

Morphology and Morphometry

O.F. Chernova. Integumentary glands of Chordata according to A.N. Severtsov's morphobiological theory of evolution	279
I.Ya. Pavlinov. Morphological disparity: general conceptions and basic characteristics	343
E.G. Potapova, O.L. Rossolimo. Morphological diversity of mandible in the dormice family (Gliridae, Rodentia)	389
O.G. Nanova. Analysis of variation of the cheek teeth in three canid species (Mammalia: Canidae) by means of standard and geometric morphometrics	413
N.N. Spasskya, I.Ya. Pavlinov. Comparative craniometry of "Shatilov's tarpan" (<i>Equus gmelini</i> Antonius, 1912): a problem of species status	428

ПРЕДИСЛОВИЕ

Важным поводом для появления настоящего Сборника трудов Зоологического музея МГУ стало 80-летие его директора — Ольги Леонидовны Россоломо, возглавляющей музей вот уже без малого 40 лет.

История Зоологического музея ведёт свой отсчёт с 1791 г., когда собрание разнообразных диких животных, пожертвованное в Императорский университет выдающимися российскими меценатами братьями Никитой и Прокофием Демидовыми, получило официальный титул Кабинета (Музеума) натуральной истории. За более чем двухсотлетний период музеем руководили более десятка директоров, каждый из которых вносил что-то своё в стиль и характер деятельности этого не вполне рядового учреждения. Самыми продолжительными были периоды директорства Г.И. Фишера фон Вальдгейма (1771–1853, директор музея в 1804–1832 гг.) и А.П. Богданова (1834–1896, директор музея с 1863 г.). Первый из них известен также учреждением Московского общества естествоиспытателей (ныне МОИП), второй содействовал основанию в Москве Антропологического и Политехнического музеев, Зоопарка.

Зоомузей в его нынешнем виде — во многом детище О.Л. Россоломо, осуществившей за десятилетия своего руководства глобальную реорганизацию музея и превратившей его в одно из ведущих исследовательских и просветительских учреждений естественнонаучного профиля.

Так уж получилось, что Ольга Леонидовна отказалась помещать в сборник, посвящённый её юбилею, приличествующий сему случаю подробный биографический очерк. Уважая право юбиляра, мы всё-таки позволим себе кратко остановиться на некоторых вехах в жизни Ольги Леонидовны, по большей части связанной с историей Зоологического музея Московского университета.

Ольга Леонидовна родилась 17 сентября 1928 г. в семье, как принято было говорить, научной интеллигенции. Её отцом был профессор Леонид Леонидович Россоломо — известный отечественный гидробиолог, основатель Косинской опытной станции, в военные годы возглавлявший Биологический факультет МГУ; её мать Оль-

га Константиновна Россоломо (Настюкова) занималась изучением и изобретением антибиотиков. Для полноты исторического контекста уместно упомянуть, что Ольга Леонидовна — внучатая племянница знаменитого психиатра профессора Григория Ивановича Россоломо, в честь которого названа одна из московских улиц.

Жизненный путь Ольги Леонидовны, если судить по его основным этапам, вполне соответствует такому «профессорскому» происхождению. После школы — учёба на кафедре зоологии позвоночных Биологического факультета МГУ и написание диплома под руководством профессора Н.П. Наумова, вскоре — с 1954 г. и уже навсегда — работа в Зоологическом музее МГУ, где её наставниками стали директор музея С.С. Туров и его супруга Л.Г. Морзова-Турова, фактически возглавлявшая сектор териологии. Под руководством С.С. Турова Ольга Леонидовна подготовила и защитила в 1959 г. кандидатскую диссертацию. После выхода Л.Г. Туровой на пенсию в 1960 г. О.Л. Россоломо возглавила сектор териологии, всю свою энергию отдав хранительской работе, сбору и исследованию материалов по внутривидовой изменчивости млекопитающих. Результаты этих исследований были обобщены в докторской диссертации, защищённой в 1984 г.

Радикальное изменение в судьбе Ольги Леонидовны, а равно и в судьбе Зоологического музея, произошло в 1969 г., когда она по предложению декана Биологического факультета МГУ профессора Н.П. Наумова, не оставлявшего свою бывшую студентку без внимания, взвалила на себя бремя директорства Зоомузем. Это оказалось именно «бременем», причём довольно тяжёлым: следующие 20 лет жизни музея и его сотрудников, а с ними и Ольги Леонидовны, стали годами непрерывных ремонтов, переездов и реорганизаций. Была полностью реконструирована экспозиция всех трёх залов музея. Его помещения увеличились на треть, что позволило улучшить хранение коллекций, до того размещённых очень тесно и по «лоскутному принципу». Очень важной стала организация при музее научно-исследовательской лаборатории во главе с О.Л. Россоломо: в неё были собраны все научные сотрудники музея, до того по тому же «лоскутному принципу» числившиеся за разными кафедрами Биологического факультета. Остаётся только благодарить благосклонную к музею и к Ольге Леонидовне судьбу за то, что всё это удалось осуществить раньше, чем вся страна ухнула в бездну радикальных политических и экономических перемен, весьма

«недружественных» ко всему тому, что имеет отношение к науке и культуре.

Главной миссией музея Ольга Леонидовна считает выполнение трёх главных взаимосвязанных задач. Прежде всего, специфика Зоо-музея определяется тем, что он занимается сбором и хранением научных зоологических коллекций, т.е. служит своего рода «архивом» (или «обсерваторией», по выражению К. Уилера) биологического разнообразия. Объём музейных фондов ныне составляет почти 10 млн. единиц хранения. Но коллекции ценны не сами по себе, а той научной информацией, которая из них извлекается в результате исследований. Эти результаты публикуются в разных периодических изданиях и монографиях, причём сам музей выпускает несколько серий научных трудов и журналов, которые можно видеть в библиотеках ведущих естественнонаучных музеев мира. И, конечно же, собрания музея представляют собой своеобразное многоплановое учебное пособие — ту достойную удивления **«Nature Morte»**, посредством лицезрения коей самые разные люди, от многотысячной неискущённой публики до будущих «штучных» светил зоологической науки, впервые приобщаются к великому разнообразию и красоте животных.

Здесь более чем уместно напомнить, что классическая биология на протяжении всей своей истории была и остаётся нацеленной на изучение весьма специфического природного феномена — разнообразия живых организмов. Его фундаментальное значение было в полной мере осознано в середине XIX столетия: предпосылкой к этому стала дарвиновская эволюционная доктрина, согласно которой внутривидовое разнообразие есть причина эволюции, а межвидовое разнообразие — её следствие. В конце XX столетия этот феномен привлек к себе внимание с другой стороны. Учёные поняли, что биологическое разнообразие является необходимым условием нормального функционирования природных экосистем, а значит — и нормального («устойчивого», как принято говорить) развития человечества. Поэтому в настоящее время высокая миссия Зоо-музея — не только научная, но и общественная — заключается в приобщении людей к пониманию того, сколь велико и сколь значимо для природы и общества это чудо Природы, созданное долгой биологической эволюцией.

Наверное, в завершение предисловия полагалось бы перечислить те высокие награды, которых удостоилась Ольга Леонидовна

за время своего директорствования. Однако и в этом отношении мы прислушаемся к мнению юбиляра и не будем приводить их длинный список. Для Ольги Леонидовны гораздо важнее то, что Зоологический музей на протяжении последних десятилетий его славной долгой истории, во многом благодаря именно её организационным талантам и усилиям, сохранил своё «лицо», свой высокий статус одного из ключевых хранилищ научных зоологических коллекций мирового значения.

Настоящий том «Трудов» Зоомузея, вопреки уже сложившейся традиции, довольно разнороден по составу статей. Сюда вошли публикации по истории российской зоологии, по фауне и систематике некоторых родов двукрылых и чешуекрылых насекомых Старого Света, по фауне птиц бассейна Анадыря и рукокрылых юга Сибири, по систематике и распространению некоторых грызунов Евразии. Представлен фундаментальный обзор эволюции кожных желез наземных позвоночных. Серия статей посвящена морфологическому разнообразию: экскурс в теоретические основания его изучения дополнен статьями по разнообразию строения нижней челюсти соневых, морфометрии ряда видов хищных и непарнокопытных млекопитающих.

По крайней мере в одном отношении этот сборник уникален — своим посвящением. Помещёнными здесь статьями коллеги-зоологи таким вот способом, вполне присущим учёному люду, сочли уместным выразить своё почтение более чем достойной и заслуживающей глубокого уважения женщине — Ольге Леонидовне Россолимо.

*И.Я. Павлинов
М.В. Калякин*

**К ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ ИДЕЙ
В ОПИСАТЕЛЬНОЙ ЗООЛОГИИ
(МОСКОВСКАЯ ЗООЛОГИЧЕСКАЯ ШКОЛА)**

Г. Ю. Любарский
Зоологический музей МГУ

**To the history of development of
ideas in the descriptive zoology
(Moscow zoological school)**

G. Yu. Lyubarsky
Zoological Museum of Moscow University

Some features of the history of emergence of the basic principles of taxonomic thinking are considered. Since the beginning of the XIX century, confrontation of elementarism and holism has been developing in biology. This confrontation exposed most strikingly by a famous dispute between G. Sent Hillaire and G. Cuvier in 1830 defined contest of two large methodological paradigms: elementaristic and holistic ones. Various aspects of that discussion are considered: transformism vs catastrophism; the unity of type; nature of a pra-phenomenon; empiricism vs rationalism; recognition of an object studied.

Consideration of a boundary between the real and the ideal was another focal point of development of taxonomic ideas. It became apparent in more particular problems such as that of the species, elementary taxon, taxon individuality, reality of higher taxa and their ranks. Standpoint of S.A. Ussov, who developed a sophisticated system of taxonomic notions and erected the problem of nonequivalence of taxonomic divisions, are considered in this respect. According to him, an important boundary in the hierarchy of taxa goes at the family level. From this rank downward, the taxa are real while they are artificial and ideal above this rank.

The problem of inexhaustibility of an object studied is considered as well. This problem has an influence on decisions of some specific taxonomic problems concerning, for instance, the principle of nomenclatorial type.

Основные идеи систематики, по крайней мере при поверхностном изложении, довольно просты. Имеется большое разнообразие живых форм. Чтобы их изучать, выделяются некие единицы, позволяющие структурировать исходное многообразие (виды). Эти единицы упорядочиваются в классы все большей и большей общности (иерархическая классификация), что позволяет создать операциональную систему и представить многообразие в обозримом виде. Вводится содержательный критерий — например, в филогенетической школе утверждается, что получившаяся иерархическая система должна быть гомоморфна некоторому мыслимому генеалогическому процессу, совместима с происхождением форм — для этого вводится принцип монофилии.

У этой простой системы идей имеются подробные приложения — правила таксономической формализации (отражены в кодексах таксономической номенклатуры) и морфологического осмысления таксона, наделения его определенным содержанием (принципы гомологии, правила анализа признаков и сравнения форм, попытки формализовать разрывы в рядах форм и т.п.).

Каждый пункт может быть оспорен — но только в виде вариации основной идеи. Например, можно усомниться в идее иерархической классификации — и появляются разработки комбинативной и параметрической систем. Эти системы весьма отличаются друг от друга и от иерархической системы, однако с некоторой более общей точки зрения это всего лишь варианты оформления многообразия. Или можно усомниться в фундаментальности категории вида — и принять в качестве основной единицы анализа род (как это часто происходит в палеонтологии) или некую инфравидовую категорию (что происходило в фаунистике в эпоху введения триномиальной системы; дискуссия о жорданонах и линнеонах; дискуссии о подвиде 1920–1940-х гг.). Современные попытки выделить «элементарные таксоны» с помощью молекулярно-генетических методов анализа также относятся к этой тенденции — пересмотра единицы анализа системы; при этом, вводя иную единицу, ее часто тоже называют видом, что вносит некоторую путаницу. Или — можно усомниться в индуктивном характере классификации, или в необходимости для системы соответствовать филогенезу. Можно утверждать независимость таксономических построений от теории эволюции — или, напротив, указать связь принятых типов таксономических систем и постулатов того или иного варианта эволюционной теории (Расницын, 2008). Все эти варианты существуют и опробованы.

Основные дискуссии идут именно по поводу тех или иных реализаций основных идей. Уже давно спорят о далеких следствиях, а не о постулатах. Однако увеличение детальности изложения и погружение в частные решения несет опасность забвения постановки самых общих вопросов, разрешить которые и были призваны эти частности. Поэтому имеет смысл обратиться к тому времени, когда исходные идеи только формулировались.

Рассмотреть «все» идеи систематики — неподъемная работа, выполнить ее можно, лишь выбрав некий кусок материала. В данном случае предметным полем является московская зоологическая школа. Эта школа возникла в конце XVIII века, она связана с развитием Зоологического музея Московского университета.

Ограничивая себя таким образом, т.е. рассматривая преимущественно московскую зоологическую школу, получаем не только плюсы, но и минусы. Минус — теряем столь значимую проблему приоритета: кто именно первый высказал идею. Однако поиски приоритета в сфере идей имеют специфику. Это неформализованная область, и «первый» часто задается рамками исследования, либо рамками той научной дисциплины, которую мы решили исследовать. Остаются в стороне параллели в других науках: например, достаточно давно лингвистика своими идеями влияет на биологию и наоборот, находится под влиянием биологических идей. Так что потеря представления о приоритете, о «самом первом» — не самая большая жертва за возможность изложить историю идей.

Конечно, всех «первоинтуиций» систематики коснуться не удастся, но все же важно вспомнить, какой спектр альтернативных точек зрения существовал ранее, до выбора сегодняшних постулатов, из каких вариантов эти постулаты были отобраны. В такой ситуации хотелось бы обратить внимание на некоторые очень старые проблемы, организующие все биологическое знание. Как это часто случается, сами проблемы не привлекают большого внимания — хотя их отдаленные следствия представляются чрезвычайно важными. Например, старый разговор о сущностях, целом и частях, границе общих идей и реальных воплощений приводит к проблеме вида, а затем — к очень современным обсуждениям степени генетического сходства, определяющего границы вида и индивида. И.Я. Павлинов (2007) это называет метафизикой систематики. Еще до того, как формулировать гипотезы о том, что представляет собой категория вида, или гипотезу о форме классификации, следует представлять, как образуются сами альтернативы, выборы из которых сформированы как эти гипотезы.

Перечислим несколько основных проблем биологического знания, которые решались за последние два века в рамках морфологии и таксономии.

Это прежде всего проблема природы *биологической закономерности*, свойства закона в биологии. Эта проблема формулировалась, например, в большой дискуссии о форме системы организмов. В связи с этой проблемой закона в биологии обсуждается также *математический элементаризм*. В начале XX века эта проблематика излагалась в виде вопроса о способе описания природы — можно ли ограничиться созданием мыслительных структур (математических формул), которые представляются лежащими в основе реальности, или требуется мыслить нечто иное.

Следующая большая проблема — *взаимосвязи и перехода идеального и реального* — так, как эта проблема касается биологии. Такая формулировка звучит подозрительно-философски, между тем именно так можно обобщить несколько вполне конкретных задач, решаемых биологией. В таксономии идея о соотношении между идеальным и реальным привела к следующему ряду проблем: проблема вида, проблема подвида и тринomialной номенклатуры, проблема индивидуальности таксона, проблема элементарного таксона, проблема реальности высших таксономических категорий.

Многие частные задачи определялись общей проблемой *соотношения структуры и процесса*. Это проявлялось в XIX веке как проблема трансформизма, в XX веке — как взаимоотношение систематики и филогенетики.

Математический элементаризм

Первая крупная «идея», элементаризм, формулируется чрезвычайно трудно. В начале XIX века проходила дискуссия о клеточном строении организмов. В начале XX — дискуссии о гене и проблема род–признак (апеллируя к известному высказыванию Линнея о том, что род определяет признаки, а не признаки определяют род). Но, конечно, сводить проблему элементаризма только к этим задачам было бы чрезвычайным преуменьшением — речь пойдет о формировании современной науки, о том, что наука могла бы быть и иной, и эта альтернативная биология не всегда была сказкой. Иначе эта идея формулируется как познание *феномена (целостности) против математического элементаризма*. В таксономии представлены как элементаристские направления (кладизм, фенетика), так и неэлементаристские (филетика, см. Расницын, 2008).

На переходе к XIX веку возникло новое мировоззрение естественных наук, которое было формализовано только в XX веке. До XIX века жила парадигма, которую можно выразить лозунгом «действительность есть текст». Он идет от знаменитой фразы Галилея о Книге Природы, в которой написано то же, что в Книге, но другим языком. Кант потом уточнил, на каком именно языке написана Книга Природы. Как почти всегда в истории, ничего не заканчивается — новые этапы начинаются, а прежние все еще живут на периферии, которая по площади еще и побольше центра.

Мысль о всемогуществе математики сейчас чрезвычайно популярна, естественные науки стремительно математизируются и компьютеризируются — между тем это наследие очень старой научной парадигмы XVI–XVII веков. Конечно, внутри парадигмы равенства двух Книг существовали различные решения. Сначала считали, что важнее Книга Откровения, а Книгу Природы не стоит особенно внимательно читать, раз в ней сказано то же самое. Потом, напротив, стали полагать, что как раз в Книге Природы выражено наиболее достоверное и отчетливое знание.

XX век высказал уже иную идею. Развитие естествознания, в первую очередь физики, привело к копенгагенской интерпретации теории относительности; развитию математики, к формализующей программе Гильберта и дальнейшим парадоксам в области формальных систем. Эти две линии развития позволили высказать иной взгляд на отношение между Природой и Текстом: действительность не описывается во всей полноте никаким текстом; разнообразие действительности таково, что ни одна формализованная система не способна его описать. Чем более формальной является система, тем меньший сегмент действительности она описывает (но зато она описывает его строже). Для математики (точнее, для формальной арифметики) была сформулирована Гёделем теорема о неполноте дедуктивных систем. Уже потом этот результат многократно отражался и аукался в разных дисциплинах, от методологии науки до семантики и, в частности, в одном из отражений привел к постмодернизму как новому взгляду на реальность. Однако за всеми вариациями стояло сознание: Книга Природы существенно толще иных книг, и математика является лишь одним из языков, на которые ее можно пытаться переводить.

Наиболее общим выходом из нового понимания ситуации — непереводимости Книги Природы на какой-либо язык — стало представление о принципиальной множественности формализованных

картин мира. Здесь образцом является принцип дополнительности Бора: если реальность не описывается непротиворечиво на одном языке, будем использовать два. Нигде не сказано, почему именно пара языков описывает реальность полностью. Вполне возможно, она может быть описана тремя или большим количеством языков — т.е. дело не в дуальности, а в множественности языков описания.

Так выглядит мировоззрение XX века, которое, конечно, еще только развивается, а во многие области еще даже не проникло. Основные проблемы биологии многократно переформулируются. Общие вопросы применяются к конкретным задачам, термины получают все новое наполнение, прежняя задача решается в иной области, а в прежних терминах решается уже новая задача — что понимают не все участники разговора. Именно по этой причине имеет смысл сопоставить мысли разных веков при решении биологических проблем. Далеко не всегда формулировки сохранялись, и иные проблемы изменились до неузнаваемости.

Дуализм постановки проблемы

Старинная проблема всплывает всякий раз под новыми именами, и спор далеко не закончен. В работе А.И. Шаталкина (2007) обозначена дуальность подходов к биологической проблематике как противостояние типологии и эволюции. Существует достаточное количество работ, где делается противопоставление «признаки vs строение организма». Т.е. в одном случае считается, что нам даны непосредственно признаки, из которых мы собираем нужные «тезисы». В другом случае — что признаки есть результат нашего анализа существующего строения. Та же проблема возникает в противопоставлении «элементаризм vs холизм». И.Я. Павлинов (2007) разбирает отношения систематики и «метафизики»: какие метафизические допущения мы принимаем, когда решаем обсуждать ту или иную проблему систематики. Согласно А. Пэнчену (Panchen, 1992), развитие систематики определяется дилеммой номинализм vs реализм.

Разумеется, этими общими словами проблема лишь обозначается. Длительная дискуссия о различном «весе» признаков (а также о понятии «существенный признак») обращает внимание на систему признаков и далее на строение организма. С другой стороны, холистичная посылка не противоречит рассмотрению признаков — в конце концов, любое «строение» описывается на признаковом языке.

Этими наименованиями разные программы биологии не исчерпываются. Когда мы переходим к обсуждению гомеобоксных генов,

определяющих сегментарное строение организма — что мы обсуждаем, признаки или структуру? Чтобы глубже понять, как ставится вопрос о центральной научной программе биологии и систематики, надо обратиться к давно уже прошедшим дискуссиям, определившим главные направления в развитии современной науки.

Становление элементаризма в биологии XIX века

Программа Ньютона включала переход к бескачественным и неосязаемым для человека элементам; весь мир, который мы ощущаем как природный, — мир цветов, запахов, звуков, протяженностей и прочего — все это объявлялось иллюзией («парадигма Галилея»), а истинно существующими признавались лишь математически вычислимые бесконечно малые элементы, из которых и выстроены эти крупные иллюзии, которые мы называем природой. Естественно, что существовала и школа ученых, которые пытались создать программу углубленного исследования природных явлений, не погружаясь в мир «математических фикций».

Эта научная программа и соответствующее ей научное мировоззрение известны достаточно плохо, поскольку в конце концов оказались победителями их противники, так что утверждения этой школы были объявлены «ошибками». В биологии эти противники математического элементаризма представлены несколькими течениями. Это, во-первых, школа натурфилософов, наиболее известным представителем которой был Лоренц Окен; во-вторых, гётеизм, развившийся гораздо позднее, а в те времена представленный, естественно, Иоганном Вольфгангом Гёте и еще несколькими крупными учеными, наиболее заметным из которых был Этьен Жоффруа Сент-Илер. Гёте и Жоффруа Сент-Илер не связывали себя с какими-либо традициями в философии, а школа натурфилософов во многом ориентировалась на традиции крупнейшей в новое время философской школы — немецкой натурфилософии, прежде всего на философии Шеллинга. Наиболее высокие достижения человеческой мысли — германскую философию — Шеллинг постарался использовать для объяснения природы, и конкретным применением его идей к данным опытного естествознания занимались многие натурфилософы.

Размежевание научных школ — назовем их «ньютонианской» и «антиньютонианской» — определенным образом было поляризовано географически. Самые сильные сторонники математического естествознания находились на западе Европы, школы Гёте и натурфилософии были представлены во многом средневропейскими учеными.

Разумеется, это не означает, что в Германии не было сторонников Ньютона или что во Франции не найти было человека, согласного со взглядами Гёте. Однако при общем рассмотрении все же можно сказать, что в Европе выделились два крупных научных мировоззрения, одно из которых было больше связано с Западной Европой, а другое — с Центральной.

Противостояние западноевропейской и центральноевропейской научных программ разрешилось в ходе одного из крупнейших событий истории науки XIX века — в споре Ж. Кювье и Э. Жоффруа Сент-Илера в Парижской академии наук. Дальнейшее развитие событий в биологии было в значительной степени определено результатами этого спора. В диспуте ученых столкнулись не только разные взгляды на конкретные проблемы биологии, но и два описанных выше основных течения в европейской науке. В результате этого спора определились пути дальнейшего развития всей биологии, в частности и судьба московской зоологической школы.

Спор этот произошел в «биологической Мекке» XIX века — в Париже, в 1830 г. Там работали ученые, во многом определившие облик науки первой половины XIX века, — Жорж Кювье (1769–1832), Этьен Жоффруа Сент-Илер (1772–1844), Жан Батист Ламарк (1744–1829). Все трое работали в одном учреждении — Парижском музее естественной истории — и одновременно оказывали огромное влияние на духовный климат эпохи. Дискуссия, ставшая крупнейшим событием в развитии биологии, описана, например, в книге И.Е. Амлинского (1955). Внешней канвой спора было представление о единстве типа. Ранее полагали, что все животные построены по одному плану, так что органам какого-либо животного всегда можно найти то или иное соответствие. Правда, это рассуждение не дополнялось фактами, и на деле группы рассматривались изолированно. Кювье разрушил эту старинную концепцию и ввел представление о нескольких независимых и несводимых друг к другу планах строения. Эта концепция четырех независимых типов возникла при углубленном изучении анатомии многих животных. Сент-Илер выступал как защитник старой идеи единства типа — доказывал, что планы строения позвоночных и членистоногих могут быть сведены друг к другу довольно простыми симметричными преобразованиями. Кювье при этом признавал за Сент-Илером большие заслуги в деле указания на единство плана строения позвоночных, которых до этого рассматривали независимо, по отдельным классам, не отмечая их родственные черты строения. Однако идею дальнейшего объединения всех животных в один план

строения Кювье не принял. В их споре оказались затронуты и вопросы развития природы — Сент-Илер был трансформистом и полагал, что в некоторых пределах виды могут происходить друг от друга, а Кювье отстаивал позиции катастрофизма и неизменность видов.

Вот как выглядит «каноническое» описание спора Кювье и Сент-Илера: «Авторитет возникшей в конце восемнадцатого столетия натурфилософии стремительно падал. Особенно сильный удар натурфилософии нанес Жорж Кювье — создатель школы ученых, для которых единственную ценность представлял факт, притом факт проверенный и систематизированный. Девизом этой школы стали слова ее основателя и признанного главы: «Основа и цель науки — называть, классифицировать и описывать». Современник Кювье и создатель первой последовательной системы трансформизма — Ламарк — умер не только не признанным, но и осмеянным. После знаменитого спора в Парижской академии, с учением другого трансформиста — Жоффруа де Сент-Илера — тоже, казалось, было покончено навсегда. Следуя девизу Кювье, наука стала быстро превращаться в нагромождение фактов, пусть и систематизированных, но не объясненных. Снежный ком описаний и наименований разрастался с такой быстротой, что сам Кювье незадолго до смерти с горечью констатировал: «Наука об именах становится труднее науки о самих вещах». Зоологи, описывая новые виды, занимаясь тщательными измерениями, подсчетами и описаниями признаков, забывали о самих животных. Признак постепенно получал самодовлеющее значение. Было забыто то небольшое, что имелось у Бюффона и Палласа, писавших о жизни животных в природе. Больше того, считалось «дурным тоном» в науке говорить об этом. Почти лишенная объединяющих идей, зоология стала дробиться на ряд мало связанных между собой разделов» (Петров, 1949, с. 10).

Этот важнейший для истории науки Нового времени спор столь многогранен, в нем были затронуты столь разные научные направления, что описать позиции сторон этого спора достаточно сложно. В самом первом, поверхностном приближении это был спор катастрофистов с трансформистами, сторонников неизменности природы, резкими скачками переходящей из одного устойчивого состояния в другое, и сторонников постепенного развития. С другой стороны, это был спор двух альтернативных школ морфологов — сторонников неизменных типов строения (Кювье) и сторонников перехода от типа к типу (Сент-Илер). В определенном смысле это был спор сторонников описательного естествознания (Кювье) и более прогрессивной

позиции — углубленного исследования природы, которое стремится не только описывать имеющиеся явления, но и выявить связи между этими явлениями (Сент-Илер). Тем самым к этому спору имела отношение центральная философская дискуссия XVIII–XIX веков — спор между эмпиризмом и рационализмом. Но и эта многосложная канва данного спора еще осложнялась наличием упомянутых выше лагерей — элементаристов («ньютонианцев») и, скажем так, «натуралистов» («антиньютонианцев»).

Рассматривая внимательно школу Кювье, мы можем заметить, что кроме стремления не отходить от описываемых фактов, кроме позиции недалекого эмпиризма, имелась и еще одна научная программа, значительно более глубокая, — что, собственно, и обеспечило победу Кювье. В традициях школы Кювье возникало стремление выявить непосредственные, механические причины природных событий. Подобно тому, как при соударении двух металлических шаров мы можем выделить непосредственную причину движения и рассчитать, исходя из этого, параметры движения, западноевропейская школа стремилась расплести биологическую реальность на цепь элементарных событий, для которых можно установить элементарные причины, и таким образом синтезировать результат взаимодействия. Поэтому в споре с Сент-Илером Кювье выступал вовсе не как человек, который не желает ничего видеть за непосредственно данными фактами и отрицает всякое теоретизирование (хотя и эта трактовка событий была очень сильна). Кювье отстаивал иную позицию: нам требуется для признания какого-либо изменения в природе четкое указание непосредственных причин, которые приводят к этому изменению. Таким образом, уникальный спор был, помимо прочего, еще и схваткой механистов с холистами.

Этот великий спор Кювье и Сент-Илера имел далеко не только то значение, что выяснялся вопрос о единстве типа, и это был не только спор трансформиста со сторонником постоянства видов. На деле это был спор различных научных программ. Именно поэтому дискуссией так живо интересовался Гёте. Эккерман, секретарь Гёте, описывает соответствующий разговор: «Известия о вспыхнувшей Июльской революции сегодня дошли до Веймара и привели всех в волнение. После полудня я пошел к Гёте.

— Итак, — крикнул он, завидев меня, — что вы думаете о великом свершении? Вулкан извергается, все кругом объято пламенем. Это вам уже не заседание при закрытых дверях!

— Страшное дело, — сказал я. — Но чего еще можно было ждать при сложившихся обстоятельствах и при таком составе министров; это не могло не кончиться изгнанием королевской семьи.

— Мы с вами, кажется, не поняли друг друга, мой милый, — отвечал Гёте. — Я вовсе не об этих людях говорю, меня совсем не они занимают. Я имею в виду пламя, вырвавшееся из стен академии, т.е. необыкновенно важный для науки спор между Кювье и Жоффруа Сент-Илером!

/.../ Это дело первостепенной важности, — продолжал Гёте, — вы себе и представить не можете, какие чувства я испытал, узнав о заседании от 19 июля. В Жоффруа Сент-Илере мы отныне и на долгие времена имеем могучего союзника. /.../ Но самое лучшее, что метод синтетического рассмотрения природы, введенный Жоффруа во Франции, теперь более пересмотру не подлежит. /.../ Вот уже пятьдесят лет бьюсь я над этой проблемой; поначалу — в полном одиночестве, потом уже чувствуя поддержку и, наконец, в счастливом сознании, что отдельные личности, родственные мне по духу, превзошли меня» (Эккерман, 1986, с. 609–610; см. также цитату: Амлинский, 1955, с. 278–279).

Отсюда видно: Гёте полагал, что Сент-Илер выражает взгляды, очень близкие его собственным — а для Гёте дело было совсем не только в трансформизме (соотв. цитаты в: Амлинский, 1955, с. 274–279). Произошло столкновение двух методологических платформ. С одной стороны, работала общенаучная «программа Ньютона», которую в данном споре олицетворял Кювье. Как уже говорилось, эта программа отличалась аналитизмом, согласно этой программе природу можно расчленять на отдельные независимые объекты, сравнивать и анализировать их, добираясь до элементарных составляющих, а затем, учитывая выявленные и объективированные связи между классифицированными, названными и описанными объектами, строить некоторые схемы, которые и являются нашим знанием о истинных взаимосвязях природных тел. Аналитическая, элементаристская программа в области биологии в начале XIX века в качестве «неделимых» (элементов) могла выделять только организмы. В дальнейшем ей удалось расщепить «биологические атомы» на значительно более мелкие «неделимые».

Гёте был принципиальным противником этой научной традиции. Описывать подробно методологию Гёте здесь неуместно (о методологии Гёте: Лихтенштадт, 1920; Свасьян, 1989). Гёте был трансформистом безусловным, но вот «оттенок» этого трансформизма — по

Бюффону, Ламарку, Сент-Илеру — был ему безразличен. Верное понимание места Сент-Илера в отношении взглядов Ламарка и Гёте дал А.Ф. Котс (1914). Если мы будем искать истоки гётевского мировоззрения, они найдутся в европейской традиции аристотелизма. Если же мы будем смотреть, во что превратилось мировоззрение Гёте, перед нами окажется натурфилософское воззрение на природу. Натурфилософы внесли много дополнительных черт в гётевскую программу науки. Они значительно интеллектуализировали ее, сделали более спекулятивной и т.д. и, тем не менее, именно так продолжалась жизнь гётевского учения.

Мы видим снижение уровня обеих научных программ у последователей этих гигантов, стоявших на разных научных позициях. Как взгляды Кювье далеко не исчерпывались эмпиризмом, так и взгляд Гёте много шире, чем у наследовавших ему натурфилософов. И все же нам надо обратиться не к сниженным и искаженным воззрениям последователей — «эмпиристов» и немецких натурфилософов — а поставить перед собой картину величественной борьбы двух научных программ.

«Программа Гёте» была слишком неторопливой для темпов европейского развития. Если угодно, дело можно изложить таким образом, что Гёте и некоторые его последователи полагали, что обозначать нечто как природное тело надо очень осторожно, признавать нечто действительно существующей и в какой-то мере независимой сущностью надо с особой тщательностью. А ньютонианцы были более поспешливы, — легко придавали выделяемым ими фрагментам природы онтологический статус. Ньютонианцы (последователи Кювье) с легкостью признавали результат своей познавательной деятельности, результат анализа (организм; клетка; ген...) за природный феномен. Гёте и натурфилософы тщательнее исследовали метод получения такого результата и выражали сомнение в адекватности таких поспешных выводов. Но как только ньютонианцы стали получать результаты, программа Гёте отстала и была вытеснена из науки. Разумеется, это чрезвычайно упрощенная картина происшедшего: тогда, в конце XVIII и первой трети XIX веков, происходил важнейший выбор в новой истории европейской цивилизации, а именно — какой характер будет иметь формировавшаяся тогда наука. И кратко описать все множество взаимодействующих тогда сил и течений невозможно.

Если бы точка зрения Гёте победила, мы имели бы сейчас иную науку, это был бы альтернативный путь развития науки в целом.

Сейчас крайне трудно говорить о том, мог ли этот путь быть более успешным, был ли он пригоден для удовлетворения потребностей человеческого общества на протяжении веков. Важнее подчеркнуть сам факт: в начале XIX века **естественные науки стояли перед выбором**, по какой программе развиваться далее. Выбор был сделан (или подтвержден, если полагать, что в значительной степени он был сделан ранее) в пользу программы Ньютона. Все дальнейшие достижения XIX и XX веков — в том числе и создание теории относительности — происходили уже в рамках программы Ньютона, так что совершенно неверно представлять себе, что в XX веке эта программа была заменена чем-то иным. Конечно, крайне любопытно знать, как выглядела бы наука, и в частности биология, если бы был сделан иной выбор. Альтернативная история нам не дана, но если мы внимательно проследим за результатами спора Кювье и Сент-Илера — особенно за результатами его в России — мы сможем получить некоторые данные об этом возможном пути развития биологии.

Какой же была позиция противников Кювье? В наиболее чистом виде можно видеть ее у Гёте. Рассматривая спор Кювье и Сент-Илера, можно обратить внимание, что как только спор перерос различную трактовку фактов и коснулся методологических основ науки, Жоффруа Сент-Илер обратился к идеям Гёте (Амлинский, 1955, с. 269). Эта гётевская позиция утверждает, что разлагая природу на составные элементы и описывая ее таким образом, мы мысленно создаем иную природу, нежели та, что мы изначально исследовали. Путь познания должен быть иным — мы должны в самой природе отыскать не-элементарный и в этом смысле сложный феномен, в котором, однако, с отчетливостью проявляются тенденции его развития. Такой феномен, должным образом наблюдаемый и описываемый, сам по себе раскрывает потенции своего изменения и позволяет нам расшифровать иные феномены, производные от исходного. Тем самым природа находит объяснение в понятийных конструкциях, которые не изменяют исходную реальность. Мы мыслим так, что в природе действуют сложные феномены, а не элементарные математические понятия. Для неорганического мира Гёте создал концепцию пра-феномена, из которого следует объяснять явления природы, и в качестве примера развил теорию света и цвета. Для области органического мира было развито несколько более сложное понятие — праорганизма, соответственно: пра-животное и пра-растение. Эти концепты были до некоторой степени близки к понятиям «план строения» и «архетип», использовавшимися позже в сравнительной

анатомии (Любарский, 1996). Поэтому иными словами: представление полного и функционирующего «архетипа» позволяет понять возникновение его вариантов; тем самым множество реально существующих животных (и растений) может быть выведено из такого помысленного «архетипа». Представляя выведение более частных архетипов из более общих, сторонники Гёте и Сент-Илера были трансформистами. Кювье отказывался аргументировать существование изолированных типов, однако некоторая недоговоренность теории Кювье замечательно подтверждалась фактами — реальной связи между типами тогда действительно не было известно.

Спор тогда закончился победой Кювье. Точнее, диспут прервался, когда председатель Академии наук предложил Кювье продолжить обсуждение специальных тем на закрытых заседаниях Академии. В ответ на это предложение Кювье отложил своё выступление на неопределенный срок, и дискуссия оборвалась. Каждый из противников, как это всегда и бывает, считал свою позицию неопровергнутой, однако постепенно вышло общее мнение, что победа в споре осталась за Кювье.

Это имело самые разнообразные последствия. Самым неважным из них была победа в биологии описательной традиции, эмпиризма. Неважной потому, что на долгое время чистый эмпиризм закрепиться не мог и хотя бы некоторое теоретизирование (попросту — понимание) наблюдаемых фактов все равно получило развитие. Другим незначительным результатом спора была победа катастрофизма. Незначительность и этой победы следует из того, что первая же крупная трансформистская концепция, которая возникла после Кювье — идея дарвиновской эволюции — сокрушила катастрофизм. Останавливаться на причинах этого здесь нет нужды — слабости позиции катастрофизма многократно описаны. Гораздо более важной была победа в этом споре для существования указанных выше научных программ — элементаризма и «натуралистов» (сторонников Гёте и Окена). Внимание к элементарным составляющим природы после спора Сент-Илера и Кювье значительно усилилось, натурфилософия была практически забыта, у Гёте прямых последователей не было вообще. Оппозиция ньютоновской науке в рамках естественных наук была совершенно разгромлена — и именно в этом заключается основной результат спора в Парижской академии. Кстати сказать, интересным образом комментировали происходящие некоторые внимательные деятели французской культуры, далекие от биологии. Так, Жорж Санд писала о Сент-Илере, что он относится к особому типу людей, которые не одарены умением выразить свою вну-

тренную жизнь, *les grands muets* («великие немые»); т.е. Сент-Илер производил впечатление человека, который многое понимал и предвидел глубже своего соперника, но не мог восторжествовать над ним в споре. Весьма кинематографичная ситуация... Как на смену немому кино пришло звуковое, так в биологии, согласно метафоре Жорж Санд, следовало ожидать появления *говорящих* сторонников мировоззрения Гёте.

Тем самым в начале XIX века мы видим, что из двух крупных научных программ, существовавших к тому времени, которые можно обозначить именами Ньютона и Гёте, полностью возобладала позиция Ньютона. В физике и химии она вообще не имела серьезных противников, а в биологии — области, наиболее удаленной от рассуждений Ньютона, — победа над антиньютонианцами была достигнута руками сторонников Кювье. Западная школа развития науки победила средне-европейскую школу. Разумеется, это не означало какого-либо «истребления» германской, среднеевропейской науки; напротив, среднеевропейская наука была в XIX веке самой мощной в Европе. Однако взгляды на природу, которые преобладали у среднеевропейских ученых, были в середине и тем более в конце XIX века уже вполне «научными». Таким образом признавалось необходимым идти вглубь природных явлений, искать элементарные причины происходящего, элементарные объекты, взаимодействия которых обуславливают многообразие макрообъектов, и считалось необходимым привлечение математики для создания математической биологии по образцу математической физики. Крупные надежды элементаристов были связаны с возникновением клеточной теории (1838 г. — открытие Шванна и Шлейдена). Затем последовали всё более детальные гистологические работы, а также расцвет каузальной физиологии. Подробно излагать развитие современной аналитической биологии нет необходимости — об этом написано множество работ. Можно отметить, что аналитическая программа Ньютона в биологии встретила с большими затруднениями, много большими, чем в физике или химии. Отсюда родилось столь известное сегодня представление, что биология отстает от физики в силу большей сложности своего предмета, т.е. при этом образцом биологического знания заранее признается знание физическое, но относительно этого образца биология представляется как нечто недоразвившееся и потому отстающее.

Гётеанство и натурфилософия в России

Взгляды Сент-Илера представлялись русским зоологам во многом продолжением идей Окена; та среднеевропейская научная мысль, которую развивал Гёте, нашла многих приверженцев среди русских

зоологов и именно через значимость этих идей они воспринимали затем спор Сент-Илера и Кювье. Т.е. тот спор, который вели по поводу планов строения Кювье и Сент-Илер, был на самом деле и воспринимался современниками как столкновение двух взглядов на природу, имеющих значительно более общий характер и расходящихся в самых основах. За взглядами Кювье, как выразителя в биологии идей аналитического естествознания, стояла мысль Ньютона; за Сент-Илером — метод Гёте.

Имена ученых, относящихся к русской традиции натурфилософии, достаточно известны, это Д.М. Велланский, М.Г. Павлов, М.А. Максимович, П.Ф. Горяинов — последователи Шеллинга, Окена и Каруса. Эта традиция обладала всеми приписываемыми ей недостатками — недостаточной опорой на опытное знание, чрезмерной философичностью и дедуктивностью; однако она обладала также большим количеством почти неразличимых сейчас достоинств. Достоинства эти теперь неочевидны, поскольку традиция вымерла и мы невольно смотрим на шеллингианцев с точки зрения их противников — причем противников победивших.

Именно эти люди — русские натурфилософы — составляли тот «тон» биологической и, в частности, зоологической мысли, на котором выступал со своими лекциями Рулье. Шеллингианство было лишь частью широкого течения биологической научной мысли Европы, которое включало последователей Гёте, Шеллинга, а частично и Гегеля. Это была, если можно так выразиться, «интеллектуальная биология», интеллектуальная наука, в ней была сделана попытка «прояснить» факты, добываемые естествознанием, с помощью образованного разума. Именно из этой традиции исходили инвективы Рулье по отношению к противной тенденции, олицетворенной для зоологов в имени Кювье, что это наука без мысли, которая является «только» нагромождением фактов, только описанием. На самом деле, конечно, наука «только» из фактов попросту невозможна, поэтому правильно сказать, что другая, западноевропейская тенденция, в отличие от средневропейской, отличалась меньшей интеллектуальностью и более грубыми, примитивными ходами мысли. Каждая тенденция имела свою «ахиллесову пяту»: натурфилософы, в худшем своем выражении, «боялись» фактов, которые загромождали их изящные построения, а западные эмпирики опасались теорий, поскольку не владели методами работы со сложными интеллектуальными конструктами и наивно полагали, что теории могут «завести не туда». Синтез западного фактологического эмпиризма, вырождав-

шегося в схематизм, и восточного теоретического фантазирования готовил Гёте. Однако его традиция осталась почти без последствий.

И эта гётеанская (или, если угодно, натурфилософская) тенденция поддерживалась не только Рулье. Были и другие значительные ученые в русской науке, которые работали в рамках метода Гёте даже в еще более чистой форме. В первую очередь это касается ботаников, поскольку Гёте в гораздо большей степени высказал свои взгляды на растения, чем на животный мир. Это — М.А. Максимович, а также А.Н. Бекетов. У последнего имеется несколько статей, написанных вполне в духе Гёте, — о развитии растения и некоторые другие (Бекетов, 1959).

Для Рулье дело обстояло таким образом, что он не смог найти в современной ему биологии гармоничную систему идей, объясняющих природу, не смог найти биологическое мировоззрение. До своей поездки за границу он, видимо, полагал, что в Европе такая система идей существует. Объездив многие университеты Европы, он понял, что то, с чем он был знаком еще в России, действительно в основных своих чертах исчерпывает идейный багаж современной ему биологии. Тогда Рулье написал «Сомнение в зоологии как науке» (Рулье, 1841) — программу действий по созданию биологического мировоззрения, которую он затем пытался выполнить.

Вот как описывал сам Рулье один из основных мотивов для «Сомнения в зоологии...»: «Я не столько был поражен громадными запасами виденного и слышанного, сколько отсутствием в преподавании и сочинениях глубоко осознанной необходимости в построении зоологии как науки, и в соглашении ее частей между собой по цели и по методу разработки и изложения» (Рулье, Автобиография — Биографический словарь профессоров и преподавателей Императорского Московского университета, 1855, ч. II). Это — впечатление Рулье от европейской науки. Что здесь по сути сказано? Рулье требует наукоучения, закономерного и логичного выстраивания науки, подразделения ее на логически и эмпирически оправданные части, налаживания взаимодействия между этими частями. Где можно встретить такое осознанное стремление к наукоустройству? Конечно, в наибольшей степени во времена Рулье этим занималась немецкая философская школа (или школы), это был германский стиль философствования, особенно развитый в школе Шеллинга, для биологии этим специально занималась натурфилософия.

После поездки за границу и посещения зарубежных университетов позиция Рулье определилась. Доминирующее в Европе научное

мировоззрение, связанное с именем Кювье, стало его противником на всю жизнь. Во многих своих сочинениях Рулье упоминает это размежевание ученых после 1830 г., о двух школах в биологии помнят десятки лет после смерти Рулье и его ученики. Так что важнейшим для Рулье было «деление» научных школ на сторонников Кювье, заставших систематистов, истребляющих живую мысль, и сторонников Сент-Илера, приверженцев живого взгляда на природу. Отсюда определились и отношения Рулье в российском научном сообществе. Русские натурфилософы были естественными сторонниками Сент-Илера, а Фишер фон Вальдгейм как «систематизатор» и ученик Кювье отошел к лагерю сторонников последнего.

Натурфилософом Рулье не был, «верным последователем» Окена не являлся (как, например, Д.М. Велланский, 1812), но воспринял критику, которую лагерь натурфилософов обращал к «только эмпирическому» естествознанию. Рулье пытался интеллектуализировать биологию. Если бы он жил в XX веке, можно было бы назвать это попыткой создать теоретическую биологию. На его учеников завораживающее впечатление производила именно эта сторона деятельности Рулье — не какие-то сделанные им конкретные открытия или разработанные «готовые» концепции, а непрерывная неудовлетворенность современным ему состоянием естествознания и попытки самостоятельно понять и описать биологическую реальность. Опять же можно заметить, что если бы Рулье жил в XX веке, он оказался бы в той же ситуации, что в начале века XIX. **Ведь лагерь его противников победил**, и надо полагать, что Рулье занял бы в науке место, весьма близкое к А.А. Любищеву и С.В. Мейену — в научном сообществе, состоящем из «правнуков Рулье». Его непременно раскритиковали бы, он обязательно бы восстал против того понимания дарвинизма, что сложилось к 1930-м годам, и был бы ошельмован как отрицающий эволюционные традиции русской биологии, входящие к знаменитому Рулье.

В связи с этим возникает еще один вопрос, который надо хоть несколько прояснить. Может быть высказано следующее положение: разговор о двух альтернативных путях развития науки — просто слишком громкие слова. Наука едина и общеобязательна. В ней иногда соперничают определенные научные школы, но это — нормальный процесс, происходящий в недрах науки и не нарушающий ее цельность, проявление нормальной научной жизни. Если кому-то угодно признавать Гёте лидером какой-то научной школы — это вопрос, имеющий отношение к довольно узким проблемам истории

науки, но если такая оценка Гёте и верна, ни о каких крупных событиях в науке в целом на основании этого нельзя говорить.

В определенном смысле наука едина и общеобязательна, но это не значит, что ее методология, принятая на определенном этапе ее истории, обязательно единственна. Методологическое единство науки поддерживается, в частности, тем обстоятельством, что некоторые из конкурирующих методологий вытесняются и погибают, хотя это не значит, что все они были нежизнеспособны. Можно сказать, что в конкурентной борьбе побеждает сильнейший (хотя это и не более чем тавтология), но называть это прогрессом будет уж слишком тавтологично.

Новоевропейская наука прошла в своем развитии несколько «критических точек». Последняя (или одна из последних) была пройдена именно в начале XIX века. Это была развилка, на которой решались вовсе не судьбы отдельных научных школ или частных решений внутри одного комплекса наук — это был действительно крупный выбор, связанный с общим обликом всей науки. Одна линия победила, а другая теперь может быть названа только альтернативной наукой, т.е. той, которая не осуществилась и потому нам не известна. Исследование этой неосуществленной линии развития науки чрезвычайно интересно, поскольку дает необходимый сравнительный материал, с помощью которого мы можем лучше осознать, что происходит в нашей, «единственной верной» и единственной реально существующей науке.

Причиной высказанного выше сомнения в правомерности такого подхода является некоторая особая точка зрения, с которой смотрят на эти события, уже учитывая победу одной из сторон. Чрезвычайно трудно сравнивать современную науку, столь развитую и дифференцированную, с чем-то, оставшимся в зародыше как неосуществленная возможность. Наиболее важной частью современной науки является комплекс физических дисциплин, но именно в нем трудно различить, что стало бы с наукой Гёте, если бы она могла развиваться достаточно долго.

Отсюда и проистекает точка зрения, что о такой альтернативной науке не стоит говорить, поскольку ничего содержательного сказано быть не может. Однако наука не сводится к одной только физике. Так, в области биологических наук мы встречаемся с ситуацией, когда на периферии европейского научного сообщества — в России — в силу некоторых причин удержалась система научных взглядов, в определенной степени родственная гётевскому мировоззрению.

Эту систему взглядов поддерживали те ученые, которые не слишком интересовались методологическими спорами, а были заинтересованы в конкретных исследованиях своих областей знания. Мы можем наблюдать их ответы — теоретические, интерпретационные, методологические и любые иные — на те открытия, которые произошли в науке много позже гибели гётевской науки в Средней Европе. Несмотря на сложность научных взаимодействий, на непроработанность методологических программ и появление все большего числа ученых, придерживающихся победившей научной методологии, мы можем различить в последующем развитии русской науки постепенно стирающийся след, который берет начало в этих самых первых традициях и установках, которые для зоологии связаны в первую очередь с именем Рулье.

Традиция, исходящая от Галилея и Декарта, Канта и Ньютона, слишком торопилась признавать реальными те объекты, которые их познавательные акты выделяли из реальности. Эта наука, которая только и существует сейчас, без особых на то оснований верит, что выделенный исследователем из природы кусок может называться объектом и считаться действительной природной отдельностью, способной выдержать пристальное изолированное изучение, то самое, в рамках которого работает современная наука. При таком, чрезмерно торопливом «нарезании» реальности на объекты многие части реальности попадают в отходы. Например, эта парадигма отбросила представление о том, что о мире нам могут свидетельствовать наши органы чувств. Другой вид «отходов метода» — наши мысли; утверждается, что они не имеют отношения к реальности вещей.

Другая традиция, основание которой может отыскаться еще в трудах Аристотеля, возобновленная с совсем особенной силой в Новое время с помощью Гёте, — эта линия, напротив, тратила достаточно большие усилия на то, чтобы убедиться, что познавательные акты не нарушают действительных природных взаимосвязей и старалась выработать такой метод познания, который был бы чище, аккуратнее именно в вопросах отношения исследователя к тому, что предстает перед ним как «объект природы». Можно услышать возражение, что эти «философские» тонкости не имеют отношения к позитивным результатам науки, и как бы там кто объекты не выделял — торопливо или аккуратно, собака все равно остается собакой и настоящей, предметной биологии все эти рассуждения не меняют. Прямота такого возражения впечатляет, однако за торопливость при выделении объекта соответствующая традиция платит: до сих пор не утихают

споры о том, что такое вид, понятие это — в его современных коннотациях — оказывается внутренне противоречивым, так что именно та самая собака — не собака вовсе, а неизвестно что, нечто неназываемое.

Это рассуждение проводилось на «объектном» языке; можно сказать и иначе. Известно, что в рамках системного подхода правильно будет заявить, что изучается взаимодействие системы и среды, система есть целостное образование, ее целостность выше целостности среды. При этом то, что называется системой, выделяется самим исследователем — и тем самым предрешает исход наблюдаемых взаимодействий, поскольку самим актом выделения системы определяется, что будет целостной, активной стороной, а что — пассивной неспецифичной средой. На этом языке можно сказать, что традиция Ньютона и Кювье слабо рефлектирует по поводу выделения системы, в этой традиции слабы методологические способы проверки того, насколько удачно выделена система. Для иллюстрации можно привести пример: аристотелевская традиция выделяет в природе такой объект, как организм, это достаточно хорошее выделение системы; иная традиция выделяет ген. Сила натурального соответствия этих двух систем очень различна.

Нельзя не видеть и других сторон рассматриваемого противостояния. С одной стороны мы видим более материалистическую позицию, не затрудняющую себя изучением методологии и гносеологии, с другой — позицию, обычно трактуемую как идеалистическая в силу большего внимания к жизни понятий. Наконец, явно предстает перед нами и такое, обычно не учитываемое различие, как степень художественности конкурирующих способов делать науку. Здесь дело вовсе не в личности Гёте — на множестве примеров можно убедиться, что сам взгляд на природу, пробуждаемый этим мировоззрением, проникнут эстетическим восприятием, живым чувством, и иначе этот метод не работает, кроме как вовлекая в познавательный акт умную эмоцию. А со стороны противоположной парадигмы, как мы видим, существует призыв работать только головой, только интеллектом, запрещается не только описывать результаты наблюдения в нечетких терминах (что правильно), но не разрешается вообще допускать какие-либо эмоциональные силы в познавательный процесс. И это приводит, разумеется, не к отсутствию в познавательном процессе эмоций, а к определенной холодности, едва ли не к мертвенности познавательного акта, которая также записывается в парадигму науки.

К началу XX века эта линия развития «русской натурфилософии» практически окончилась. Однако можно проследить далее в XX веке рецепцию и попытки развития идей Гёте — и всякий раз появление этих идей вело к острой дискуссии с математизированным естествознанием (Любарский, 1999, 2001). Здесь можно лишь указать, что гётеанская составляющая прослеживается у членов дружеского кружка, включавшего Б.С. Кузина, Е.С. Смирнова, Ю.М. Вермеля и О.Э. Мандельштама. Этот кружок, в свою очередь, был связан с другой группой друзей, непосредственно к гётеанскому мировоззрению не относящихся, но с сочувствием обсуждавших различные точки зрения. Это были А.А. Любищев и В.Н. Беклемишев, с давних пор состоявшие с Е.С. Смирновым и Б.С. Кузиным в переписке и дружеских отношениях.

Оставляя эту линию развития — или, напротив — не-развития, перейдем к другой системе идей, также оказавшей большое влияние на развитие представлений о систематике и филогенетике, но не привлекающей внимания биологов в силу своего «философского» характера.

Граница реального и идеального

Сейчас, возможно, трудно представить себе, какая проблематика может обсуждаться под таким заглавием. Однако в истории систематики многие вопросы рассматривались в этом ракурсе, да и до сих пор появляются исследования, относящиеся к некоторым следствиям этой проблемы.

«Проблема границы» была заложена в парадигму систематики с самого начала. Линней выделил из всей системы схоластических понятий два — вид и ближайший род — в качестве естественных подразделений, а высшие деления системы у него понимались как результат творчества ученых. Сейчас, при всем многообразии точек зрения на проблему, граница эта обычно мыслится проходящей на уровне вида — считается, что вид есть «объективно», а высшие таксоны — это до некоторой степени наши модели относительно филогенетических связей видов.

Однако есть и другие точки зрения, которые позволяют увидеть, как на «шкале рангов» таксонов отмечается в разных местах граница «естественного», объективного, и «познавательных моделей», субъективного. Такие работы редки (см. Wiley, 1981; Захаров, 2005; Оскольский, 2007), и сейчас мнение о таком рубежном ранге высказывается мимоходом — поскольку «метафизично». Но еще в середи-

не XIX века можно найти профессиональные работы, где обсуждается вопрос о проведении такой границы.

Взгляды С.А. Усова на проблемы таксономии

Сергей Алексеевич Усов (1827–1886) — один из немногих зоологов, занимавшийся почти исключительно теоретическими вопросами биологии, теорией систематики. Главным его трудом является работа «Таксономические единицы и группы» (Усов, 1867) — результат его долгих размышлений над основными понятиями систематики.

Это совершенно уникальное сочинение, посвященное философии систематики. Полностью описывать систему понятий Усова — задача достаточно тяжелая, поскольку очень многие его представления требуют совершенно особых оговорок в связи с кардинально изменившимся представлением о структуре биологической реальности, с иной научной атмосферой и т.д. Отметим только некоторые черты.

Прежде всего, Усов исследовал, что такое самый обычный предмет внимания биологов — биологическая особь, то «вот это», с чем обычный зоолог встречается, не испытывая никаких теоретических затруднений. «И так повторяем, особь есть *ens realissimum*, как совокупность всех изменений организма, который не более как особь в данный момент, *status quo*, с другой стороны особь как умственное сочетание наблюдений над изменениями организма есть *schema transcendentalis*, служащее к образованию *species*, который таким образом есть *prototypus transcendentalis*, идеальный образ. Все особи, предикаты которых имеют полное сходство с предикатом идеала *species*, становятся содержанием этого идеала и следовательно обращениями его, экземплярами» (Усов, 1888, с. 320).

Согласно Усову, особь есть теоретический конструкт, а вовсе не «данность органов чувств». Напомню, что подобный подход позволил во второй половине XX века В. Хеннигу выделить семафоронты; введение этого понятия было одним из немногих серьезных достижений морфологии XX столетия, и у Усова содержатся все существенные предпосылки к образованию этого понятия. Упоминание о таком продвинутом понятии, как семафоронт, в применении к забытому зоологу XIX века не является натяжкой. Усов прямо говорил об *организмах*, в единстве составляющих *особь*.

Усов приходит к представлению, что таксоны, таксономические категории — это трансцендентальные образы разных объемов. С другой стороны, для него таксоны — это естественные группы, образованные по сходству. При этом критерием вхождения в один

таксон является «сведение в один образ». На языке сравнительной анатомии это означает: строение архетипа является критерием таксона, тип определяет таксон, а не выводится из свойств таксона. Точно так же «работает» архетип у Гёте: просматривая живые организмы, мы постепенно постигаем типы и затем группируем организмы в таксоны в соответствии с типами. Надо отметить также, что в этом отношении Усов следует за Рулье: «Так и делают зоологи: они мысленно сливают все ближайšie между собой особи в одно целое, называемое видом (*species*), и, говоря в науке неопределенно, понимают обыкновенно вид» (Рулье, 1959, с. 484).

Далее Усов подробно описывает работу с идеальными образами, которыми для него являются биологические объекты — и особь, и таксон. «Во 1-х, семейство есть образ, при названии семейства тотчас же рисуется в воображении очерк животного идеального, на которое все виды, сюда приводящие, похожи. Место организма в данном семействе более или менее указывает и на его организацию, и на общую форму, и на образ жизни. В отряде, ближайшей к семейству таксономической группе, мы уже этого не видим и наше воображение отказывается начертать образ, совмещающий таких разнородных животных как тюленя и собаку, как жирафу и козла, как слона и свинью. Если такой образ невозможен для отрядов, еще менее возможен он для классов, и народ относит кита к рыбам, летучую мышь к птицам, что делали и прежние зоологи. Из этого уже можно заключить, что отряд, класс и пр. суть группы иной категории, нежели семейство и род. Попытки создать общий образ для высших групп, даже лучшая из таких попыток — архетип Оуэна, — можно считать неудачными — это не образ, а лишь свод, общее уравнение, и на архетип не похож ни один организм в полном своем развитии» (Усов, 1888, с. 327).

Тем самым для Усова высшие таксоны не представляют собой чего-то гомогенного, разных степеней абстракции. Таксоны от семейства и ниже есть гётевские архетипы, синтетические образы, относительно которых у исследователя создаются точные идеи, указывающие на относимых к ним живых существ. Таксоны выше семейства — отряды, классы, типы и т.д. — это, по Усову, идеальные объекты совсем иной природы — результаты абстракции. Они определяются логическими правилами: их характеризуют совокупности общих признаков, диагнозы. Т.е. высшие таксоны — группы аналитические.

Тем самым система организмов оказывается гетерогенной — по определенному таксономическому уровню проходит граница меж-

ду идеальным и реальным. Усов говорит, что изменения в группах выше семейства не отражаются ниже, а реформы в группах ниже семейства не отражаются выше. Т.е. при реформах таксономической системы перестройка высших таксонов не влияет на набор семейств, а происходящие выделения новых семейств не оказывают сильного влияния на устройство более высоких категорий таксономической системы. Тем самым Усов указывает на эмпирически найденную границу того, что можно назвать мезосистематикой и макросистематикой — по аналогии с принятыми терминами о макро- и микро-системе.

Для С. Усова таксономическая система состоит из трех уровней: 1) подвидового, 2) от вида до семейства, 3) от отряда и выше. Усов приводит и другие аргументы в обоснование указанной границы внутри надвидовых таксонов. Он указывает, что при взвешивании признаков ниже уровня семейства взвешивают по постоянству проявления, а выше — по физиологической важности, выделяя среди признаков разные степени адаптивности. «При именах видов, родов и семейств принято обыкновение ставить имя автора, имя того, кто установил данный вид, род, семейство, иначе проверка невозможна, как проверка образа. При высших группах имя автора никогда не ставится» (Усов, 1888, с. 332). Затем Усов резюмирует: «Мне кажется, что а) высшие группы от отрядов включительно образуются совершенно другим путем, нежели образуются семейства и роды, б) что высшие группы имеют иное значение, чем группы низшие и с) что высшие группы не трансцендентальные идеалы, не образы» (Усов, 1888, с. 329). И далее: «Из рассмотрения этих классификаций заметим, что все высшие группы произошли от деления, след. путем аналитическим, и притом делением высших понятий как природа, животное и пр., делением дихотомическим, по закону исключения третьего, либо то, либо другое, и в полученные посредством этого деления отряды уже вставляются, полученные другим путем, путем синтетическим, семейства» (Усов, 1888, с. 330).

Усов утверждает, что та классификация, которая имеется в биологии для высших таксонов, есть классификация искусственная: «Такие классификации обыкновенно считаются искусственными и носят название дихотомических или аналитических ключей. Дихотомическое ключи, введенные впервые Ламарком при описании парижской флоры, искусственны постольку, поскольку дихотомия проведена и по группам естественным» (Усов, 1888, с. 331). Естественна, по Усову, только система ниже уровня семейств. При этом

остаётся открытым вопрос, можно ли построить естественную (по Усову) систему высших таксонов или это неизбежное свойство таксономической системы — состоять из естественных элементов (семейства и ниже), объединённых в искусственные группы. «Как бы то ни было, считаем ясным, что высшие группы вовсе не идеальные образы как семейство, род и вид, а лишь распределение и свод наших сведений об организмах, послуживших образованию видовых, родовых и семейных идеалов. Высшие группы, простите за выражение, суть шкапы с полками и ящиками, в который укладывается наше знание об организмах, сгруппировавшихся в виды, роды и семейства» (Усов, 1888, с. 333).

Из приведенных цитат видно, что с определенной точки зрения Усов — номиналист, т.е. он отстаивает, что реальны только организмы, особи, может быть — виды, но все надвидовые категории не есть реальность в том же смысле, в котором реальны виды. Это чрезвычайно редкий, почти уникальный пример в русской науке: пожалуй, никто больше из крупных исследователей не высказывал последовательного номинализма. Можно также видеть, что номинализм Усова очень сильно отличается от внешне сходных взглядов, часто высказываемых в иной научной традиции.

В XIX–XX веках накопилась большая коллекция номиналистических высказываний различных биологов (скажем, точки зрения А. Кэйна, С. Лёвтрупа и многих других). Однако аргументация там всегда довольно проста: особи обладают материальностью, виды — тоже (за счет скрещивания особей и порождения ими себе подобных — концепция вида как индивида, Ghiselin, 1974), а остальные таксоны есть человеческие понятия. В силу привычности такого взгляда он кажется беспроблемным: многие согласятся, что виды реальны в смысле «материальности», а все высшие таксоны — модели, которые человек придумал, чтобы описать процесс эволюции в рамках, скажем, иерархической системы понятий. Позиция Усова иная: он выделяет несколько видов реальности, так что макротаксоны у него оказываются понятиями, организмы (как семафоронты) — присутствуют материально в отдельных своих стадиях, особи (как совокупности семафоронотов) есть идеальные природные единства, а таксоны между видом и семейством существуют еще одним способом, который правильно будет назвать архетипическим (в смысле Гёте). Причем ударение в позиции Усова стоит именно на различии этих архетипических таксонов и понятий, так что ясно, что он выделяет *не* материальную реальность, с одной стороны, и разные виды понятий

— с другой стороны, а видит именно достаточно сложную структуру реальности, не сводимую к словесным играм в идею и материю.

Как и любая достаточно проработанная интеллектуальная позиция, система взглядов Усова с трудом выносит втискивание ее в какие-то заранее заданные рамки. Так, во многом его взгляды номиналистичны, и выше это было высказано, но: «В последнее время, чувствуя такую искусственность классификаций, считааемых наиболее естественными, многие биологи стали смотреть на классификации и таксономические работы как-то свысока, и считать классификационные группы за нечто в роде ящиков или библиотечных шкафов, по полкам которых расположены живые существа, что не позволяет перемешивать их, и таким образом классификации становятся только вспомогательным орудием для памяти. Такой взгляд, хотя имеет долю правды, но все-таки нельзя не считать его близоруким» (Усов, 1888, с. 335). Тем самым номинализмом позиция Усова вовсе не исчерпывается: он не считает, что таксономические понятия есть человеческая условность, не имеющая отношения к природе. Возможно, его заинтересовала бы возможность подробнее развить свои мысли по поводу преодоления искусственных частей в таксономии, но прохладный прием, который встретила его работа, отбил у него желание делать это. Он ограничивается констатацией факта: таксономическая система живого отчасти естественна (снизу), отчасти искусственна (сверху), при этом если о росте естественности и «оживлении» системы он практически не говорит, то вот о росте искусственности и соответственно омертвлении высказывается:

«Мы разобрали три главнейшие формы классификаций, и приходим к тому убеждению, что все они сходятся в том, что несмотря на принцип, руководивший таксономами, все-таки для всех высших групп до отрядов включительно они следуют дихотомическому делению, ибо основывают свои группы не на сходстве организмов, а на различии предикатов, выбирая признаки деления не по важности признаков, а по резкости их: либо то, либо другое».

«Низшие группы, мы говорили, основываются на сходстве организмов, но нет ничего легче как приискать и отличительные признаки для семейств, родов и видов, и продолжить дихотомию от отрядов до видов, которые представляют отвлечения от индивидуумов. Мы таким образом приходим к дихотомическому ключу, впервые употребленному в дело Ламарком при издании его флоры окрестностей Парижа. Такие дихотомические ключи чрезвычайно удобны для определения организмов. Но ключей этих никоим образом нельзя

считать классификациями, ибо здесь вопрос в различии признаков, а не в сравнении предикатов групп, в которых повторяются добытые человечеством сведения об организмах. Дихотомической ключ не выражает свода наших сведений, тогда как всякая классификация должна стремиться выразить именно сумму наших сведений об организмах в данное время» (Усов, 1888, с. 347).

Многие пункты рассуждений Усова имеют богатую историю — его книгу не читали, но она спорит с многими известными концепциями — о соотношении сходственной и филогенетической систематики, о критериях выделения таксонов, критериях естественности системы, членении особи на семафоронты и т.д. Но Усов высказал и такие положения, которые не затронуты, пожалуй, ни в каких крупных работах по теоретической систематике. Он был одним из первых, кто остановился на проблеме *неравнозначности таксономических подразделений*. С тех пор изредка в различных ревизиях конкретных групп проскальзывают указания, что на некотором таксономическом уровне — обычно это семейство, но иногда другая категория, вплоть до отряда — происходит некоторое изменение «смысла» таксонов. Наиболее часто в таких случаях говорят об экологической означенности групп, формулируется даже такое положение, что семейства — это последний таксономический уровень, на котором возможно сопоставить с каждым таксоном единую биоморфу, на более высоких уровнях эта операция теряет смысл и биоморфная характеристика таксона становится слишком дробной, чтобы осознать ее как единство.

По-видимому, дело заключается в том, что имеется противоположная зависимость между двумя распределениями. Число возможных биоморф растет с повышением таксономического уровня. Причем, возможно, имеет место пороговый эффект: физиологическая составляющая биоморфы (Innenwelt) начиная с некоторого уровня таксонов вырождена почти до нуля, так что виды и роды слабо различаются между собой по физиологическим показателям, а высшие таксоны могут различаться по ним весьма значительно. Внешняя, экологическая сторона биоморфы (Umwelt) **также весьма мало** разнообразна на низших таксономических уровнях, но на высоких уровнях ее разнообразие увеличивается беспредельно. С другой стороны, уровень таксономического разнообразия при снижении уровня таксонов растет: имеется в виду известная закономерность, что чем ниже таксономический уровень, тем большее число подтаксонов в среднем будет включать таксон этого уровня. Отсюда на верхних

таксономических уровнях имеется относительно небольшое число подтаксонов, которые сопоставляются огромному числу биоморф, а на нижних уровнях — очень большое число таксонов, которым сопоставлено относительно небольшое число биоморф. Отсюда ясно, что должен быть уровень, находящийся где-то посередине между верхней и нижней границами таксономической шкалы, где биоморфное и таксономическое деление совпадали бы.

Видимо, эмпирические исследования наталкиваются именно на это совпадение, когда описывают семейственный уровень организации как особенно экологически, биоморфно означенный. Простыми словами это соответствие таксона и биоморфы можно пояснить следующим образом. Неспециалист по группе, слабо знающий разнообразие данных животных, обычно сразу, «по габитусу», определяет до некоторого таксономического уровня — до семейства или до отряда. Неспециалист прежде всего видит «жужелицу», а потом уже, если есть у него такие познания, поймет, что это не *Carabus*, а *Harpalus*. Такая возможность легкого, габитуального определения с некоторой точностью связана с распознаванием не таксономических, — обычно скрытых и без детального исследования неразличимых, — а биоморфных признаков, которым именно на определенном таксономическом уровне находится соответствие. Человек называет узнаваную им биоморфу, а при переводе на язык таксонов это оказывается таксоном семейственного или близкого уровня.

Сейчас вся проблематика этой границы вырождена, проблемы обычно рассматриваются, исходя из других предпосылок. Однако можно найти рудименты этого старого, отмеченного у Усова представления о разноприродности таксонов разного уровня. Таким рудиментом является отраженное в Международном кодексе зоологической номенклатуры правило — применение принципов номенклатуры ограничено надпопуляционными группами от подвида до надсемейства. Как и у Усова, таксоны выше группы семейства считаются отличающимися от нижележащих таксонов.

Разумеется, можно усомниться в существовании такой границы. Зачем вообще ее проводить и ломать голову над «критичным рангом»? Если признать, что такой границы нет, мы получим вполне логичную точку зрения о реальном существовании таксонов высшего ранга (это решение связано с несколькими выводами в теории морфологии, в теории эволюции). Но оборотной стороной признания объективности высших таксонов будет утверждение о том, что в виде существует «что-то субъективное». Идеальное признается при-

сутствующим на любом уровне познания природы. Если же пытаться «отчистить» некую часть действительности от идеального, чтобы получить твердую опору объективных данных, приходится выстраивать эту самую границу реального и идеального и указывать ранг таксонов, маркирующий границу.

Проблема неравнозначности таксономических подразделений имеет многочисленные следствия. Самой широкой известностью пользуется т.н. «проблема вида», другой достаточно популярный аспект — проблема существования высших таксонов. Довольно часто это проблема решается в рамках филогенетики — имеется давняя традиция споров о микро- и макроэволюции. В пределах таксономической теории вопрос ставится значительно реже. Другой связанный аспект — система биоморф и ее связи с таксономической системой. Отдельная линия рассуждений уходит в очень сложную проблему сравнения рангов в различных таксономических группах. Предполагается, что вид везде «равен себе», следовательно, можно соотносить и высшие таксоны. Однако сопоставления семейств и отрядов, например, насекомых и млекопитающих, заставляет вновь и вновь сомневаться — не происходит ли сложения сапог с самоварами. Сопоставление рангов требуется при решении различных задач — например, при попытках определить скорость эволюционных изменений (Расницын, 2008).

Неисчерпаемость объекта исследования

Важная проблема, считающаяся философской и потому обычно не привлекающая внимания, — вопрос о неисчерпаемости объекта исследования. Для естественников основной установкой в познании является представление о неисчерпаемости объекта исследования. Исчерпаемой может оказаться созданная в определенных целях формальная модель. Сам объект неисчерпаем: поскольку исследователь выделяет признаки объекта в соответствии с целями и задачами исследования, то число признаков не является конечным и счетным. Установленные законы физических явлений являются, возможно, верными и окончательными, но законы — вовсе не объекты. Законы и модели, которые мы считаем верными и даже уверены в их вечной правильности, — это не объекты исследования.

Принцип познавательной неисчерпаемости объекта, к сожалению, редко обсуждается учеными-естественниками. Ранее, в советской биологии, он был общепринятым, поскольку входил в унаследованные от Гегеля представления об онтологии и в научных трудах

неизменно подтверждался ссылками на Ф. Энгельса и В.И. Ленина. В связи с падением марксистской философии и сам принцип встречает достаточно настороженное отношение. Однако и совершенно иные по происхождению попытки построить философию естествознания (Сантьягская теория познания, разрабатываемая Ф. Варелой и У. Матураной) приводят к формулировке такого принципа (Maturana 1988, 1991a, b, c). **К таким же выводам приходит в рамках эволюционной теории познания Г. Фоллмер (1998).**

Под исчерпаемостью понимается возможность построения такой модели, которая будет полностью охватывать поведение объекта, все явления с его участием. Если бы объекты были исчерпаемы, описательное естествознание являлось бы устаревшей системой знания, мы заменили бы объекты моделями и получили бы окончательный список существующих объектов. Описательное естествознание не устаревает, если нельзя объекты заменить моделями. Опорой описательного естествознания являются типовые образцы, а не модели любой степени детальности. Предложения, связанные с отказом от портящихся типовых образцов, уже возникали — типы хотели заменить на электронные фотографии. Сейчас выдвигается иное предложение — использовать вместо типового экземпляра узел кладограммы или апоморфию (Plejel, Rouse, 2002). Таким образом, принцип неисчерпаемости объекта исследования имеет самое прямое отношение к принципам систематики.

Отдельное понимание этого принципа имеется в рамках экспериментального метода. Если бы верным было обратное, т.е. объект исследования был исчерпаемым, могла бы возникать ситуация, когда мы порождаем новую гипотезу относительно эмпирических свойств объекта исследования, однако у нас не хватает (фундаментально) фактов для ее проверки — факты в буквальном смысле «кончились». Утверждая, что «факты не кончатся», мы всегда можем рассмотреть объект в новом аспекте, с новой стороны — с этой новой для нас стороны у объекта «тоже есть факты».

Имеется и другой подход к проблеме. Можно утверждать, что все мыслимые объекты исследования слеплены из атомов. А атомы мы в значительной степени познали. И в таком случае объекты — все — принципиально полностью познаваемы, поскольку мы знаем их элементарное строение и гарантируем, что можем математически описать все взаимодействия меж элементами. Остаются лишь технические проблемы... что скучно. С другой стороны, достаточно формальное, полное и точное знание объекта все же не приводит к

«окончанию» познания («эффект бабочки» Эдварда Лоренца). Небольшие отклонения в начальных условиях могут привести к очень большим отклонениям в результатах. Значит, помимо «микроскопического» описания объекта, сделанного на основе знания элементов, нам требуются и описания на других уровнях, позволяющие представить поведение объекта в более общих чертах. Тем самым оказывается — проблема исчерпаемости объекта естествознания и принципиальной полноты естественнонаучного знания замыкается на проблему «уровней организации».

Атомы «состоят из» ядер и электронов; ядро же, в свою очередь, из нуклонов (протонов и нейтронов). А нуклоны «состоят из» кварков и (может быть) глюонов. Кварки наблюдаются (в определённом смысле) только в составе адронов; в свободном виде, отдельно от адронов, кварки — возможно — не существуют (проблема конфайнмента). Тем самым проблематизируется понятие «состоит из»: если элементы, из которых «состоит» объект, вне объекта не существует, он не может «состоять из» них. На определенном уровне это понятие теряет смысл — и вся предшествующая линия рассуждений, редуцирующая объекты к элементам, оказывается под сомнением. И это в самом простом способе рассуждений, элементаристском пути вглубь — а ведь можно говорить и о структуре взаимодействий, что сразу выводит на проблему уровней организации.

Уже в физике видно, что скачок мысли от знания основных законов к знанию объекта исследования является весьма затруднительным. Во многих областях физики основные законы заведомо известны, однако это лишь частично помогает решать реальные проблемы. Яркий пример — уравнение Навье-Стокса для течения вязкой несжимаемой жидкости. Это очень просто выглядящее уравнение всего с одним параметром... однако оно описывает и Ниагарский водопад, и струю воды из крана. Описывает — «в принципе». Тем самым неисчерпаемым в определенном отношении является и исследование самих моделей. Уравнение Навье-Стокса, в каком-то смысле, неисчерпаемо, как Ниагарский водопад. Совершенно не исключено, что у него будут обнаруживаться все новые и новые нетривиальные свойства. Утверждается, что даже при чисто дедуктивном исследовании знание аксиом не подразумевает знания всех следствий. Даже если мы перейдем от рассмотрения «объект — модель» только к рассмотрению моделей, мы вынуждены будем заключить, что формулировка модели — лишь начало исследования. Неисчерпаемость моделей сейчас удобнее иллюстрировать, опираясь на представления о фрак-

талах. Довольно простые и с виду «исчерпаемые» уравнения включают в себя чрезвычайно сложные реализации.

Дойч в «Структуре реальности» высказывается относительно высокоуровневых и низкоуровневых описаний реальности: «Например, рассмотрим конкретный атом меди на кончике носа статуи сэра Уинстона Черчилля, которая находится на Парламентской Площади в Лондоне. Я попытаюсь объяснить, почему этот атом меди находится там. Это произошло потому, что Черчилль был премьер-министром в палате общин, которая расположена неподалеку; и потому, что его идеи и руководство способствовали победе Объединенных сил во Второй Мировой войне; и потому, что принято чествовать таких людей, ставя им памятники; и потому, что бронза, традиционный материал для таких памятников, содержит медь и т.д. Таким образом, мы объясним физическое наблюдение низкого уровня — присутствие атома меди в определенном месте — через теории чрезвычайно высокого уровня о таких исходящих явлениях, как идеи, руководство, война и традиция.

Нет такой причины, почему должно существовать, даже в принципе, какое-либо более низкоуровневое объяснение присутствия этого атома меди, чем то, которое я только что привел. Предположим, что упрощенная «теория всего» в принципе сделала бы низкоуровневое предсказание вероятности, что такая статуя будет существовать, если известно состояние (скажем) солнечной системы в какое-то более раннее время. Точно также эта теория в принципе описала бы, как эта статуя могла туда попасть. Но такие описания и предсказания (конечно же, абсолютно нереальные) ничего бы не объясняли. Они просто описывали бы траекторию движения каждого атома меди от медного рудника через плавильную печь, мастерскую скульптора и т.д. Они также могли бы сформулировать, какое влияние на эти траектории оказывают силы от окружающих атомов, например, тех, из которых состоят тела шахтеров и скульптора, и, таким образом, предсказать существование и форму статуи. В действительности, такое предсказание следовало бы отнести к атомам по всей планете, вовлеченным, кроме всего прочего, в сложное движение, которое мы называем Второй Мировой войной. Но даже если бы вы обладали сверхчеловеческой способностью следовать таким многословным предсказаниям нахождения атома меди в том месте, вы все равно не смогли бы сказать, что понимаете, почему он там находится» (Дойч, 2001).

То есть то, что «мы знаем их элементарное строение и гарантируем, что можем математически описать все взаимодействия меж

элементами», вовсе не эквивалентно «полному познанию». Нас интересует описание минимальной длины, а оно, очевидно, является высокоуровневым.

Важно еще раз подчеркнуть — утверждается не только неисчерпаемость моделей, но и неисчерпаемость самих объектов. Объект существует вне рамок любых теоретических представлений, вне рамок теоретических моделей, в которых он осмыслен. Вероятно, можно было бы сказать, что объект исчерпаем, если исключить его из всех взаимодействий. Т.е. исчерпаем абсолютно изолированный объект. Такого объекта не существует, и если бы он существовал, мы не могли бы ничего о нем сказать. Мы обычно ставляем объект для познания в такой форме, мысленно выделяем из мира. Т.е. познаваемость объекта — это одна из фикций, которые мы образуем, когда берем нечто в мире и создаем из него предмет познания.

Понятие «состоит из» имеет основой операцию сложения. Мы мыслим множество, состоящее из элементов, причем существенные свойства множества определяются характеристиками элементов.

Элемент мыслим в отдельности, без обращения к множеству. Часть предполагает целое. Понятие «целое» не может быть переведено на язык элементаризма, поскольку включает в себя еще нечто, кроме элементов — представление о границе. Как основой мышления понятия «состоит из» является сложение, так основой понятия «имеет как часть» является операция заключения в скобки, обозначение некоторой границы, за которой данная операция неправомерна. Мышление о целом, об уровне организации и подобных понятиях предполагает подразделенность границами. Представление о «скобках», структура связей взаимодействующих элементов, задает аспект рассмотрения, принципиально отличный от элементаристского. Множество, состоящее из элементов, может быть помыслено «на одном уровне», без обращения к более высоким понятиям. Целое, состоящее из частей, не может мыслиться одноуровнево — части непредставимы вне целого, требуется иметь представление о структуре *отдельно* от представления об устройстве части.

Именно таким образом возникает внутреннее противоречие в любых элементаристских теоретических построениях. В биологии элементаризм привел к представлению об обусловленности строения организма набором генов. Возникает иллюзия, что целое сведено к множеству. Однако то, что выстраивается из генных продуктов, является частями, а не элементами. Для объяснения привлекается история — генное строение обусловлено предшествующей эволюцией и

потому из элементов выстраиваются согласованные части. В объяснении приходится ставить скобки, указывать на границу во времени — без этого объяснение не работает. Попытка включить весь ряд исторических объяснений в рамки одного рассуждения заставляет привлекать понятия иного, неэлементарного уровня. Нет такого места в рассуждении, где можно было бы «сократить» неэлементарные понятия. Мы можем выстраивать частные модели с прямой причинной связью (из-за такой-то мутации произошли такие-то изменения), но принципиально не можем описать все строение организма на этом языке.

Это означает лишь неполноту элементаристского описания, а не невозможность рационального познания действительности. Ведь цель элементаристского описания — сделать познаваемое понятным из интуиции сложения однородных элементов. Однако действие заключения в скобки ничуть не менее рационально. Набор понятий «элемент, множество, причина» ничуть не более выделен в рациональном смысле, чем набор «часть, целое, цель».

Список литературы

- Амлинский И.Е. 1955. Жоффруа Сент-Илер и его борьба против Кювье. М.: Изд-во АН СССР. М. 423 с.
- Бекетов А.Н. 1959. Гармония в природе // Избранные произведения русских естествоиспытателей первой половины XIX века. М. Изд. Социально-экономической литературы. С. 545–582.
- Велланский Д.М. 1812. Биологическое исследование природы в творящем и творимом ее качестве, содержащее основные начертания всеобщей физиологии. СПб. 464 с.
- Дойч Д. 2001. Структура Реальности. Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика». 400 с.
- Захаров Б.П. 2005. Трансформационная типологическая систематика. М.: КМК. 164 с.
- Котс А.Ф. 1914. Ламарк и Дарвин как историки в естествознании // Этюды по теории эволюции. Вып. 1. М. С. 1–22. Вып. 2. Рулье и Дарвин. Две характеристики. М. 20 с.
- Лихтенштадт В.О. 1920. Борьба за реалистическое мировоззрение. Искания и достижения в области изучения природы и теории познания. Государственное издательство. Петербург. 500 с.
- Любарский Г.Ю. 1996. Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. М.: КМК. 436 с.
- Любарский Г.Ю. 1999. Незримый колледж, которого нет // Люби-

- щевские чтения — 1999. Ульяновск: Изд-во Ульяновского ГПУ. С. 31–38.
- Любарский Г.Ю. 2001. Гётевские идеи в русской биологии XX века // Гёте в русской культуре XX века. М.: Наука. С. 277–288.
- Любищев А.А. 1971. Рецензия на книгу Е.С. Смирнова «Таксономический анализ» // Энтомол. обозрение. Т. 50. Вып. 2. С. 493–496.
- Оскольский А.А. 2007. Таксон как онтологическая проблема // Под ред. И.Я. Павлинова / Линневский сборник. Сб. труд. Зоол. муз. МГУ. Т. 48. С. 213–260.
- Павлинов И.Я. 2007. Этюды о метафизике современной систематики // Под ред. И.Я. Павлинова / Линневский сборник. Сб. труд. Зоол. муз. МГУ. Т. 48. С. 123–182.
- Петров В.С. 1949. К.Ф. Рулье. М.: Изд-во МОИП. 81 с.
- Расницын А.П. 2008. Теоретические основы эволюционной биологии // В.В. Жерихин, А.Г. Пономаренко, А.П. Расницын. Введение в палеоэнтомологию. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 6–79.
- Рулье К.Ф. 1841. Сомнение в зоологии как науке // Отечественные записки. Т. 19. Отд. 2. С. 1–13.
- Рулье К.Ф. 1954. Избранные биологические произведения. М. Изд. АН СССР. 688 с.
- Рулье К.Ф. 1955. — Биографический словарь профессоров и преподавателей Императорского Московского университета (1755–1855). 1855. М. Ч. I — 477 с. Ч. II — 673 с.
- Рулье К.Ф. 1959. Сомнение в зоологии как науке, Общая зоология // Избранные произведения русских естествоиспытателей первой половины XIX века. М.: Изд-во Соц.-эконом. лит.-ры. С. 479–489.
- Свасьян К.А. 1989. Иоганн Вольфганг Гёте. М.: Мысль. 191 с.
- Смирнов Е.С. 1938. Конструкция вида с таксономической точки зрения // Зоол. журн. Т. 17. Вып. 3. С. 387–418.
- Смирнов Е.С. 1969. Таксономический анализ. М.: Изд-во МГУ. 188 с.
- Усов С.А. 1867. Таксономические единицы и группы. М. 166 с.
- Усов С.А. 1888. Сочинения. Т. 1. Статьи зоологические. Под ред. М.А. Мензбира. М. 413 с.
- Фоллмер Г. 1998. Эволюционная теория познания: врождённые структуры познания в контексте биологии, психологии, лингвистики, философии и теории науки. М.: Русский Двор. 254 с.
- Шаталкин А.И. 2007. От Линнея и Ламарка к современности. Типология и эволюция — две линии развития в систематике // Под ред. И.Я. Павлинова / Линневский сборник. Сб. труд. Зоол. муз. МГУ. Т. 48. С. 25–100.

- Эккерман И.П. 1986. Разговоры с Гёте в последние годы его жизни. М.: Худ. лит. 667 с.
- Ghiselin M. 1974. A radical solution to the species problem // *Syst. Zool.* Vol. 23. № 5. P. 536–544.
- Maturana H.R. 1988. Ontology of observing: The biological foundation of self consciousness and the physical domain of existence // *Irish J. Psychol.* Vol. 9. № 1. P. 25–82.
- Maturana H.R. 1991a. Reality: The Search for objectivity, or the quest for a compelling argument. // Eds N. Leser, J. Serfert, K. Plitzner / *Die Gedankenwelt Sir Karl Poppers. Kritischer Rationalismus in Dialog.* Heidelberg: Carl Winter Universitäts Verlag. S. 282–374.
- Maturana H.R. 1991b. Scientific and Philosophical theories // Eds N. Leser, J. Serfert, K. Plitzner / *Die Gedankenwelt Sir Karl Poppers. Kritischer Rationalismus in Dialog.* Heidelberg: Carl Winter Universitäts Verlag. S. 282–374.
- Maturana H.R. 1991c. The Origin of the Theory of Autopoietic Systems // Ed. H.R. Fischer / *Autopoiesis. Eine Theorie im Brennpunkt der Kritik.* Frankfurt: Suhrkamp Verlag. P. 121–123.
- Panchen A.L. 1992. Classification, evolution, and the nature of biology. Cambridge Univ. Press. 398 p.
- Plejel F., Rouse G.W. 2002. Ceci n'est pas une pipe: names, clades and phylogenetic nomenclature // *J. Zool. Syst. Evol. Research.* Vol. 41. № 1. P. 162–174.
- Wiley E.O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics.* N.Y. Wiley Intersc. 439 p.

**ВОСТОЧНОПАЛЕАРКТИЧЕСКИЕ
И ОРИЕНТАЛЬНЫЕ ВИДЫ МУХ
РОДА *PSILA* MEIGEN (PSILIDAE)**

А. И. Шаталкин

Зоологический музей МГУ
e-mail: shatalkin@zmmu.msu.ru

**East Palaearctic and Oriental flies of
the genus *Psila* Meigen (Psilidae)**

A. I. Shatalkin

Zoological Museum of Moscow University

The key to the Eastpalaearctic and Oriental flies of genus *Psila* s.l. is given. The key including 89 species and 4 subspecies can be used for identification of species recorded for the following countries and areas: Russia (to the east of Ural Mts), Kazakhstan, Central Asia, Mongolia, China, Korea, Japan, Taiwan, Vietnam, Laos, Cambodia, Burma and Thailand, Nepal, India, Afghanistan.

Psila caucasica notata Shatalkin, 1986, p. 34 from Szechwan (China) is shown to be a senior homonym of the Nepalese *Psila notata* Iwasa 1994, p. 694. Respectively, a new replacing name *Psila (Chamaepsila) mitsuhiroi* is proposed here for *Psila notata* Iwasa.

Two species of *Psila (Chamaepsila)* are described as new ones, which formal taxonomic descriptions in English are provided here.

Psila (Chamaepsila) rossolimoae Shatalkin sp. nov. *Holotype*: Female deposited in the collection of Zoological Museum of the Moscow State University. *Diagnosis*. Head yellow. Frontal triangle and occiput brownish black. Antenna yellow; its 3rd segment brown above arista. Arista practically bare. Gena slightly more than height of eye. Face narrow, parafacial about 1.4 times as wide as facial width. Palpi black. Thorax yellow. Mesonotum with broad middle black postsutural band which is almost equal to width of scutellum and with a small brownish spot in ante-

rior part between humeral calli. Anepisternum (mesopleuron) and anepimeron with black stripe on upper margin; katepisternum (sternopleuron) dark brown in upper third; metanotum brown. Abdomen black. Legs yellow. Chaetotaxy. 2 *vt*, stout *pvt*, 1 *or*, 1 *npl*, 1 *sa*, 1 *pa*, 2 *dc*, scutellum with 2 marginal bristles; anepimeron (pteropleuron) bare. All bristles brownish-yellow. Body length 3.9 mm. Externally, this species is similar to *Psila (Chamaepsila) dichroa* Shatalkin, 1986 and *Psila (Chamaepsila) maculata* Soós, 1974. *P. dichroa* has entirely yellow thorax. *P. maculata* is really distinguished by mesonotum entirely yellow and ocellar (not frontal) triangle black.

Psila (Chamaepsila) tarbagotaica Shatalkin sp. nov. *Holotype*: Female deposited in the collection of Zoological Institute in St. Petersburg. *Diagnosis*. Head yellow, ocellar triangle black. Antenna yellow; its 3rd segment brown, yellowish in base. Arista brownish, in short hairs, width of its feathering slightly more than its thickened basal part. Gena about 1.2 times less than height of eye. Parafacial narrow about 3 times less than facial width. Palpi yellow. Thorax yellow, metanotum brown. Abdomen black. Legs yellow. Chaetotaxy. 3 *vt*, stout *pvt*, 2 *or*, 1 *npl*, 1 *sa*, 1 *pa*, 2 *dc*, scutellum with 2 marginal bristles; anepimeron (pteropleuron) bare. All bristles yellow. Body length 3.3 mm. Externally, this species is similar to *Chamaepsila unilineata* (Zetterstedt, 1847) which differs in having antenna entirely yellow, mesonotum with brownish stripes, and metanotum with wider stripe.

Замечания о структуре рода *Psila* s.l.

Род *Psila* Meigen 1803 (типовой вид *Musca fimetaria* Linnaeus, 1761) включает (с учетом ориентальных видов *Asiopsila*, принадлежность которых к *Psila* s.l. была выяснена недавно, см. Buck, Marshall, 2006a) 162 вида, в том числе 113 видов в Палеарктической области. Основное разнообразие рода приходится на умеренные области Голарктики.

Род показывает значительный полиморфизм и распадается на ряд подродов, некоторым из которых в разное время придавали статус рода. Ранее при выделении подгрупп использовались признаки наружного скелета, главным образом щетинки головы и груди. Позже соответствующие характеристики были дополнены признаками терминалий и эти различия рассматривались как ключевые, с которыми должны были соотноситься признаки наружного скелета.

Гендель (Hendel, 1917) выделил род *Chamaepsila* с типовым видом *Ch. rosae* (Fabricius, 1794), охватывавший те виды *Psila* s.l., ко-

торые имеют затеменные щетинки (*pos*). Соответственно родовое название *Psila* стало соотноситься с группой видов, у которых *pos* отсутствуют. Виды *Psila* s.str. и *Chamaepsila* доминируют в Европе. Из видов *Psila* s.str. в Азии отмечены *Psila magna* (Курильские о-ва) (Шаталкин, 1983) и несколько видов из Западного Китая. У этих видов *pos* имеются. *Psila* s.str., таким образом, характеризуется дизъюнктивным распространением.

Цеттерштедт (Zetterstedt, 1860) установил род *Psilosoma* (типовой вид — *Scatophaga audouini* Zetterstedt, 1835), который, как правило, не рассматривается внутри *Psila*. Наиболее характерные признаки для двух известных в роде видов — отсутствие нотоплевральных щетинок, сильно или умеренно расширенные задние бедра самцов и склеротизованный яйцеклад самок. Гениталии также показывают большое своеобразие и отличаются длинным широким и слабо склеротизованным эдеагусом (Шаталкин, 1986). Нотоплевральные щетинки также отсутствуют у видов *Synaphopsila* (см. дальше). Обе группы, однако, разделены географически: *Psilosoma* имеет европейский ареал, виды *Synaphopsila* распространены на Дальнем Востоке, в Китае, Корее и Японии.

Фрей (Freu, 1925) выделил внутри *Psila* s.l. род *Oxypsila* для единственного европейского вида *Psila abdominalis* Schummel, 1844, у которого помимо *pos* отсутствовали также дорсоцентральные щетинки (*dc*). *P. abdominalis* филогенетически близок к видам *Psila* s.str. и его можно рассматривать внутри этой группы, где он будет занимать обособленное положение. В той же работе Фрей ввел родовое имя *Tetrapsila* (типовой вид *Psila obscuritarsis* Loew, 1856) для видов *Chamaepsila*, имеющих четыре щетинки на щитке. *P. obscuritarsis* не известен восточнее Енисея. К данному роду был впоследствии отнесен позже описанный вид *Tetrapsila longipennis* Ségué, 1936 с Азорских островов. *T. longipennis*, по нашему мнению, относится к подроду *Afropsila* Shatalkin (2001), охватывающему несколько афротропических видов, и его объединение с *P. obscuritarsis* основано на формальном сходстве. Кроме того, некоторые виды *Xenopsila* (см. дальше) также имеют четыре краевые щетинки на щитке. Признак, таким образом, показывает межгрупповую изменчивость. Поэтому достаточных оснований для выделения *Psila obscuritarsis* из *Chamaepsila*, на наш взгляд, нет.

В Восточной Азии разнообразны виды подродов *Synaphopsila*, *Xenopsila* и *Freyopsila*. Гендель (Hendel, 1934) описал род *Synaphopsila* с единственным китайским видом *S. hummeli*. В последующем

были описаны многочисленные виды с Дальнего Востока, из Японии и Китая. У видов подрода отсутствуют нотолевральные щетинки. По этому признаку подрод сходен с видами европейского рода *Psilosoma*.

Для группы видов, филогенетически связанных с *Psila sibirica* Frey, 1925 (= *Psila problematica* Hennig, 1941), нами (Шаталкин, 1986) был установлен новый подрод *Freyopsila*. Типовой вид подрода *F. sibirica* проник в Европу; он необычайно сходен с североамериканским видом *Psila levis* Loew, 1869 и, возможно, конспецифичен с ним.

Название *Xenopsila* Buck было недавно предложено для азиатских и некоторых неарктических видов *Pseudopsila* Johnson, 1920 (Buck, Marshall, 2006b). Эти авторы выяснили, что неарктический вид *Pseudopsila fallax* (Loew, 1869), являющийся типом *Pseudopsila*, филогенетически не связан с остальными неарктическими представителями *Pseudopsila* — *P. collaris* Loew, 1869, *P. bivittata* Loew, 1869, *P. lateralis* Loew, 1860. Для этих видов, а также для палеарктических видов *Pseudopsila* они предложили отдельный подрод *Xenopsila*. Они также свели в синонимы родовое имя *Pseudopsila* к *Psila*. Это последнее решение, на наш взгляд, является поспешным. Три неарктических вида группы *Ps. fallax* (включая *P. angustata* (Cresson, 1919) и *P. perpolita* Johnson, 1820) не вписываются в групповую структуру *Psila* s.str. и *Chamaepsila*. Они хорошо отличаются от видов двух последних подродов по белой аристе и четырем краевым щетинкам щитка. За этой группой можно, на наш взгляд, оставить название *Pseudopsila*.

Нами (Shatalkin, 1998) был предложен подрод *Asiopsila* для ориентальных длинноусых видов *Loxocera*, отличающихся маленькими размерами (3.5–5.0 мм), отсутствием подушки плотных волосков на нижней стороне в вершинной части задних бедер, присутствием беловатого пятна на верхней части стерноплевр (катэпистернума) и некоторыми другими признаками. Позже этот подрод был включен в *Psila* s.l. (Buck, Marshall, 2006a), с чем можно согласиться, учитывая отличие видов по орнаментации задних бедер, характерной для видов *Loxocera*. Подрод *Asiopsila* имеет исключительно ориентальное распространение и далее здесь не рассматривается.

Восточноазиатская фауна псилид изучена достаточно хорошо. К настоящему времени составлены фаунистические списки ключевых территорий Восточной Азии, в связи с чем назрела необходимость суммировать имеющиеся данные по роду *Psila*. Фрей (Frey, 1955) дал обзор бирманских видов, описав два новых. Фауна Монголии была изучена А. Шошем (Soós, 1974). Нами (Шаталкин, 1986; Shatalkin,

2000) опубликованы две обобщающие работы по фауне рода *Psila* Дальнего Востока. Примерно в то же время М. Ивасой (Iwasa, 1991) была обработана японская фауна *Psila*. Аналогичная работа по фауне Китая была выполнена китайскими диптерологами (Wang, Yang, 1996), которые обобщили свои данные в определителе двукрылых насекомых Китая. После этой сводки виды *Psila* с территории Китая описывались только нами (Shatalkin, 2000). По фауне Непала имеется работа М. Ивасы (Iwasa, 1994) с описанием пяти видов. Из Индии известны два вида, которые также включены в нижеследующую определительную таблицу. Виды *Psila* на территории Филиппин и Индонезии не были зарегистрированы.

Работы М. Ивасы были написаны на английском языке. Поэтому у нас не возникло особых трудностей с оценкой состава японской фауны *Psila*. Китайские виды составляют проблему для европейских систематиков, поскольку их описания приведены на китайском языке. В общей сложности китайскими специалистами описано 19 видов *Psila* s.l. Английские диагнозы новых видов оказались очень краткими. Поэтому, чтобы соотнести китайские виды с видами других *Psila* из восточных территорий, нам пришлось перевести с китайского определительные таблицы и описания новых видов. В итоге мы сумели разобраться с китайской фауной *Psila*. Результаты проведенной работы представлены в таблице для определения видов *Psila* восточноазиатского региона.

Китайские диптерологи (Wang, Yang, 1996) включили три вида, у которых отсутствуют заглазковые (затемненные) и дорсоцентральные щетинки, в род *Oxypsila*. Единственный европейский представитель *Oxypsila* (*Psila abdominalis*) имеет волоски на птероплеврах (анэпимероне) и должен быть включен в *Psila* s.str. У нас нет информации о состоянии данного признака у китайских видов. Поэтому в определительной таблице эти виды отнесены к подроду *Oxypsila*. Не исключено, однако, что здесь мы имеем самостоятельный подрод. *Oxypsila unistripena* Wang et Yang имеет 4 краевых щетинки на щитке, но базальные щетинки маленькие, заметно короче, чем аналогичные щетинки у видов *Xenopsila*. Вид описан по самке, поэтому мы не решились отнести его к *Xenopsila*. Авторы в описании этого вида указывают на одну пару щитковых щетинок, но на рисунке этих щетинок четыре. Учитывая эту неясность, в определительной таблице мы включили *Oxypsila unistripena* в две тезы: щиток с двумя краевыми щетинками — щиток с четырьмя щетинками.

Psila maculipennis Frey и *Psila unicrinata* Wang et Yang образуют самостоятельную группу, отличающуюся от *Xenopsila* (в то время род *Pseudopsila*), к которому Р. Фрей отнес *Psila maculipennis*.

В определительную таблицу не включен один вид — *Psila apicalis* Wiedemann, 1830 (Китай). Единственный типовой экземпляр самки отсутствует в коллекции Видеманна в Зоологическом музее университета Копенгагена (см. <http://www.zmuc.dk/EntoWeb/collections-data-baser/Diptera/dipterasites.htm>).

Таблица может использоваться для определения видов, обитающих на территории следующих стран и областей: Россия (к востоку от Урала), Казахстан, Средняя Азия, Монголия, Китай, Корея, Япония, Тайвань, Вьетнам, Лаос, Камбоджа, Бирма и Таиланд, Непал, Индия, Афганистан.

В тексте определительных таблиц и в описаниях приняты следующие условные обозначения.

Щетины головы: *oc* — глазковые (оцеллярные); *or* — орбитальные; *roc* (*pvt*) — заглазковые (затемненные); *vte* и *vti* — наружные и внутренние теменные.

Щетины груди: *ac* — акростихальные; *dc* — дорсоцентральные; *h* — плечевые; *ia* — интраалярные; *mspl* — мезоплевральные; *npl* — нотоплевральные; *pa* — посталярные; *ph* — заплечевые; *ppl* — проплевральные; *prsc* — предщитковые (прескутеллярные); *sa* — супраалярные; *sc* — щитковые (скутеллярные); *stpl* — стерноплевральные. Цифра перед условным обозначением означает число пар соответствующих щетинок. Например, 1+3 *dc* — четыре пары дорсоцентральных щетинок, одна пара перед швом, три — за швом.

Жилки крыла: *M* (M_{1+2} и M_{3+4}) — медиальные; *R* (R_{2+3} и R_{4+5}) — радиальные; *dm-cu* (*tp*) — задняя поперечная, *r-m* (*ta*) — передняя поперечная.

Новые названия и таксоны видовой группы

Название *Psila* (*Chamaepsila*) *mitsuhiroii* Shatalkin n.nov. предлагается здесь в качестве замещающего для названия *Psila notata* Iwasa 1994, p. 694 из Непала (preocc. *Psila caucasica notata* Shatalkin, 1986, p. 34 из Китая, Сычуань).

Psila (*Chamaepsila*) *rossolimoae* Shatalkin sp. nov.

Материал. Голотип ♀, Бурятия, р. Витим, 100 км выше Романовки, Байса, 10.08.1983 (В. Жерихин, Д. Щербakov). Хранится в коллекции Зоологического музея МГУ, Москва (ZMMU).

Описание. Самка. Голова желтая. Лобный треугольник бурый, кпереди светло-бурый; глазковый треугольник темнее, почти черный. Затылок и область выхода теменных щетинок буроватые. Высота лба от задних глазков равна ширине лба. Лицо очень узкое, соответственно скулы широкие, каждая из них в 1.4 раза шире лицевой полосы. Щеки высокие, слегка превышают высоту глаз. Глаза округлые. Базальные членики усиков желтые; 3-й членик желтоватый в основании и черный выше аристы. Длина 3-го членика усиков в 1.4 раза превышает его ширину. Ариста в плохих различных волосках, практически голая. Щупики черные на вершине. Среднеспинка желтая, в задней половине (за швом) с широкой (в ширину щитка) темно-бурой полосой, переходящей на щиток; в передней части среднеспинки имеется небольшое темно-бурое пятно; между этим пятном и зашовной полосой намечается очень узкая темно-бурая соединительная полоска. С каждой стороны среднеспинки выше шва намечается округлое буроватое пятно. Плечевые бугорки буроватые. Бочки груди желтые с бурыми пятнами: мезоплевры в верхней половине черные, в нижней буроватые; птероплевры в верхней половине темно-бурые; стерноплевры в верхней трети темно-бурые; гипоплевры и метаплевры темно-бурые; метанотум с темно-бурой полосой. Щиток бурый. Ноги желтые. Крылья прозрачные. Жужжальца беловатые с желтым стебельком.

Хетотаксия: 2 *vt*, крепкие *pvt*, 1 *or*, 1 *npl*, 1 *sa*, 1 *pa*, 2 *dc*, щиток с 2 краевыми щетинками; птероплевры голые. Все щетинки буровато-желтые.

Длина тела 3.8 мм.

Самец неизвестен.

Диагноз. Новый вид входит в группу *Ch. maculata*. *Psila (Chamaepsila) dichroa* Shatalkin 1986 из Амурской области отличается от нового вида полностью желтой грудью. *Psila (Chamaepsila) maculata* Soós 1974 характеризуется желтой среднеспинкой и иным рисунком бурых пятен на бочках груди; кроме того у этого вида лишь глазковый треугольник черный.

Этимология. Вид назван в честь директора Зоологического музея Московского государственного университета Ольги Леонидовны Россолимо.

***Psila (Chamaepsila) tarbagotaica* Shatalkin sp. nov.**

Материал. Голотип ♀, Казахстан, Семипалатинская обл., Тарбагатай, 20 км к северо-востоку от Благодатного, 16.07.1978 (Нарчук). Голотип хранится в коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург).

Описание. Самка. Голова желтая, лишь глазковый треугольник темно-бурый. Высота лба от задних глазков практически равна ширине лба. Скулы узкие, в 3 раза уже ширины лицевой полосы. Щеки высокие, в 1.2 раза меньше вертикального поперечника глаз. Глаза округлые. Базальные членики усиков желтые; 3-й членик темно-бурый, слегка желтоватый в основании с нижней стороны. Длина 3-й членика усиков в 1.4 раза превышает его ширину. Ариста бурая, в относительно длинных волосках, ее оперение отчетливо превышает толщину расширенной базальной части аристы. Щупики полностью желтые. Грудь желтая. Метанотум с контрастным коричневым треугольным пятном, занимающим две трети его площади; основание этого треугольного пятна смыкается с брюшком, вершина пятна не доходит до основания щитка. Ноги желтые. Крылья прозрачные. Жужжальца беловатые с желтым стебельком.

Хетотаксия: 3 *vt*, крепкие *pvt*, 2 *or*, 1 *npl*, 1 *sa*, 1 *pa*, 2 *dc*, щиток с 2 краевыми щетинками; птероплевры голые. Все щетинки желтые.

Длина тела 3.3 мм.

Самец неизвестен.

Диагноз. Новый вид входит в группу *Chamaepsila pallida*, в которой сближается с европейским видом *Chamaepsila unilineata* (Zetterstedt, 1847) и монгольским видом *Chamaepsila mongolica* Soós. От первого вида *Psila (Chamaepsila) tarbagotaica* sp. nov. отличается черным 3-м члеником усиков, отсутствием трех черных полос (или их следов) на среднеспинке; метанотум у *Ch. unilineata* с широкой полосой, идущей от основания брюшка до основания щитка. *Ch. mongolica* отличается черными щупиками и 1 *or*.

Таблица для определения восточноазиатских и ориентальных видов *Psila* s.l.

1. Крылья по меньшей мере с контрастными пятнами на *tp*, R_{2+3} , R_{4+5} и M_{1+2} 2
- Крылья прозрачные, без пятен 6
2. Крылья на вершине более или менее затемненные 3
- Крылья на вершине лишь с пятнами на R_{2+3} , R_{4+5} и M_{1+2} 5
3. Вершинное затемнение большое, охватывает треть крыла или более. *ta* без затемнения. Среднеспинка с темными полосами 4
- Крыло с узким вершинным затемнением, которое широко отделено от затемнения на *tp*. *ta* с затемнением. Грудь желтая. 7.0–7.5. Китай (Ганьсу) *Psila (Chamaepsila) maculatata* Wang et Yang 1996
4. Вершинное крыловое затемнение крупнее и распространяется

- на *tp*. Полосы среднеспинки не заходят на щиток. 3.0. Китай (Гуанси-Чжуанский А.Р.) *Psila unicolor* Wang et Yang 1996
- Вершинное крыловое затемнение меньше и не заходит на *tp*. Полосы среднеспинки распространяются на щиток. 4.0–4.8. Вьетнам, Бирма *Psila maculipennis* Frey 1955
5. Грудь полностью желтая. *ta* и *tp* затемненные. 5.8. Китай (Сычуань) *Psila (Chamaepsila) celidoptera* Shatalkin 1986
- Грудь с черными пятнами по бокам на мезоплеврах и стерноплеврах, а также с черными полосами на среднеспинке. Метанотум черный. Только *tp* с затемнением. 4.0–5.0. Китай (Цинхай) *Psila (Chamaepsila) testudinaria* Wang et Yang 1996
6. Щиток с 4–6 крепкими щетинками 7
- Щиток с 2 крепкими щетинками 14
7. Щиток с 6 крепкими щетинками. Крупный вид: 9 мм. Китай (Чжэцзян)..... *Psila grandis* Wang et Yang 1996
- Щиток с 4 крепкими щетинками Размеры существенно меньше: 3.0–6.7 мм 8
8. 3 *vt*. Длина тела 5.8–6.7 мм 9
- 2 *vt*. Ариста белая с белыми волосками. *pvt* хорошо развиты. Самцы с длинным тонким склеротизованным эдеагусом, обычно выступающим из под брюшка. Длина тела менее 5 мм. (подрод *Xenopsila (Pseudopsila)*) 10
9. *dc* имеются. Тело полностью желтое. *pvt* слабые. 5.8–6.7. Европа, Зап. Сибирь *Psila (Chamaepsila) obscuritarsis* Loew 1856
- *dc* отсутствуют. Бочки груди желтые, с черной продольной полосой в верхней части мезоплевр и с аналогичной черной полосой вдоль анатергальной области латеротергита. Среднеспинка с одной срединной черной полосой. 6.0. Китай (Ганьсу) *Psila unistriperda* Wang et Yang 1996
10. Тело целиком желтое. Усики желтые, их 3-й членик в вершинной части черный. 3.0–4.0. Хабаровский край, Амурская обл., Приморье. Япония, Корея *Psila (Xenopsila) tetrachaeta* Shatalkin 1983
- Окраска тела иная 11
11. Тело целиком черное 3.0–4.0. Бирма *Psila (Xenopsila) nigricollis* Frey 1955
- Окраска тела иная 12
12. Среднеспинка с парой узких черных полос, разделенных по линии шва. Плечевые бугорки черные. Бочки груди с черной полосой по верхнему краю выше стерноплевр. Метанотум желтый. 3.0–3.6. Китай (Хубей), Корея *Psila (Xenopsila) nigrohumera* Wang et Yang 1996

- Среднеспинка с парой широких черных полос, соединяющихся в передней части и охватывающих почти все пространство между плечевыми бугорками; по линии шва эти полосы разделены. Метанотум черный 13
13. 3-й членик усиков желтый с затемнением по верхнему краю. Мезоплевры полностью черные. 3.8–4.5. Приморье. Корея
..... *Psila (Xenopsila) nemoralis* Shatalkin 1986
- 3-й членик усиков черный, узко желтый в основании. Мезоплевры желтые с узкой черной полосой в верхней половине. 3.5–4.0. Хабаровский край, Приморье. Япония, Китай (Нинся-Хуэйский А.Р.) *Psila (Xenopsila) arbustorum* Shatalkin 1986
[*Chamaepsila maculadorsa* Wang et Yang 1996]
14. *pvt* отсутствуют 15
- *pvt* имеются 48
15. 3 *vt* 16
- 2 *vt* 19
16. Птеролевры голые. Средние лапки с желтыми вентральными шипиками 17
- Птеролевры в волосках. Средние лапки с черными вентральными шипиками. Подрод *Psila* s.str. (часть) 18
17. Бочки груди черные с желтой продольной полосой, охватывающей верхнюю часть стерноплевр и нижнюю часть мезоплевр и птеролевр. Среднеспинка желтая, область между плечевыми бугорками черная; от этой области отходят три черные продольные полосы: срединная длинная, оканчивается у основания щитка; две латеральные короткие, сужающиеся кзади, не доходят до шва. Метанотум черный. *npl* и *dc* отсутствуют. 4.0. Китай (Ганьсу).....*Psila (Synaphopsila) hummeli* Hendel 1934
- Бочки груди желтые, с черной продольной полосой в верхней части мезоплевр и с аналогичной черной полосой вдоль анатергальной области латеротергита. Среднеспинка с одной срединной черной полосой. Метанотум желтый. *npl* имеются, *dc* отсутствуют. 6.0. Китай (Ганьсу) (см. тезу 9)
.....*Psila unistripeda* Wang et Yang 1996
18. Среднеспинка с 2 черными продольными полосами между швом и *dc*. 1-й членик усиков желтый, два следующих темно-коричневые. Метанотум желтый. 5.6. Китай (Сычуань)
..... *Psila (Psila) caucasica notata* Shatalkin 1986
- Среднеспинка, кроме двух черных полос между швом и *dc*, имеет черную срединную полосу, расширяющуюся кпереди между

- плечевыми бугорками, кзади не достигающую щитка. Базальные членики усиков желтые, 3-й членик черный. Метанотум с широкой коричневой продольной полосой. 7.0. Китай (Ганьсу)..... *Psila (Psila) lineata* Hendel 1934
19. *npl* отсутствуют 20
 — *npl* имеются 27
20. Брюшко желтое. Задние бедра самцов расширены и изогнуты. Самка с хорошо развитым склеротизованным яйцекладом. Европейские виды. Подрод *Psilosoma* Zetterstedt (далее не рассматривается)
 — Брюшко черное. Задние бедра самцов простые (подрод *Synaphopsila* Hendel) 21
21. *dc* отсутствуют. Тело черное..... 22
 — *dc* имеются. Тело черно-желтое 24
22. Лицо с узкой черной полосой. 3-й членик усиков черный. Китай *Psila (Synaphopsila) facivittata* Wang et Yang 1992
 — Лицо полностью желтое. Грудь полностью черная 23
23. Меньше: 2.7 мм. Базальные членики усиков и щеки желтые. Приморье..... *Psila (Synaphopsila) maritima* Shatalkin 1986
 — Крупнее: 4.0–4.5 мм. Базальные членики усиков и щеки темно-бурые. Япония (Хоккайдо, Хонсю) *Psila (Synaphopsila) pullata* Iwasa 1991
24. Среднеспинка черная. Птеролевры желтовато-бурые. Лицо с узкой черной полосой. *dc* имеются. 4.5 мм. Южн. Курилы (Кунашир) *Psila (Synaphopsila) pteropleuralis* Shatalkin 1992
 — Среднеспинка желтая с черной срединной полосой 25
25. Среднеспинка лишь с черной срединной полосой 26
 — Среднеспинка помимо срединной полосы с парой овальных коричневых пятен за швом. 4.9. Сахалин *Psila (Synaphopsila) emiliae* Shatalkin 1992
26. 3-й членик усиков короче, в 2.3 раза длиннее своей ширины. 3.3. Южн. Курилы (Кунашир). Япония *Psila (Synaphopsila) nartshukae* Shatalkin 1996 [*Phytopsila carota* Iwasa 1997]
 — 3-й членик усиков конусовидный, в 3.4 раза длиннее своей ширины. 4.1–4.7. Приморье *Psila (Synaphopsila) musiva* Shatalkin 1996
27. *dc* отсутствуют. Грудь и брюшко черные. 3-й членик усиков и щупики на вершине черные..... 28
 — *dc* имеются 29
28. Голова темно-коричневая. Лоб заметно вытянут. *or* отсутствуют 4.5–5.0. Китай (Ганьсу, Хэбэй)

- *Psila (Oxypsila) altusfronsa* Wang et Yang 1996
 — Голова желтая. Лоб не вытянут. 2 *or.* 4.0. Китай (Юньнань)
 *Psila (Oxypsila) nigricorpa* Wang et Yang 1996
29. Птероплевры в волосках. Средние лапки с черными вентральными шипиками. Подрод *Psila s.str.* (часть) 30
 — Птероплевры голые. Средние лапки с желтыми вентральными шипиками 32
30. Мезоплевры по верхнему краю с темно-бурой полосой 31
 — Мезоплевры полностью желтые. 3 *vt* (Смотри тезу 18).....
 *Psila (Psila) caucasica notata* Shatalkin 1986
31. Щупики на вершине черные. Среднеспинка с парой черных латеральных полос. Метанотум желтый. 6.3–6.9. Китай (Сычуань)..... *Psila (Psila) szechuana* Shatalkin 2000
 — Щупики полностью желтые. Среднеспинка со срединной сужающейся кзади черной полосой, почти достигающей уровня *dc.* Метанотум коричневый. 4.1. Непал.....
 *Psila (Psila) himalayensis* Iwasa 1994
32. Тело желтое. Усики желтые, их 2-й членик черный 33
 — Брюшко и, по меньшей мере, частично грудь черные. Два первых членика усиков желтые. Ариста короткоопушенная (подрод *Freyopsila* Shatalkin) 34
33. Среднеспинка полностью желтая. Брюшко желтое. Ариста с оперением, равным половине ширины 3-го членика усиков. Меньше: 4.5–5.6. Приморье *Psila (Chamaepsila) nigripalpis* Shatalkin 1983
 — Среднеспинка желтая с коричневым окаймлением по бокам, идущим по границе плечевых бугорков и далее по нотоплеврам до основания крыльев. Брюшко коричневато-желтое. Крупнее: 6.0–7.0. Япония *Psila (Chamaepsila) sp. (Psila nigripalpis sensu Iwasa 1991)*
34. Среднеспинка желтая или коричневато-желтая с темно-бурыми продольными полосами 35
 — Грудь полностью черная 37
35. Среднеспинка желтая, черная в передней части до линии заднего края плечевых бугорков (которые также черные); от этой черной области отходит черная срединная полоса, распространяющаяся на щиток. 4.0. Япония *Psila (Freyopsila) kanmiyai* Iwasa 1991
 — Среднеспинка коричневато-желтая с тремя или пятью темно-бурыми продольными полосами 36
36. 3-й членик усиков в 3 раза длиннее своей ширины в основании. Среднеспинка с 5 полосами. 3.2–4.5. Приморье
 *Psila (Freyopsila) nigrifulva* Shatalkin 1983

- 3-й членик усиков в 1.5 раза длиннее своей ширины в основании. Среднеспинка с 3 полосами. 2.7–3.1. Приморье. Корея *Psila (Freyopsila) stackelbergi* Shatalkin 1986
29. 3-й членик усиков более чем в 5 раз длиннее своей ширины в наиболее узкой части. 2.9–3.2. Амурская обл., Приморье *Psila (Freyopsila) dolichocera* Shatalkin 1986
- 3-й членик усиков не более чем в 2.5 раза длиннее своей ширины в основании 38
38. Лицо и щеки под глазами желтые 39
- Лицо с черной полосой, щеки под глазами обычно черные 44
39. Голова желтая. Затылок с каждой стороны за теменными (*vt*) щетинками с треугольным черным пятном. *or* отсутствуют. 3.0. Непал *Psila (Freyopsila) luteifrons* Iwasa 1994
- Затылок черный или бурый, без выраженных пятен 40
40. *or* отсутствуют или они в зачаточном состоянии 41
- *or* имеются 42
41. 3-й членик усиков полностью желтый, конический, в 2.5 раза длиннее своей ширины в основании. 2.7–3.1. Индия (Мегхалая) .. *Psila (Freyopsila) indica* Shatalkin 2000
- 3-й членик усиков не более чем в 2 раза длиннее своей ширины в основании, по верхнему краю широко черный. 2.0–2.5. Китай (Тибетский А.Р.) .. *Psila (Freyopsila) pullparva* Wang et Yang 1996
42. Нотоплевры и закрыловые бугорки желтые. 4.0–4.3. Япония *Psila (Freyopsila) sanguinolenta* Iwasa 1991
- Нотоплевры и закрыловые бугорки черные 43
43. Крупнее: 4.0–5.0 мм. Крупные щетинки на голове и груди черные. Япония, Корея *Psila (Freyopsila) nitida* Iwasa 1991
- Меньше: 2.8–3.5 мм. Крупные щетинки на голове и груди желтые или желтовато-бурые. Южн. Курилы (Кунашир) *Psila (Freyopsila) sibirica flavigena* Shatalkin 1986
44. Ноги желтые 45
- Бедро в вершинной трети с коричневым кольцом. 2.8–3.3. Камчатка, Сахалин. Япония *Psila (Freyopsila) sibirica femoralis* Frey 1925
45. Крупнее: 4.0–4.5 мм. Крупные щетинки на голове и груди черные .. 46
- Меньше: 3.0–3.2 мм. Крупные щетинки на голове и груди желтые или желтовато-бурые. Лесная зона Палеарктики (кроме Южн. Курил и Японии), вид также отмечен в Корее и Китае *Psila (Freyopsila) sibirica sibirica* Frey 1925 [*Psila problematica* Hennig 1941]
46. 1 *or*. Щеки коричневые или темно-коричневые. Лицо коричневое с более темной продольной полосой. Лобный треугольник отно-

- сительно узкий и черный. 1 *or*. 3.9. Непал
 *Psila (Freyopsila) asiatica* Iwasa 1994
- 2 *or* (в одном случае в зачаточном состоянии) 47
47. Щеки желтые. Лицо желтое с узкой темной продольной полосой.
 Только глазковый треугольник черный. *or* зачаточные. 4.0–5.0. При-
 морье. Япония, Корея *Psila (Freyopsila) nigriseta* Iwasa 1991
- Щеки коричневые или темно-коричневые. *or* хорошо выражен-
 ные. 4.0. Китай (Шаньси)
 *Psila (Freyopsila) faciplotagata* Wang et Yang 1996
48. 2 *vt* 49
- 3 *vt* 84
49. Одна пара *dc* 50
- Две и более пар *dc* 70
50. Грудь и брюшко полностью черные 51
- Грудь и брюшко частично или полностью желтые 57
51. Усики черные. Лицо черное 52
- По меньшей мере базальные членики усиков желтые или бурые.
 Лицо от бурого до желтого 54
52. 3-й членик усиков в 2.5 раза длиннее своей ширины. Ариста
 светло-желтая с короткими белыми волосками. 3.5–4.0. Якутия .
 *Psila (Chamaepsila) oxycera* Shatalkin 1986
- 3-й членик не более чем в 1.5 раза длиннее своей ширины. Ари-
 ста бурая или черная, практически голая 53
53. Меньше: 2.9–3.1 мм. Средние и задние голени, исключая верши-
 ны и основания, бурые. Киргизия, Туркмения (Копет-Дар)
 *Psila (Chamaepsila) merzi* Shatalkin 2000
- Крупнее: 3.5–4.1 мм. Средние и задние голени желтые. Монголия
 (Дзабханский аймак) *Psila (Chamaepsila) macra* Shatalkin 2000
54. Две пары *or* 55
- Одна пара *or* 56
55. Усики желтые. Ноги коричневые, колени желтые. 5.5. Бирма
 *Psila (Chamaepsila) freyi* Shatalkin 2000
- Базальные членики усиков коричневые; 3-й членик темно-
 коричневый или черный. Ноги желтые. 4.0–5.5. Сев. Корея
 *Psila (Chamaepsila) shatalkini* Iwasa 1995
56. Крупнее: 4.0–6.0. Лесная зона Палеарктики.....
 *Psila (Chamaepsila) buccata* Fallén 1826 (*gracilis* Meigen 1826)
- Меньше: 3.0–3.5. Китай (Тибетский А.Р.)
 *Psila (Chamaepsila) tibetana* Yang et Wang 1987
57. Грудь полностью желтая 58

- Грудь с черными пятнами или полосами 64
58. Усики полностью желтые 59
- Некоторые членики усиков черные 62
59. Брюшко черное или темно-бурое. Одна пара *or.* 5.0–7.0. Китай (Ганьсу) *Psila (Psila?) gansuana* Wang et Yang 1996
- Брюшко желтое 60
60. Крупнее: 7.5 мм. Птеролевры в волосках. Две пары *or.* Китай (Сычуань) *Psila (Psila) crassula* Shatalkin 2000
- Меньше: не более 6.0 мм. Птеролевры голые 61
61. Крупнее: 4.0–6.0 мм. Крупные щетинки на голове и груди темно-коричневые. Ширина оперения аристы немногим более толщины ее базальной части. Лесная зона Палеарктики (на восток до Амурской обл.) *Psila (Chamaepsila) rufa* Meigen 1826
- Меньше: 2.9–3.8 мм. Крупные щетинки на голове и груди желтые. Ариста в очень коротких прилегающих волосках, ширина ее оперения меньше толщины базальной части аристы. Бурятия, Читинская и Иркутская обл. Монголия *Psila (Chamaepsila) microphthalma* Hennig 1941
62. 3-й членик усиков черный 63
- 2-й членик усиков черный. Щупики полностью желтые. 7.0–8.1. Южн. Курилы (Кунашир). Китай (Шеньси) *Psila (Psila) magna* Shatalkin 1983 [*Chamaepsila qinlingana* Wang et Yang 1989]
63. Щупики полностью желтые. 3.0–3.8. Амурская обл. *Psila (Chamaepsila) melanocera* Shatalkin 1983
- Щупики черные. Брюшко бурое. 4.0. Китай (Нинся-Хуэйский А.Р.) *Psila (Chamaepsila) paragansuana* Wang et Yang 1996
64. Брюшко темно-бурое, более светлое спереди и по бокам. Грудь желтовато-бурая, более темная на среднеспинке. Усики желтые. Две пары *or.* 3.0–3.8. Китай (Шеньси) *Psila huashana* Wang et Yang 1989
- Грудь и брюшко с контрастным сочетанием желтого и черного 65
65. Бочки груди желтые. Среднеспинка с тремя черными полосами, слившимися в передней части до шва; позади шва пара латеральных полосок достигает *dc*, зашовный участок срединной полосы более короткий. Метанотум с широкой коричневой продольной полосой. 4.0. Непал *Psila (Chamaepsila) mitsuhiro* Shatalkin n. nov. [*Psila notata* Iwasa 1994]
- Бочки груди с черными или бурыми пятнами 66
66. Мезоплевры желтые. Среднеспинка со срединной черной полосой и парой коротких латеральных полосок, разделенных на

- предшовное и зашовное пятна у самцов и расположенных лишь за швом у самок. 3.0–4.0. Китай (Ганьсу)
 *Psila (Chamaepsila) joneana* Wang et Yang 1996
- Мезоплевры с черными или бурыми пятнами 67
67. Мезоплевры, птероплевры, стерноплевры с бледно-бурыми пятнами. Среднеспинка с 3 узкими черными полосами 68
- Мезоплевры сразу за дыхальцами с черным пятном. Среднеспинка самое большое с 2 черными полосами 69
68. 3-й членик усиков желтый; ариста короткоопушенная. Только глазковый треугольник черный. Метанотум желтый. 5.4–6.0. Китай (Сычуань) *Psila (Chamaepsila) potanini* Shatalkin 1986
- 3-й членик усиков коричневый выше аристы; последняя практически голая. Лобный треугольник черный. Метанотум с бурым пятном. 4.7. Китай (Сычуань)
 *Psila (Chamaepsila) acmocephala* Shatalkin 2000
69. Тело **желтое. Мезоплевры сразу за дыхальцами с небольшим четырехугольным пятном.** Тазики двух последних пар ног спереди с черными щетинками. 5.7–7.8. Хабаровский край, Приморье
 *Psila (Chamaepsila) bimaculata* Shatalkin 1983
- Брюшко от черного до коричневого. Среднеспинка с 2 черными полосами между швом и *dc*. Мезоплевры сразу за дыхальцами с черным пятном, сужающимся кзади и достигающим основания крыльев. Тазики двух последних пар ног спереди с желтыми щетинками. 4.9–5.8. Хабаровский край, Приморье. Япония
 *Psila (Chamaepsila) fenestralis* Shatalkin 1983
70. Три пары *dc*, причем передние щетинки короткие. Голова желтая, грудь и брюшко черные. Ноги желтые, тазики с боков темно-бурые, бедра снизу в основной трети с темно-бурым мазком. 2.8–3.0. Юж. Курилы (Кунашир)
 *Psila (Chamaepsila) hexachaeta* Shatalkin 1996
- Две пары *dc* 71
71. Тело черное. Проплевры над передними тазиками и сами тазики желтые. 3.6. Ср. Азия, Монголия
 *Psila (Chamaepsila) sp.* [*Chamaepsila sardoa* sensu Soós 1974]
- Тело частично желтое или полностью черное; в последнем случае проплевры черные 72
72. Грудь и брюшко полностью черные 73
- По меньшей мере грудь частично желтая 82
73. Лицо черное (по окраске напоминают виды группы *Psila atra*)
 *Psila (Chamaepsila) krivosheinae* Shatalkin 1992

- Лицо желтое 74
74. Усики, включая базальные членики, черные. 1 *or.* 3.4–4.0. Южн. Европа, Турция, Ср. Азия (?) *Psila (Chamaepsila) sardoa* Rondani 1876
- По меньшей мере базальные членики усиков желтые 75
75. Бедра всех трех пар ног буровато-черные, в вершинной трети желтоватые 76
- Бедра желтые. В одном случае передние и средние бедра с бурыми метками 77
76. 1 *or.* Задние голени часто коричневые. 3-й членик усиков черный, узко желтый в основании. 2.5–2.9. Приморье, Амурская и Читинская области. Монголия *Psila (Chamaepsila) kaszabi* Soós 1974 (только самцы)
- 2 *or.* Задние голени желтые. 3-й членик усиков желтый, черный лишь по верхнему краю. 3.0. Япония *Psila (Chamaepsila) japonica* Iwasa 1991
77. 3-й членик усиков черный, самое большое с вентральным желтым пятном в основании 78
- 3-й членик усиков желтый, часто с затемнением по верхнему краю; щупики желтые 80
78. Щупики черные. 2 *or.* 4.0–4.5. Киргизия, Монголия *Psila (Chamaepsila) orientalis* Soós 1974
- Щупики желтые 79
79. 1 *or.* Передние и средние бедра с бурыми метками 3.5. Якутия *Psila (Chamaepsila) dichroa jakutica* Shatalkin 1992
- 2 *or.* Бедра полностью желтые. 3.2. Приморье *Psila (Chamaepsila) mucrifera* Shatalkin 1992
80. 3-й членик усиков с широким затемнением по верхнему краю. 1 *or.* (только самки) *Psila (Chamaepsila) kaszabi* Soós
- 3-й членик усиков узко затемнен по верхнему краю. 2 *or.* 81
81. Меньше: 2.8–3.3. Макрохеты головы и груди желтые. Лицо желтое. Амурская обл., Приморье. Сев. Корея *Psila (Chamaepsila) amurensis* Shatalkin 1986
- Крупнее: 3.5–4.0. Макрохеты головы и груди коричневые. Лицо коричневое. Япония (Хоккайдо) *Psila (Chamaepsila) fulviseta* Iwasa 1991
82. Грудь желтая, брюшко черное. 2.8–3.3. Амурская обл. *Psila (Chamaepsila) dichroa* Shatalkin 1986
- Грудь желтая с коричневыми пятнами. Брюшко черное 83
83. Среднеспинка желтая, в задней половине с широкой (в ширину

- щитка) темно-бурой полосой, переходящей на щиток; в передней части среднеспинки небольшое темно-бурое пятно. Плечевые бугорки буроватые. Бочки груди с бурыми пятнами. Метанотум с темно-бурой полосой. Лобный треугольник черный. 4.0. Бурятия..... *Psila (Chamaepsila) rossolimoae* Shatalkin sp. nov.
- Среднеспинка желтая, плевры с 2 большими коричневыми пятнами по верхнему краю мезоплевр и стерноплевр. Только глазковый треугольник черный. 3.5–4.0. Амурская и Читинская обл. Монголия *Psila (Chamaepsila) maculata* Soós 1974
84. 1 пара *dc*. 3-й членик усиков в 2.2 раза длиннее своей ширины. Усики и грудь буровато-черные. Плечевые бугорки на просвет бурые. Брюшко черно-бурое, блестящее, его срединные тергиты желтоватые. Ноги желтые. 4.7. Китай (Тибет), Монголия
..... *Psila (Chamaepsila) albisetata* Becker 1907
- 2–4 пары *dc*. 3-й членик усиков не более чем в 1.5 раза длиннее своей ширины. Окраска тела иная 85
85. 2 пары *dc* 86
- 3–4 пары *dc* 94
86. Грудь желтая, среднеспинка иногда с 2–3 короткими буроватыми полосами. Брюшко желтое или буровато-желтое 87
- Грудь и брюшко полностью черные 89
87. 3-й членик усиков желтый. Метанотум желтый. 4.0–5.0. Европейская часть России. Монголия, Европа
..... *Psila (Chamaepsila) pallida* Fallén, 1820
- 3-й членик усиков черный, по меньшей мере, в верхней половине. Метанотум черный 88
88. Щупики черные 4.0–6.0. Монголия
..... *Psila (Chamaepsila) mongolica* Soós 1974
- Щупики желтые. 3.3. Казахстан
..... *Psila (Chamaepsila) tarbagotaica* Shatalkin sp. nov.
89. Бедра, исключая колени, передние и задние голени, а также лапки темно-коричневые. 3.0–4.0. Монголия
..... *Psila (Chamaepsila) mixta* Soós 1974
- Ноги желтые 90
90. 3-й членик усиков черный, иногда в основании желтоватый ... 91
- 3-й членик усиков желтый с затемнением по верхнему краю 92
91. Меньше: 3.4–4.2 мм. Транспалеарктический вид. Ориентальная область (Бирма) *Psila (Chamaepsila) nigricornis* Meigen 1826
- Крупнее: 5.6 мм. Приморье
..... *Psila (Chamaepsila) silacruscula* Shatalkin 1996

92. Меньше: 3.2–3.7 мм. Гениталии самцов не выступают из под брюшка. Трансглоарктика. Австралийская область
 *Psila (Chamaepsila) rosae* Fabricius 1794
 — Крупнее: 4.5–5.7 мм. Гениталии самцов очень крупные, выступают из под брюшка 93
93. 1 *or.* Затемнение по верхнему краю 3-го членика усиков уже. 5.7. Приморье. Япония *Psila (Chamaepsila) iwasai* Shatalkin 1996
 — 2 *or.* Затемнение по верхнему краю 3-го членика усиков широкое. 4.5–5.3. Сахалин, Приморье
 *Psila (Chamaepsila) sonora* Shatalkin 1986
94. 3 пары *dc* 95
 — 4 пары *dc*. 3.3–3.9. Северные и умеренные области Палеарктики, кроме самых восточных районов (Хабаровский край, Приморье, Япония); отмечен в Монголии
 *Psila (Chamaepsila) atra* Meigen 1826
95. Усики желтовато-бурые, 3-й членик с затемнением по верхнему краю. Ноги желтые, тазики и бедра, исключая основания и вершины последних, черные. 1 *or.* 2.5–3.5. Приморье. Сев. Корея
 *Psila (Chamaepsila) tenebrica* Shatalkin 1986
 — Усики черные, их основные членики иногда черно-бурые 96
96. 1 *or.* 3.2–4.5. Амурская область (?). Европа
 *P. (Chamaepsila) nigra* Fallén 1820
 — 2 *or.* 4.0. Магаданская область, Якутия. Монголия, Европа
 *Psila (Chamaepsila) morio* Zetterstedt 1835

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность коллегам, предоставившим диптерологический материал и оказавшим помощь при подготовке настоящей работы: Dr. Matthias Buck (University of Guelph, Canada), Dr. Prof. Ho-Yeon Han (Yonsei University, Wonju, South Korea), Dr. Mitsuhiro Iwasa (Obihiro University, Japan), Dr. Bernhard Merz (Muséum d'Histoire naturelle Genève), Dr. László Papp (Hungarian Natural History Museum, Hungary), Dr. Wang Xinli (China Agricultural University, Beijing).

Литература

- Шаталкин А.И. 1983. Новые виды мух сем. Psilidae с Дальнего Востока // Энтомол. обозр. Т. 61. № 2. С. 360–366.
- Шаталкин А.И. 1986. Обзор восточнопалеарктических мух рода *Psila* Mg. (Diptera, Psilidae) с определительной таблицей палеаркти-

- ческих видов // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 146. С. 23–43.
- Шаталкин А.И. 1996. Новые виды мух рода *Psila* (Diptera, Psilidae) фауны России // Зоол. журн. Т. 75. Вып. 6. С.880–885.
- Becker Th. 1907. Zur Kenntnis der Dipteren von Central-Asien. *Cyclo-rhapa schizophora holometopa* und *Orthorrhapha brachycera* // Annu. Mus. Zool. Acad. Sci. St.-Petersb. Vol. 12. P. 253–372.
- Buck M., Marshall S. 2006a. Revision of New World *Loxocera* (Diptera: Psilidae), with phylogenetic redefinition of Holarctic subgenera and species groups // Eur. J. Entomol. Vol. 103. P. 193–219.
- Buck M., Marshall S. 2006b. The identity of *Pseudopsila*, description of new subgenus of *Psila*, and redefinition of *Psila* sensu lato (Diptera: Psilidae) // Eur. J. Entomol. Vol. 103. P.183–192.
- Cresson E.T. 1919. Dipterologica notes and descriptions // Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. Vol. 71. P. 171–193.
- Fabricius J.C. 1794. Entomologia systematica emendata et aucta. Secundum classes, ordines, genera, species adjectis synonymis, locis, observationibus, descriptionibus. Vol. 4. Copenhagen, 472 pp.
- Fallén C.F. 1820. Opomyzides Sveciae. Lundae. 6–9.
- Fallén C.F. 1826. Supplementum Dipteriorum Sveciae. Lundae. 16 p.
- Frey R. 1925. Zur Systematik der paläarktischen Psiliden (Dipt.) // Notul. ent. Vol. 5. P. 47–50.
- Frey R. 1955. Studien über ostasiatische Dipteren. V. Psilidae, Megamerinidae // Notul. entomol. Vol. 5. P. 122–137.
- Hendel F. 1917. Beiträge zur Kenntnis der acalyptraten Musciden // Dt. ent. Z. Bd. 1917. S. 33–47.
- Hendel F. 1934. Schwedisch-chinesische wissenschaftliche Expedition nach den nordwestlichen Provinzen Chinas. 13 Diptera. 5. Muscaria holometopa // Ark. Zool. B. 25 A. (21) (1933). S. 1–18.
- Hennig W. 1941. Psilidae // Ed. E.Lindner / Die Fliegen der Palaearktischen Region. Stuttgart: Schweizerbart. Bd 5. Lief. 140. 38 s.
- Iwasa M. 1991. Taxonomic study of the genus *Psila* Meigen (Diptera, Psilidae) from Japan, Sakhalin and the Kurile Islands // Jpn. J. Ent. Vol. 59. № 2. P. 389–408.
- Iwasa M. 1994. Five new species of the genus *Psila* Meigen (Diptera, Psilidae) from Nepal // Jpn. J. Ent. Vol. 62. № 4. P. 693–700.
- Iwasa M., Kozánek M. 1995. The Psilidae (Diptera) from North Korea, with description of two new species // Jpn. J. Ent. Vol. 63. № 2. P. 253–259.
- Iwasa M., Hanada T., Kajino Y. 1987. A new psilid species from Japan injurious to the root of carrot (Diptera: Psilidae) // Applied Entomol. Zool. Vol. 22. № 3. P. 310–315.

- Johnson C.W. 1920. A revision of the species of the genus *Loxocera*, with a description of a new allied genus and a new species // *Psyche*. Vol. 27. P. 15–19.
- Linnaeus C. 1761. *Fauna sveciae sistens animalia Sveciae regni. Stockholmiae.* 578 p.
- Loew H. 1854. Neue Beiträge zur Kenntnis der Dipteren. Zweiter Beitrag // Programm K. Realschule zu Mezeritz. S. 1–24.
- Loew H. 1856. Neue Beiträge zur Kenntnis der Dipteren. Vierter Beitrag // Programm K. Realschule zu Mezeritz. S. 1–57.
- Loew H. 1860. *Diptera Americana ab Osten-Sackenio collecta. Decas prima* // *Wien ent. Monatschr.* Bd 4. S. 79–84.
- Loew H. 1869. *Diptera Americae septentrionalis indigena* // *Berl. entomol. Z.* Bd 13. S. 1–52, 129–186.
- Meigen J.W. 1803. Versuch einer neuen Gattungs Eintheilung der europäischen zweiflügligen Insekten // *Magazin Insektenk.* Bd 2. S. 259–281.
- Meigen J.W. 1826. Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügligen Insekten. Bd 5. Schulzische Buchhandlung. Hamm. xii + 412 S.
- Panzer G.W.F. 1798. *Faunae insectorum Germanicae initia oder Deutschlands Insecten Nuremberg.* Fasc. 54. S. 1–24.
- Rondani C. 1876. *Species italicae ordinis dipteroorum (Muscaria Rndn.). Stirps XXIV. Chylizinae Rndn.* // *Bull. Soc. ent. ital.* Vol. 8. P. 187–198.
- Schummel Th.E. 1844. Dipteren. In *Gravenhorst: Bericht über die Arbeiten der entomologischen Section im Jahre 1843* // *Uebersicht Arb. Veränd. schlesischen Ges. vaterl. Kultur im Jahre 1843.* Breslau. S. 193–195.
- Séguy E. 1936. Voyage de MM. L. Chopard et A. Méquignon aux Açores (août-septembre 1930). X. Diptères // *Annls Soc. ent. Fr.* Vol. 105. P. 11–26.
- Shatalkin A.I. 1992. New and little-known Palaearctic Diptera of the families Platypezidae, Psilidae, and Lauxaniidae // *Russ. Entomol. J.* Vol. 1. № 2. P. 59–74.
- Shatalkin A.I. 2000. New Oriental and Palaearctic species of *Psila* Meigen, 1803 (Diptera, Psilidae) // *Russ. Entomol. J.* Vol. 9. № 2. P. 157–160.
- Shatalkin A.I. 2001. Afrotropical Psilidae (Diptera). 1. Genera *Belobackembardia* gen. n. and *Psila* Meigen, 1803 // *Russ. Entomol. J.* Vol. 10 (4). P. 417–424.
- Soós A. 1984. Taxonomische und faunistische Untersuchungen über die Psilidae (Diptera) aus der Mongolei // *Annals Hist.-nat. Mus. Natn.*

- Hung. Vol. 66. P. 241–250.
- Wang Xinli, Yang Chi-kun, 1989. Two new species of Psilidae from Shaanxi (Diptera, Acalypterata) // Entomotaxonomia. Vol. 11. № 1–2. P. 175–176.
- Wang Xinli, Yang Chi-kun, 1996. Psilidae. Flies of China. Shenyang: Liaoning Science and Technology Press. Vol. 1. P. 424–456.
- Wiedemann C.R.W. 1830. Aussereuropäische zweiflügelige Insecten. Vol. 2. Hamm. 684 pp.
- Yang Chi-kun, Wang Xinli, 1987. Diptera, Psilidae // Agric. Insects, Spiders, Plant Dis., Weeds of Xizang. Vol. 2. P. 181–183.
- Zetterstedt J.W. 1835. Monographia Scatophagarum Scandinaviae // Ann. Soc. Ent. Fr. Vol. 4. P. 175–189.
- Zetterstedt J.W. 1847. Diptera scandinaviae disposita et descripta Lundae [= Lund]. Vol. 6. P. 2163–2580.
- Zetterstedt J.W. 1860. Diptera scandinaviae disposita et descripta, seu ultimus, continens addenda, corrigenda & emendanda tomis prioribus, una cum indice alphabetico novarum specierum hujus and praecedentis tomi, atque generico omnium tomorum. Lundae [= Lund]. Vol. 14. P. IV + 6191–6609.

**КАТАЛОГ ОРДЕНСКИХ ЛЕНТ
(LEPIDOPTERA, EREBIDAE, *CATOCALA*)
ПАЛЕАРКТИКИ**

А. В. Свиридов

Зоологический музей МГУ

e-mail: sviridov@zmmu.msu.ru

**A catalogue of the Underwing Moths
(Lepidoptera, Erebidae, *Catocala*)
of the Palearctic**

A. V. Sviridov

Zoological Museum of Moscow University

An arealogical catalogue of the Underwing Moths (Lepidoptera, Erebidae, *Catocala*) is published for the vast area of the Palearctic for the first time. It is supplied with comments on systematic, distribution, ecology, and protection status in Russian Federation. In total, 145 species are recorded with about 1/3 of those known to be distributed in Russia. About a half of the latter are officially protected. The presence of materials on the species (both museum specimens and photographs) in the largest Russian collection of the Underwing Moths available in the Zoological Museum of Moscow University is indicated.

Представители гиганского рода орденских лент (*Catocala*) хорошо известны не только специалистам, но в силу замечательности облика и своеобразия образа жизни — в широкому кругу биологов. Их распространение в основном строго связано с зоной умеренного климата Северного полушария, а преимагинальная трофика — с древесно-кустарниковой растительностью. Это перспективная группа для исследования формирования фауны Палеарктики и Неарктики. За их пределы группа выходит только в условиях относительно высоких гор, очерчивая тем самым границу этих огромных зоогеографических выделов. Виды рода населяют не только арбореальную зону, но и при-

урочены к эремиальным элементам древесно-кустарниковой растительности, оставляя за пределами родового ареала только безлесные тундральные пространства. В современных условиях многие виды испытывают антропогенный пресс, поэтому в одни только Красные книги России и ее регионов включено к настоящему времени 19 видов этих крупных или среднего размера бабочек.

Орденские ленты с давней поры привлекали внимание и изучались в обеих частях Голарктики, обладающих специфическими фаунами. Фауна Неарктики при этом изучена лучше. Однако тема эта далека от исчерпания из-за большой изменчивости внешности, параллелизмов, слабой морфологической структурированности группы на надвидовом уровне даже с учетом исследования строения гениталий. Проблему усугубляет узколокальный эндемизм многих видов, а также весьма совершенный механизм защиты бабочек от врагов, в результате чего редкие виды рода в музеях представлены спорадично или даже, видимо, до сих пор не представлены и не известны специалистам. Каждая редкая встреча нового эффектного и относительно крупного их вида — подлинный праздник для поклонников чешуекрылых, не говоря уже о специалистах.

Работа над палеарктической фауной этого рода начата нами в 1995 г. в рамках разрабатываемой нами общей тематики по изучению фауны совкообразных чешуекрылых России и сопредельных стран и активно продолжается ныне. Начало было инициировано администрацией Зоологического музея МГУ в связи с нашей командировкой в музей Германии и поддержано почетным членом Русского энтомологического общества при РАН директором Музея Александра Кёнига в Бонне профессором К.-М. Науманном фон Кёнигсбрюком и корпорацией естественно-научных обществ Германии.

Всем содействовавшим исследованию, включая многих кураторов музеев Европы и России и владельцев коллекций, автор безмерно признателен. Особую благодарность автор выражает директору нашего музея, академику РАЕН, доктору биологических наук О.Л. Россолому, без содействия которой освоение, в частности, материала музеев Европы вряд ли бы состоялось.

Настоящее этапное обобщение исследования в условиях России, в котором представлено и несколько описанных нами ранее новых видов орденских лент, было бы невозможно без указанного счастливого стечения обстоятельств, позволивших сделать Зоомузей МГУ одним из центров мирового изучения интереснейшей и важнейшей в природоохранительном аспекте данной группы насекомых.

В основе каждого видового текста в каталоге — данные по распространению видов в Палеарктике. Такая сводка предлагается нами впервые в современной мировой практике изучения группы.

Синонимический каталог рода уже существует (Poole, 1989), хотя, в некоторой мере в первую очередь из-за описаний новых видов из различных регионов Палеарктики, в том числе и нами, он несколько устарел. Мы старались учесть всю известную нам информацию на этот счет. Затем в «Совках Европы» (Goater et al., 2003) был опубликован предварительный и неполный список палеарктических орденов без сведений о распространении (только названия). В ряде случаев один и тот же номинальный вид давался одновременно в списке и как самостоятельный вид, и как синоним другого вида. Здесь же представлен каталог, преследующий более комплексные цели: дать, наряду с валидной номенклатурой объектов, сведения об их географическом распространении, трофике (когда это известно), созобиологическом положении (по данным Красных книг, издаваемых в России), а также о наличии справочного материала по ним в нашем музее. При этом, поскольку многие виды представлены в мировых коллекциях лишь немногими экземплярами, мы указываем для отсутствующих в музее видов на наличие их изображений в специально составленной нами цветной оригинальной фототеке, дополняющей справочную коллекцию музея. При составлении этой фототеки использовались уникальные коллекционные материалы ряда музеев, что отмечено в тексте.

В данном каталоге в качестве основы использовался каталог Пуля (Poole, 1989), учтен и список из «Совок Европы», по нему, в частности, откорректировано несколько дат описаний, при этом, однако, учитывалось, что не все эти даты мы в настоящее время могли сверить с первоописаниями. Следует учитывать, что род *Catocala* вслед за нами стали изучать еще несколько лепидоптерологов за пределами России (особенно в Японии, Германии, Израиле), и наш каталог мы рассматриваем как предварительный. Мы старались включать в Каталог и те недавно описанные коллегами виды, комментариев по статусу которых мы пока не даем. Заметим, что группа не проста для систематических исследований: часто и изучение строения гениталий не дает радикальных решений, один ли перед нами вид или группа близких видов. Мы предполагаем, что в роде встречаются и экотипы, различающиеся по кормовым растениям гусениц. В каталоге мы отчасти использовали материалы нашей совместной с М.А. Даричевой неопубликованной рукописи (написана около 1987 г.) по

орденским лентам Туркмении. В ней приведено немало данных по экологии практически всех приведенных в рукописи видов. Часто это результаты ценных наблюдений нашего доброго друга и соавтора ряда совместных работ, за сообщение которых мы сохраняем ей большую благодарность.

По традиции, восходящей еще к Линнею, многие виды орденских лент названы женскими именами или различными эпитетами прекрасной половины рода человеческого. В спектре имен представлены даже Святая (*C. sancta*) и Баба-яга (*C. babayaga*). В связи со знаменательным юбилеем, которому посвящен сборник, мы хотели бы выбрать следующие названия, отвечающие именно этому событию: *optata* — являющаяся объектом пожеланий, *aestimabilis* — достойная уважения, *agitatatrix* — деятельная, правящая, ревностно занимающаяся науками, *bella* — прекрасная, прелестная, остроумная, *eminens* — блистательная, выдающаяся.

Виды рода *Catocala* Палеарктики

Структура информационного видового текста в Каталоге (незаполненные пока рубрики мы опускали) следующая: **Название вида с порядковым номером.** Дано только валидное название, важнейшие проблемы валидности номинальных видов обсуждаются в разделе (1) **Замечания по систематике.** Номинальные виды, не являющиеся, скорее всего, таксономическими видами, приводятся нами без порядкового номера. (2) **Материал.** Указание на наличие материала по виду в коллекции Зоологического музея МГУ — Колл., или же в дополнительной фототеке (по материалам других музеев и коллекций) — Фото. (3) **Распространение.** (4) **Экология.** В первую очередь — сведения о кормовых растениях гусениц и времени лёта имаго. (5) **Созобиология.** Указание на включение вида в Красные книги РФ и ее регионов. В разделе «Распространение» мы пользовались указаниями на современные страны, из колл. ЗИН в первую очередь даны точки по Туркмении и дальневосточным видам, причем иногда в общей форме. По Европейской России мы указывали на субширотные выделы по нашей базе данных “Rossia”, по Азиатской России — на административные выделы (преимущественно по собранным и проверенным нами данным в «Определителе насекомых Дальнего Востока»: Свиридов, 2003). Границы субширотных выделов в базе данных “Rossia” приводились к совпадению с границами административных выделов. Сведения по распространению, взятые

из литературных источников в статье всюду заключены в квадратные скобки.

Субширотные выделы следующие:

КС — КРАЙНИЙ СЕВЕР (тундра): Архангельская обл., Мурманская обл.

С — СЕВЕР (тайга): Вологодская, Ивановская обл., Карелия, Кировская обл., Коми, Костромская, Ленинградская, Новгородская, Пермская обл., Удмуртия, Ярославская обл.

ССП — СЕВЕР СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ (смешанные леса): Владимирская, Калининградская, Калужская обл., Марий Эл, Московская, Нижегородская, Псковская, Рязанская, Смоленская обл., Татарстан, Тверская, Тульская обл., Чувашия.

ЮЗ — ЮГО-ЗАПАД (широколиственные леса): Брянская обл.

ЮСП — ЮГ СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ (лесостепь): Башкирия (Башкортостан), Белгородская, Воронежская, Курская, Липецкая обл., Мордовия, Орловская, Пензенская, Самарская, Тамбовская, Ульяновская обл.

Ю — ЮГ (степь): Волгоградская, Оренбургская, Ростовская, Саратовская обл.

ЮВ — ЮГО-ВОСТОК (полупустыня, пустыня): Астраханская обл., Калмыкия (Хальмг Тангч).

СК — СЕВЕРНЫЙ КАВКАЗ (равнинное Предкавказье, предгорья и горы): Дагестан, Ингушетия, Кабардино-Балкария, Карачаево-Черкесия, Краснодарский край (включая Адыгею), Северная Осетия, Ставропольский край, Чечня.

1. *Catocala abacta* Stgr., 1900

Замечания по систематике. Наше исследование гениталий дает основание считать, что *C. irana* — самостоятельный от *C. abacta* вид, к нему, вероятно, и относится указание на *C. abacta* в «Фауне совок Китая» (Chen, 1999).

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Азия: Турция.

2. *Catocala abamita* Br. et Gr., 1853

Распространение. Азия: Россия (Приморье: Сидеми — возможно как мигрант), Китай (СЗ, С, СВ, В), Корея.

Экология. Лёт в VIII–IX.

3. *Catocala actaea* Fldr. et Rgnh., 1874

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. **Азия:** Россия (Приморье), Китай (СЗ: Шэньси, [Ц: Хубэй]), Корея, Япония.

Экология. Гусеницы на дубах *Quercus acutissima*, *Q. variabilis* и *Q. mongolica*. Лёт в сер. VII–кон. IX.

4. *Catocala adultera* Mén., 1856

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. **Европа:** [Норвегия, Швеция, Дания], Финляндия, Эстония, [Латвия, Литва], Россия (КС, С, ССП, до Башкирии на юге), Беларусь. **Азия:** Россия (Челябинская, Свердловская, Тюменская обл., Алтайский край, Иркутская, Читинская, Амурская обл., Хабаровский край (вкл. Шантарские о-ва), Приморье, Сахалин), Казахстан, Монголия, [Корея].

Экология. Гусеницы — монофаги на осине. Лёт в сер. VII–IX.

Созобиология. Охраняется в Московской, Нижегородской и Ярославской обл. (Свиридов, 2008). Ошибочно идентифицирован специалистами как *Catocala nupta* и включен под этим названием в Красную книгу Республики Коми, должен охраняться там вместо *C. nupta*.

5. *Catocala aenigma* (Shel., 1943), *bona* sp.

Замечания по систематике. По гениталиям вид отличается от *C. columbina* на видовом уровне. Мы никогда не были согласны с синонимизацией этих номинальных видов некоторыми авторами, в наш текст «Определителя насекомых Дальнего Востока» эта синонимия по ошибке вставлена редакцией.

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. **Азия:** Россия (Приморье), Китай? (В: Kuling — этикетка недостоверна, хотя идентификация экземпляра не вызывает сомнения).

6. *Catocala aestimabilis* Stgr., 1892

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. **Азия:** Казахстан, [Туркмения], Китай (СЗ), Монголия.

7. *Catocala afghana* Swinhoe, 1885

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. **Азия:** [Афганистан], Пакистан.

8. *Catocala agitatrix* Graes., 1889

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Азия: Россия (Читинская обл., Амурская обл., Хабаровский край, Приморье), Китай (СЗ, СВ, [Ц]), Корея, Япония.

Экология. В горах Китая до высоты около 3000 м н.у.м. Гусеницы на яблоне маньчжурской (*Malus mandshurica*), черемухе, в Японии на яблоне Зибольда (*Malus sieboldi*) и груше. Лёт в нач. VII – X.

9. *Catocala amabilis* В.-Н., 1907

Распространение. Азия: Туркмения. Указан для Китая (СЗ: Синьцзян), указание требует проверки.

10. *Catocala ariana* (Vartian, 1964)

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Афганистан.

Экология. Обнаружен в горах на высоте около 2100 м н.у.м. Гусеницы выкармливались листьями тополя.

11. *Catocala armandi* Poujade, 1888

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Азия: С Индия, Непал, Китай (СЗ, ЮЗ), Тайвань.

Экология. Горный вид, встречающийся в Китае на высотах 2500–4000 (есть находки до 5000) м н.у.м. Оптимум численности на высотах 2500–2600 м н.у.м. В этом поясе наблюдается постепенное уменьшение произрастания тополя в лесу вверх по склону.

12. *Catocala artobolevskiji* Shel., 1943

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Азия: В Казахстан, Узбекистан.

13. *Catocala bella* Butl., 1877

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Азия: Россия (Читинская, Амурская обл., Хабаровский край, Приморье), Монголия, Китай (СЗ, СВ, [В: Чжэцзян]), Корея, Япония.

Экология. В пров. Чжэцзян, на юге ареала — в лесистой, холмистой или гористой местностях. Гусеницы на яблонях (*Malus mandshurica*, *M. sieboldii*) и груше. Лёт в сер. VII–VIII.

14. *Catocala bokhaica* (Kononenko, 1979)

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Азия: Россия (Приморье), Корея, Китай (СВ).

15. *Catocala brandti* Hacker et Kautt, 1999

Распространение. Европа: Греция.

Азия: Турция, Иран.

16. *Catocala butleri* Leech, 1900

Распространение. Азия: Китай ([ЮЗ, В]).

17. *Catocala catei* Weisert, 1998

Распространение. Азия: Турция.

18. *Catocala columbina* Leech, 1900

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Азия: Россия (Приморье — отмечен как мигрант), Китай (СЗ, С, ЮЗ, Ц, В), Япония.

Экология. Гусеницы на спиреях (*Spiraea blumei*, *S. nipponica*, *S. nervosa*, *S. chamaedryfolia*). Лёт в VIII.

19. *Catocala conjuncta* (Esp., 1787)

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Европа: [Великобритания], Германия, Франция, Португалия, Испания, Италия, [Мальта], Хорватия, Босния и Герцеговина, [Сербия], Черногория, Македония, [Албания], Болгария, Греция, [Турция], Украина. С **Африка:** Алжир, Марокко, Тунис. **Азия:** Турция, Сирия, Ливан.

Экология. Гусеницы только на дубах (обычно на *Quercus ilex*). Лёт в VI–IX.

20. *Catocala connexa* Butl., 1881

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Азия: Япония. Указан для Китая (Ц: Хунань), указание требует проверки.

Экология. Гусеницы на буке зубчатом (*Fagus crenata*). Лёт в VIII.

21. *Catocala contemnenda* Stgr., 1891

Распространение. Азия: Тура (колл. Daumiller), Китай (Синьцзян).

22. *Catocala conversa* (Esp., 1783)

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Европа: [Дания, Бельгия], Германия, Швейцария, Австрия, Венгрия, Чехия, [Словакия], Франция, Португалия, Испания, Италия, Босния и Герцеговина, Хорватия, Сербия, Македония, [Албания], Греция, Турция, Румыния, Болгария, Россия ([ССП],

ЮСП, Ю, СК), [Украина]. **С Африка:** Марокко, Тунис, Алжир. **Азия:** Армения, Азербайджан, Ливан, Турция, Израиль, Палестина.

Экология. Гусеницы только на дубах, преимущественно молодых, отмечен на *Quercus sessiliflora*, в Испании — на *Q. ilex*, *Q. pedunculata* и других видах дубов. Лёт в VI–IX.

23. *Catocala danilovi* (В.-Н., 1927)

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Азия: Россия (Приморье), Корея, Китай ([СВ]).

24. *Catocala dariana* Svir., Speidel, Reshöft, 1996

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Азия: Афганистан.

Экология. Встречается в горах на высотах ок. 1950–2400 м н.у. м. Куколки и предкуколки встречались на стволах *Populus afghanica* под отставшей корой, в решетчатых коконах, от самого комля до высоты 2 м от земли, в сообществе с куколками *Lymantria obfuscata*. Предположительно, этот вид тополя — кормовое растение гусениц (группа деревьев состояла исключительно из растений этого вида 10–15 м высотой). Лёт бабочек в сер. VI — нач. VIII, находка экземпляра из Восточного Афганистана датирована нач. X.

25. *Catocala davidi* Об., 1881

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Азия: Россия (Приморье), Китай ([С, СВ]).

26. *Catocala deducta* Ев., 1843

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Европа: Россия (ЮСП, Ю, ЮВ), Казахстан. Азия: Россия (Ср. Урал, Свердловская обл., Алтай, В Сибирь), [Украина (только 2 находки)], Казахстан, Туркмения, Китай ([СЗ: Сынцзян]).

Экология. В лиственных пойменных лесах. Гусеницы указывались на ивах и тополях. Лёт в VIII–IX.

27. *Catocala dejeani* Mell, 1936

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Китай (СЗ: Шэньси, ЮЗ: Сычуань), Тайвань.

28. *Catocala delicata* Vincent, 1913

Замечания по систематике. В «Совках Европы» приведен как синоним *C. eutychnae*.

Распространение. Турция.

29. *Catocala desiderata* Stgr., 1888

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Узбекистан, Китай (СЗ).

30. *Catocala detrita* Warr., 1913

Распространение. Европа: Россия (Ю Урал), Казахстан.

Экология. В местах произрастания *Salix viminalis*. Гусеницы, вероятно, на ивах. Лёт в кон. VII — сер. IX.

31. *Catocala deuteronympha* Stgr., 1861

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Азия: Россия (Бурятия, Читинская, Амурская обл., Хабаровский край, Приморье), [СВ Монголия], Китай (СЗ, [С], СВ, [В]), Корея, Япония.

Экология. Гусеницы на вязе японском (*Ulmus japonica*), возможно и на др. видах вяза. Лёт в нач. VII–IX.

Зообиология. Охраняется в Бурятии (Свиридов, 2008).

32. *Catocala dilecta* (Hbn., [1808])

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Европа: Германия, Швейцария, Австрия, [Словакия], Венгрия, Франция, [Португалия], Испания, Италия, Босния и Герцеговина, Сербия, [Македония], [Румыния, Болгария], Греция, [Турция], Россия (ССП, СК), Украина (Крым). С Африка: Алжир, Тунис, Марокко. Азия: Турция.

Экология. Гусеницы указывались на дубах. Лёт в VIII–IX.

33. *Catocala disjuncta* (Geyer in Hbn., [1828])

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Европа: Босния и Герцеговина, Македония, [Албания], Болгария, Греция, [Турция], Россия (СК), Украина (Крым).

Азия: Армения, Ливан, Израиль, Палестина, Турция.

Экология. Гусеницы на дубе. Лёт в кон. VI–VIII.

34. *Catocala dissimilis* Brem., 1861

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Азия: Россия (Читинская, Амурская обл., Хабаровский край, Приморье, Сахалин), Китай (СЗ, [СВ], ЮЗ, [Ц]), Корея, Япония.

Экология. В горах китайской пров. Шэньси — на высоте около 1700–3000 м н.у.м. На северо-востоке ареала гусеницы на дубе монгольском (*Quercus mongolica*). Лёт в нач. VII–IX.

35. *Catocala distorta* Butl., 1889

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: С Индия (Гималаи).

36. *Catocala diversa* (Geyer in Hbn., 1828)

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Европа: Франция, Швейцария, [Австрия, Словакия], Венгрия, Испания, Италия, Хорватия, Босния и Герцеговина, [Албания, Румыния], Болгария, Греция, Украина (Крым). **Азия:** Турция, Израиль, [Ирак].

Экология. Гусеницы на дубе (в Испании, в частности: *Quercus pubescens*), особенно на молодых деревьях. Лёт в VI, на Ближнем Востоке в V–VII, в Италии в VI–IX.

37. *Catocala doerriesi* Stgr., 1888

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Азия: Россия (Амурская обл., Хабаровский край, Приморье), Китай (СЗ, С, [СВ], ЮЗ, [Ц], В), Корея.

Экология. В Китае (пров. Чжэцзян), на юге ареала — в лесистой холмистой или гористой местности. Лёт в сер. VII — сер. IX.

38. *Catocala dotatoides* Poole, 1889

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Пакистан, С Индия.

Экология. Гусеницы на *Quercus alba*.

39. *Catocala dula* Brem., 1861

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Азия: Россия (Читинская, Амурская обл., Хабаровский край, Приморье, Сахалин, о. Шикотан, Камчатка (мигрант, т.к. кормовое растение отсутствует), Китай (СЗ, С, [СВ], ЮЗ, [Ц]), Корея, Япония.

Экология. В горах пров. Шэньси на высоте 1700–3000 м н.у.м. На северо-востоке ареала гусеницы на монгольском дубе (*Quercus mongolica*). Лёт в кон. VI — сер. IX.

Созобиология. Охраняется в Читинской обл. (Свиридов, 2008).

40. *Catocala duplicata* Butl., 1885

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Азия: Китай ([СВ]), Корея (С Корея), Япония.

Экология. Гусеницы на различных видах дуба (*Quercus crispula*, *Q. glandulifera*, *Q. variabilis*, *Q. acutissima*), на дубе монгольском (*Q. mongolica*) не развивается до конца цикла. Лёт в VII–VIII.

41. *Catocala electa* (View., 1790)

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Европа: [Швеция], Латвия, [Литва, Великобритания, Бельгия, Нидерланды], Германия, [Польша, Чехия, Словакия], Франция, Швейцария, Австрия, Венгрия, Испания, Италия, Румыния, Болгария, Хорватия, Босния и Герцеговина, [Греция], Россия (ССП, ЮСП, Ю, СК), [Беларусь], Украина. **Азия:** Грузия, Азербайджан, Россия (3 Сибирь, Ю Сибирь, Алтай, [Забайкалье], Амурская обл., Хабаровский край, Приморье), Китай (СЗ, [С], СВ, [Ц]), Корея, Япония, [Турция, Ближний Восток].

Экология. В Альпах встречается до высоты 1400 м н.у.м. Гусеницы на ивах (*Salix*) и тополях (*Populus*). Лёт в нач. VII — нач. X.

Созобиология. Охраняется в Московской, Рязанской и Ростовской обл. (Свиридов, 2008).

42. *Catocala ella* Butl., 1877

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Азия: Россия (Хабаровский край, Приморье), Китай ([СВ, ЮЗ]), Корея, Япония.

Экология. Гусеницы на ольхе японской (*Alnus japonica*). Лёт в кон. VII–IX.

43. *Catocala elocata* (Esp., 1788)

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Европа: [Швеция], Латвия, [Литва], [Нидерланды, Люксембург], Германия, Польша, [Чехия, Словакия], Франция, Швейцария, Австрия, Венгрия, [Португалия], Испания, Италия, [Мальта], Босния и Герцеговина, Хорватия, Македония, [Албания], Греция, Румыния, Болгария, [Турция], Россия (С, СП, ЮСП, Ю, ЮВ, СК), Беларусь, Украина, Казахстан. **С Африка:** Мавритания. **Азия:** Грузия, Армения, Азербайджан, Казахстан, Туркменистан, Узбекистан, Таджикистан, Киргизия, Ливан, Израиль, Палестина, Турция, Сирия, [Ирак], Иран, Афганистан, Пакистан, Россия (Ю Урал, 3 Сибирь), С Индия, Китай ([СЗ, С]).

Экология. В Альпы поднимается до 800 м н.у.м. В Средней Азии в поливной и горнопустынной зонах. Гусеницы на тополях и ивах

(на Украине — особенно на *Salix australis*). Лёт в сер. VII–X. На Ближнем Востоке — в VI–VIII, в Средней Азии в V–X.

Созобиология. Охраняется в Архангельской, Новгородской, Тверской, Московской, Пензенской, Курганской и Кемеровской обл. и в Республике Алтай (Свиридов, 2008).

44. *Catocala eminens* Stgr., 1892

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. **Азия:** Россия (Приморье), С Китай (СЗ, [СВ, Ц, В]), Корея.

Экология. Лёт в кон. VI–IX.

45. *Catocala eutychea* Tr., 1835

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. **Европа:** [Франция], Австрия, Испания, Италия, Хорватия, Босния и Герцеговина, Черногория, Македония, [Албания], Греция, Болгария, Турция. **Азия:** Турция, Ливан, Израиль, [Иордания].

Экология. Гусеницы только на дубах (вечнозеленый *Quercus coccifera* и, возможно, другие виды). Лёт в VI–VIII.

46. *Catocala flavescens* Hamps., 1894

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. **Азия:** Афганистан, Пакистан, С Индия.

47. *Catocala formosana* Okano, 1958

Распространение. **Азия:** Китай ([Ю: Гуанси]), В: Тайвань.

48. *Catocala fraxini* (L., 1758)

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. **Европа:** [Исландия (мигрант из Норвегии или абориген), Норвегия], Швеция, Финляндия, Эстония, [Литва, Латвия, Ирландия, Великобритания, Бельгия, Нидерланды, Люксембург], Германия, [Дания], Польша, Франция, Швейцария, Австрия, Венгрия, Чехия, [Словакия, Испания], Италия, [Югославия, Болгария], Греция, Румыния, Россия (С, ССП, ЮСП, Ю, [СК]), Беларусь, Украина, Казахстан. **Азия:** Россия (Ю Урал, Челябинская, Тюменская обл., Алтай, [Забайкалье], Амурская обл., Хабаровский край, Приморье, Сахалин), Казахстан, [Ср. Азия], Китай (СЗ, [СВ], ЮЗ), Корея, Япония, [Ближний Восток], Турция.

Экология. Один из двух видов рода в Европе, встречающийся не только на равнине, но и высоко в горах (в Альпах примерно до 1200

м н.у.м.), в горах Китая до 2500–3800 м н.у.м. В этом поясе наблюдается постепенное уменьшение произрастания тополя в лесу вверх по склону. Гусеницы на тополях (*Populus*), ясене (*Fraxinus*), дубе (*Quercus*), липе (*Tilia*), буке (*Fagus*), березе (*Betula*), ольхе (*Alnus*), клене (*Acer*), вязе (*Ulmus*), иве (*Salix*). Лёт в кон. VII — нач. X.

Созобиология. Охраняется в Архангельской обл., Республике Коми, Карелии, Ленинградской, Костромской, Тверской, Смоленской, Московской, Тульской, Владимирской обл., в Татарстане, Марий-Эл, Башкортостане, Орловской, Липецкой, Курской, Брянской, Белгородской, Пензенской, Тамбовской, Саратовской, Волгоградской, Оренбургской, Ростовской обл., Адыгее, Краснодарском крае, Дагестане, Курганской и Челябинской обл., Ханты-Мансийском АО, Хакасии, Республике Алтай, Алтайском и Красноярском краях, Усть-Ордынском Бурятском АО, Иркутской обл. и Бурятии, в Камчатской обл. Мониторинговый вид в РФ (Свиридов, 2008).

49. *Catocala fredii* Bytinski-Salz et Brandt, 1937

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Иран.

Экология. Обнаружен в горах на высоте около 1400 м н.у.м.

50. *Catocala fugitiva* Warr., 1914

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Казахстан.

51. *Catocala fulminea* (Scop., 1763)

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. **Европа:** [Финляндия, Эстония, Литва, Латвия, Бельгия, Люксембург], Германия, [Дания], Польша, Франция, Швейцария, Австрия, Венгрия, Чехия, [Словакия, Испания], Италия, Сербия, Румыния, [Болгария, Греция], Россия (С, ССП, ЮЗ, ЮСП, Ю, СК), Беларусь, Украина, Казахстан. **Азия:** Россия (Челябинская, Тюменская обл., Алтай, Кемеровская, Читинская, Амурская обл., Хабаровский край, Приморье, Сахалин), Китай (СЗ, С, [СВ], В), [Монголия], Корея, Япония, Узбекистан?, [Турция], Иран.

Экология. В пров. Чжэцзян (Китай), на юге ареала, — в лесистой холмистой или гористой местности. В горах Европы не выше 1200 м н.у.м. Гусеницы на терновнике (*Prunus spinosa*), сливе (*P. domestica*), дубе (*Quercus*), груше (*Pyrus*), боярышнике (*Crataegus*), вишне (*Cerasus*), черемухе (*Padus*), яблоне (*Malus*). Лёт в сер. VII–VIII, на юге ареала уже с сер. VI.

Созобиология. Охраняется в Ленинградской, Владимирской, Липецкой, Пензенской, Тамбовской, Ульяновской обл. и в Республике Алтай (Свиридов, 2008).

— ***Catocala fuscিনupta* Hamp., 1913**

Замечания по систематике. По строению гениталий этот номинальный вид практически не отличается от *Catocala elocata*. А экзemplяры со схожей внешностью встречаются и на территории Европейской России. Поэтому мы предполагаем синонимичность этих двух таксонов на видовом уровне.

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: С Индия.

52. *Catocala giuditта* Schawerda, 1934

Замечания по систематике. Номинальный вид, близкий к *Catocala eutychea*, не вполне ясного статуса, но вряд ли синоним *C. hariti* (Узбекистан), как некоторые считают.

Распространение. С Африка: Алжир.

53. *Catocala haitzi* (В.-Н., 1936)

Замечания по систематике. Очень близок и возможно конспецифичен с *C. abamita*.

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Китай (СЗ: Ганьсу).

Экология. Обнаружен в горах, на высотах около 2500 м н.у.м.

54. *Catocala hariti* Ishizuka et Ohshima, 2002

Замечания по систематике. Вероятно, самостоятельный вид, близкий к *Catocala luszinia*. Вряд ли *C. hariti* является синонимом *C. giuditта* (Алжир), как считают некоторые.

Распространение. Азия: Узбекистан, Таджикистан.

55. *Catocala helena* Ev., 1856

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Азия: Россия (Читинская обл., Бурятия, Амурская обл., Хабаровский край, Приморье), Китай (СЗ, [С], СВ, [В]), Монголия, Корея.

Экология. Помимо лесов, встречается в лесостепи. В горах Китая до высоты около 2500 м н.у.м. Лёт в нач. VII–IX.

Созобиология. Охраняется в Бурятии (Свиридов, 2008).

56. *Catocala hoenei* (Mell, 1936)

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Китай (ЮЗ).

Экология. В горах оптимум численности на высотах 2500–2600 м н.у.м.

57. *Catocala hoferi* Ishizuka et Ohshima, 2003

Распространение: Азия: Китай (В: граница пров. Цзянси и Фуцзянь).

58. *Catocala hymenaea* ([Den. et Schiff.], 1775)

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Европа: Швейцария?, Австрия, [Чехия, Словакия], Венгрия, [Италия], Сербия, Босния и Герцеговина, Македония, Греция, Болгария, [Румыния, Турция], Россия (ЮСП, Ю, СК), Украина. Азия: Турция, Ливан, Израиль.

Экология. Гусеницы на терновнике и других видах *Prunus*, включая *P. domestica*. Лёт в V–VIII.

Созобиология. Охраняется в Ульяновской обл. (Свиридов, 2008).

59. *Catocala hymenoides* (Draeseke in В.-Н., 1927)

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Китай (С, [СВ — был указан как *C. hymenaea* в «Фауне Китая»]).

Экология. Обнаружен на высотах 1100–1200 м н.у.м.

60. *Catocala hyperconnexa* Sugi, 1965

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Азия: Непал, Япония.

Экология. Гусеницы на дубах (листопадные: *Quercus acutissima*, *Q. variabilis* и вечнозеленый: *Q. glauca*). Лёт в VII–IX.

61. *Catocala inconstans* Butl., 1889

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Пакистан, С Индия, Непал. Указание для Китая (ЮЗ) требует проверки.

62. *Catocala infasciata* (Mell, 1936)

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Китай (ЮЗ: Юньнань).

Экология. Горный вид, встречающийся в Китае на высотах 2500–4000 (есть находки до 5000) м н.у.м. В этом поясе наблюдается постепенное уменьшение произрастания тополя в лесу вверх по склону. В горах оптимум численности на высотах 2500–2600 м н.у.м.

63. *Catocala intacta* Leech, 1889

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Азия: Китай (В), Тайвань, Япония.

Экология. Связан с вечнозелеными дубовыми лесами. Гусеницы питаются на вечнозеленом *Quercus glauca*.

64. *Catocala invasa* Leech, 1900

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Китай ([СЗ, ЮЗ], Ц, [В]).

65. *Catocala irana* Brandt, 1938

Замечания по систематике. Нами исследованы строение гени-талий этого и близкого видов. Это дает основание считать, что *C. irana* — самостоятельный от *C. abacta* вид, к нему относится, возможно, и указание на *C. abacta* в «Фауне совков Китая».

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Азия: Иран, [Ирак], Китай? (СЗ: Синьцзян — был указан как *C. abacta*).

Экология. Лёт в VI.

66. *Catocala jansseni* A.E. Prout, 1924

Распространение. Китай ([Ц: Хубэй]).

67. *Catocala jonasii* Butl., 1877

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Азия: и Китай (СЗ, [ЮЗ]), Корея, Япония.

Экология. Гусеницы на дзелькве (*Zelkova serrata*) (семейство Ul-масае). Лёт в VII–VIII.

68. *Catocala jouga* Ishizuka, 2003

Замечания по систематике. Внешне номинальный вид очень близок к *C. maculata* Vincent (пров. Юньнань), синонимом которого, вероятно, и является, но больше меланизован.

Распространение. Азия: Китай (ЮЗ: пров. Юньнань), Вьетнам.

69. *Catocala juncta* Stgr., 1889

Распространение. Азия: Туркмения, Китай (СЗ).

70. *Catocala kaki* Ishizuka, 2003

Распространение. Азия: Китай (СЗ: Шэньси).

71. *Catocala koreana* Stgr., 1892

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Азия: Россия (Хабаровский край, Приморье), Китай (СВ), Корея, Япония.

Экология. Гусеницы на спирее *Spiraea nipponica*. Лёт в кон. VII–VIII.

72. *Catocala kotshubeji* Shel., 1927

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Азия: Россия (Приморье [Партизанск]).

Экология. Гусеницы неизвестны. Лёт в кон. VII–VIII.

Созобиология. Включен в Красную книгу РФ. Охраняется в Приморском край (Свиридов, 2008).

73. *Catocala kuantungensis* Mell, 1931

Распространение. Азия: Китай (ЮЗ, [Ц], В, Ю: Гуандун), Тайвань, Япония.

Экология. В тенистых смешанных лесах, в ущельях, на высоте ок. 500 м н.у.м. В Японии и на Тайване населяет скалистые склоны с жестколистным дубом *Quercus phylliraeoides*, на Тайване — в местах произрастания близкого *Q. tarokensis*.

74. *Catocala kusnezovi* Püngeler, 1914

Распространение. Азия: Казахстан, Китай (СЗ: Синьцзян).

75. *Catocala lara* Brem., 1861

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Азия: Россия (Амурская обл., Хабаровский край, Приморье, Сахалин, на Камчатке как мигрант), Китай (СЗ, [С, СВ]), Корея, Япония.

Экология. В горах пров. Шэньси на высоте 1700–3000 м н.у.м. Гусеницы на липах *Tilia mandshurica*, *T. amurensis* и *T. japonica*.

Созобиология. Охраняется в Камчатской обл. (Свиридов, 2008).

76. *Catocala largeteaui* Ob., 1881

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Китай ([СВ], ЮЗ, [Ю]).

Экология. В горах оптимум численности на высотах 2500–2600 м н.у.м.

77. *Catocala leechi* Hamps., 1913

Распространение. Азия: С Индия.

78. *Catocala lesbia* Christ., 1887

Замечания по систематике. На основании материала, недостаточного для изучения возможных майровских полувидов, и при

незначительности генитальных различий и наличии явной изменчивости гениталий, группой из многих авторов (преимущественно с Ближнего Востока) описан еще ряд номинальных видов: *C. olgaorlovae* Kravchenko et al. (Израиль, В Египет), *C. editarevayae* Müller et al. (Иордания, Палестина), *C. puerperoides* Zahiri et al. (Иран) (все они описаны в статье: Müller et al., 2008). Хотелось бы всё-таки, чтобы для детального изучения этих орденских лент наука располагала более репрезентативным материалом, как по объему, так и особенно по охвату территорий. Внешние различия номинальных видов не вызывают сомнений, но именно в аридной Западной Азии мы встречаем несколько групп орденских лент, где имеются явные внешние различия, но гениталии которых хороших видовых различий не дают. Например, в группе *C. elocata*. Вообще стандарты генитальных различий видов в роде *Catocala*, как правило, дают гораздо более отчетливую картину. Вместе с тем данные названной статьи крайне интересны.

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. С **Африка:** [Египет (Синай)]. **Азия:** Туркмения, Турция, Иран, [Ирак], Афганистан, Пакистан, Палестина, [Израиль, Иордания].

Экология. Гусеницы питаются, видимо, на тополе белом (*Populus alba*) и других видах тополя. К. Ресхефт в Афганистане выкармливал гусениц листьями *Populus afghanica*, хотя грена происходила от пары бабочек, попавших в ловушку на другом виде тополя. М.А. Даричева сообщала, что в Туркмении, где *P. afghanica* нет, кормовым растением гусениц являлся *Populus pruinosa*. Возможно, имеет 2 генерации. В Израиле известен как монофаг на *Populus euphratica*. Лёт с VI по IX.

79. *Catocala longipalpis* (Mell, 1936)

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. **Азия:** Китай (ЮЗ: Юньнань).

Экология. В горах оптимум численности — на высотах 2500–2600 м н.у.м.

80. *Catocala lupina* H.-S., (1851) (1846)

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. **Европа:** Германия, Венгрия, Италия, Словения, Босния и Герцеговина, Македония, Болгария, Греция, Россия (ЮСП, Ю), Украина, Казахстан. **Азия:** Россия (Ю Урал, [З Сибирь, Алтай], Саяны), Казахстан, [Туркмения], Грузия, Армения, Азербайджан, Турция.

Экология. В горах — в лесной зоне (до 1000 м н.у.м.). Гусеницы на ивах и тополях (в Средней Азии на туранге). Лёт в VI–VIII.

81. *Catocala luscinia* Brandt, 1938

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Иран.

82. *Catocala macevoodi* (Hamps., 1913) — *bona* sp.?

Замечания по систематике. В последнее время рассматривается как синоним *C. sponsalis*. Мы изучали гениталии *C. macevoodi*, *C. sponsalis* (Непал) нам известен только внешне. Последний гораздо сильнее меланизован, чем первый. Есть и довольно существенные различия в крыловом рисунке.

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Китай (ЮЗ: Юньнань).

83. *Catocala maculata* Vincent, 1919

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Китай (ЮЗ: Юньнань; типовая местность по-французски: Gan-Chouen á Hin-y-fou, сбор Père Cavallerie).

84. *Catocala mariana* Rambur, 1858

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Европа: [Португалия], Испания.

Экология. Населяет ксеротермные станции на западе Иберийского п-ова. Предполагалось, что в Испании гусеницы живут на *Quercus coccifera*. Некоторые предполагают также *Q. ilex*.

85. *Catocala martyrium* Ob., 1881

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Китай (ЮЗ: Юньнань).

Экология. В горах оптимум численности на высотах 2500–2600 м н.у.м.

86. *Catocala mesopotamica* Kuznezov, 1903

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Турция, [Ирак].

Экология. Населяет лесной пояс гор. Лёт в VII–VIII и X (две генерации).

87. *Catocala mirifica* Butl., 1877

Распространение. Азия: Китай ([В]), Япония.

Экология. Гусеницы питаются на *Pourthiaca villosa* (Rosaceae).

88. *Catocala moltrechti* В.-Н., 1927

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Азия: Россия (Приморье).

Экология. Лёт в сер. VII–VIII.

Созобиология. Включен в Красную книгу РФ. Охраняется в Приморском крае (Свиридов, 2008).

89. *Catocala musmi* (Hamps., 1913)

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Корея. Указание для Китая ([ЮЗ: Юньнань]) требует проверки.

90. *Catocala nagansi* Sugi, 1982

[Примечание: мы оставляем видовое название с авторской латинизацией фамилии Нагано в genitivus'e]

Распространение. Азия: Тайвань.

91. *Catocala nagioides* (Wileman, 1924)

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Азия: Россия (Ю Приморье), Китай (СВ, [ЮЗ: Юньнань]), Тайвань, [Корея], Япония.

Экология. Гусеницы на *Quercus dentata*.

Созобиология. Включен в Красную книгу РФ. Охраняется в Приморском крае (Свиридов, 2008).

92. *Catocala naumanni* Svir., 1996

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Китай (ЮЗ: Юньнань).

Экология. Обнаружен на высоте около 2000 м н.у.м.

93. *Catocala neglecta* Stgr., 1888

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Азия: В Казахстан, Узбекистан, Таджикистан, Киргизия, Китай (СЗ: Синьцзян).

94. *Catocala neonympa* (Esp., 1805)

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Европа: Россия (ЮСП, Ю, ЮВ, СК), [Украина (Крым)], Казахстан.

Азия: Россия: (Ю Урал, Новосибирская обл., Алтай), Грузия, Армения, Азербайджан, Казахстан, Туркмения, Узбекистан, Таджики-

стан, Киргизия, Турция, [Ирак], Иран, Афганистан, С Индия, Китай (СЗ), Монголия.

Экология. В лесном поясе гор, но встречается также и в пустынных биотопах. Гусеницы питаются на солодке и дубе. В Средней Азии вид отмечен на солодке голой (*Glycyrrhiza glabra*). Лёт в V–VIII.

Созобиология. Охраняется в Краснодарском крае (Свиридов, 2008).

95. *Catocala nigricans* (Mell, 1939)

Замечания по систематике. Хорошо отличающийся от *C. actaea* вид, описанный первоначально как его подвид. Видовой статус номинальному таксону *C. nigricans* был придан нами ранее.

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Китай (СЗ: Шэньси, ЮЗ: Сычуань).

Экология. В горах пров. Шэньси (Китай) — на высоте около 1700 м н.у.м.

96. *Catocala nivea* Butl., 1877

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Азия: Россия (Приморье), С Индия, Непал, Китай (СЗ, ЮЗ, [Ц], В), Корея, Япония.

Экология. В пров. Чжэцзян (Китай), на юге ареала — в лесистой, холмистой или гористой, местности. Гусеницы на яблоне, сливе (*Prunus grayana*) и других древесных породах. Лёт в кон. VIII–IX.

97. *Catocala nubila* Butl., 1881

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Азия: Россия (Приморье, Сахалин, о. Кунашир), Китай (СЗ), Корея, Япония.

Экология. Гусеницы известны с видов бука (*Fagus crenata*, *F. japonica*). В связи с этим иногда предполагается миграционное происхождение вида в ряде стран. Лёт в VIII–X.

98. *Catocala nupta* (L., 1767)

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Европа: Норвегия, Швеция, [Финляндия], Эстония, [Литва, Латвия, Великобритания], Бельгия, [Нидерланды, Люксембург], Германия, Дания, Польша, Андорра, Франция, Швейцария, Австрия, Венгрия, Чехия, [Словакия], [Португалия], Испания, Италия, Словения, Сербия, Черногория, Македония, [Албания], Болгария, Румыния, Греция, [Турция], Россия (С, ССП, ЮЗ, ЮСП, Ю, ЮВ, СК), Беларусь, Украина, Казахстан. Азия: Россия (Челябин-

ская, Тюменская обл., Алтай, Красноярский край, [Тува], Иркутская обл., Бурятия, Читинская, Амурская обл., Хабаровский край, Приморье, Ю Сахалин), Казахстан, Туркмения, Киргизия, [Пакистан, С Индия], Непал, Китай (СЗ, С, СВ, ЮЗ, [В]), Монголия, Корея, Япония, Турция.

Экология. Один из двух видов рода в Европе, встречающийся не только на равнине, но и высоко в горах (в Альпах примерно до 1200 м н.у.м.), в горах Китая до 2500–4000 м н.у. м. В этом поясе наблюдается постепенное уменьшение произрастания тополя в лесу вверх по склону. Гусеницы на ивах (особенно *Salix fragilis*) и тополях (особенно *Populus nigra* и *P. canadensis*). Лёт в нач. VII (местами VI) — IX.

Созобиология. Охраняется в Тамбовской, Астраханской и Курганской обл., в Республике Алтай (Свиридов, 2008). В результате ошибочной идентификации неспециалистами включен в Красную книгу Республики Коми (все проверенные экземпляры оказались *Catocala adultera*). Требуется подтверждение наличия вида в Республике Коми.

99. *Catocala nymphaea* (Esp., 1788)

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Европа: [Германия, Дания, Швейцария], Австрия, Франция, [Португалия], Испания, Италия, [Мальта], Босния и Герцеговина, Хорватия, Македония, [Албания], Греция, Болгария, Россия (Ю). **С Африка:** Алжир, Марокко, Мавритания. **Азия:** Азербайджан, Турция, [Израиль, Ирак, Афганистан, С Индия].

Экология. Гусеницы на *Quercus ilex* и *Q. suber*. Для Ирака указывался *Quercus* без уточнения видов, для Израиля также. Лёт в VI–VIII.

100. *Catocala nymphaeoides* H.-S., [1852]

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Россия (Бурятия, Читинская обл., Хабаровский край, Приморье), Китай (СВ: Хэйлунцзян).

Экология. Сухие широколиственные леса и лесостепь. Лёт в сер. VII–VIII.

101. *Catocala nymphagoga* (Esp., 1788)

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Европа: [Великобритания], [Швейцария], [Германия], Австрия, [Чехия, Словакия], Венгрия, Франция, [Португалия], Испания, Италия, [Мальта], Хорватия, Босния и Герцеговина, Сербия,

Черногория, Македония, Болгария, [Румыния], Греция, Украина. С **Африка**: Алжир, Тунис, Марокко, Мавритания. **Азия**: Армения, Азербайджан, Турция, Иран, Ливан, Израиль, [Иордания], Палестина.

Экология. В горах встречается не выше 900 м н.у.м. Гусеницы только на дубах. В Испании кормовыми растениями назывались: *Quercus ilex*, *Q. pyrenaica* и *Q. suber*. Лёт в VI–VIII.

102. *Catocala oberthueri* Austaut, 1879

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Европа: Ю Испания.

С Африка: Алжир, Марокко, [Тунис], Мавритания.

Экология. Встречается в Испании на известняковых склонах. Гусеницы на *Populus nigra*. Лёт в VII–X.

103. *Catocala obscena* Alph., 1879

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Россия (в Приморье как мигрант), Китай (С, СВ, ЮЗ), Корея, Вьетнам.

Экология. Лёт в нач. VIII–IX.

104. *Catocala ohshimai* Ishizuka, 2001

Распространение: Азия: Китай (СЗ: Шэньси).

— *Catocala okurai* Sugi, 1965

Замечания по систематике. Рассматривается в «Совках Европы» как синоним *C. columbina*.

Распространение. Азия: Тайвань.

105. *Catocala optata* (Godart, 1824)

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Европа: Франция, Португалия, Испания, [Италия]. **С Африка:** Алжир, Марокко, Тунис.

Экология. Гусеницы на ивах (*Salix caprea*, *S. viminalis*). Лёт в VII–X.

106. *Catocala optima* Stgr., 1888

Распространение. Азия: Казахстан, [Ирак], Туркмения, Китай (СЗ: Синьцзян). **Экология.** В Средней Азии встречается в тугайных лесах. Гусеницы на тополях, в Туркмении на туранге (*Populus pruinosa*). Указывалось, что зимуют гусеницы. Лёт в кон. V–VI.

107. *Catocala pacta* (L., 1758)

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Европа: Швеция, Финляндия, Эстония, Латвия, [Литва], С Германия, [Дания], Польша, Австрия, Россия (С, ССП, ЮСП, Ю, СК), Беларусь, Украина. **Азия:** Россия (Челябинская, Свердловская, Тюменская, Новосибирская обл., Красноярский край, Алтай, Иркутская обл., Бурятия, Читинская, Амурская обл., Хабаровский край, Приморье, Сахалин), [Казахстан, Средняя Азия], Монголия, Китай ([СЗ: Синьцзян, СВ: Хэйлунцзян]).

Экология. Гусеницы на ивах (в Италии и других местах отмечено предпочтение *Salix caprea*, в Швеции — *S. cinerea*). Лёт в нач. VII — сер. IX.

Созобиология. Охраняется в Ленинградской, Тверской, Московской, Владимирской, Нижегородской, Калужской, Рязанской, Пензенской, Тамбовской, Самарской, Ульяновской, Курганской, Кемеровской обл. и в Республике Алтай (Свиридов, 2008).

108. *Catocala paki* Kishida, 1981

Распространение. Азия: Корея, [Китай (Ц)].

109. *Catocala patala* Fldr. et Rgnh., 1874

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Азия: С Индия, Китай (СЗ, [СВ], В), Корея, Япония.

Экология. В китайской пров. Чжэцзян на юге ареала — в лесистой холмистой или гористой местности, на высотах 400–800 м н.у.м. Гусеницы отмечались на глицинии (*Wisteria floribunda*) и на дубе щетинистом (*Quercus acutissima*). Лёт в VII–VIII.

110. *Catocala pataloides* Mell, 1931

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Китай ([В], Ю: Гуандун)

Экология. В субтропических горных лесах, на высоте ок. 750 м н.у. м.

111. *Catocala persimilis* Warr., 1888

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Пакистан, 3 Индия.

112. *Catocala pirata* (Herz, 1904)

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Азия: Россия (Приморье), Корея, Китай (СВ).

Экология. Лёт в сер. VII–VIII.

113. *Catocala praegnax* Walk., 1858

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Азия: Россия ([Амурская обл.], Хабаровский край, Приморье), Китай (С, СВ, [ЮЗ], Ц, В), Тайвань, Корея, Япония.

Экология. В пров. Чжэцзян, на юге ареала, — на равнине, в том числе в культурном ландшафте. Гусеницы на *Quercus mongolica* и других видах дуба, отмечены на леспедце (*Lespedeza*). Лёт в нач. VII–IX, на юге ареала — уже с кон. V.

114. *Catocala prolifica* Walk., [1858] 1857

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Азия: С Индия, Непал.

115. *Catocala promissa* ([Den. et Schiff.], 1775)

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Европа: [Швеция], Финляндия, [Эстония, Литва, Латвия, Великобритания, Бельгия, Нидерланды, Люксембург], Германия, [Дания, Польша], Франция, [Швейцария], Австрия, Венгрия, Чехия, [Словакия, Португалия], Испания, Италия, Словения, Хорватия, Сербия, Македония, Греция, Румыния, Болгария, Россия (С, ССП, ЮСП, Ю, СК), [Беларусь], Украина, Казахстан. С Африка: [Алжир], Тунис, Марокко. Азия: Грузия, Армения, Азербайджан, Турция.

Экология. Гусеницы на листопадных дубах и каштане. Лёт в VII–VIII.

Созбиология. Охраняется в Ленинградской, Калужской, Московской, Нижегородской, Пензенской, Тамбовской и Белгородской обл. (Свиридов, 2008).

116. *Catocala proxeneta* Alph., 1895

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Азия: Россия (Читинская, [Амурская обл.], Хабаровский край, Приморье), Монголия, Китай (СЗ: Ганьсу, СВ), Корея.

Экология. Сухие широколиственные леса, лесостепь. В горах Китая до высоты около 3200 м н.у.м. Лёт в кон. VI — нач. VIII.

117. *Catocala puella* Leech, 1889

Распространение. Азия: Корея.

Экология. Лёт в VII–VIII.

118. *Catocala puerpera* (Giorna, 1791)

Замечания по систематике. В последнее время ряд авторов принимает самостоятельность номинального вида *C. orientalis*, но генитальные отличия последнего далеки от родового стандарта. Желательны дополнительные исследования на другом уровне.

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. **Европа:** Латвия, Германия, [Польша], Франция, Швейцария, Австрия, [Чехия, Словакия], Венгрия, [Португалия], Испания, Италия, Босния и Герцеговина, Хорватия, [Македония], Албания, [Румыния], Болгария, [Греция, Турция], Россия (ССП, ЮСП, Ю, ЮВ, СК), [Беларусь], Украина, Казахстан. **С Африка:** Алжир, Марокко. **Азия:** Грузия, Армения, Азербайджан, Казахстан, Туркмения, Узбекистан, Таджикистан, Киргизия, Турция, Ливан, Израиль, [Иордания], Палестина, [Ирак], Афганистан, Россия (Ю Урал, 3 Сибирь, Алтай, Читинская обл.), Монголия, Китай (СЗ).

Экология. В горах встречается до 1200 м н.у.м. Гусеницы на ивах и тополях, при случае на ильме. Лёт в кон. VI–X, на Ближнем Востоке в V–VI, в Средней Азии в кон. V–VII.

119. *Catocala rama* Moore, [1885]

Замечания по систематике. В виду большой близости к *Catocala* (возможно, относится к тому же роду) помещен здесь. Обычно же его относят к роду (скорее, это таксономически сборная группа) *Ulotrichopus*.

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. **Азия:** Описан с Шри Ланки (внепалеарктический вид, встречающийся в ряде стран Южной Азии).

120. *Catocala remissa* Stgr., 1892

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. **Азия:** Казахстан, Туркмения, Киргизия, Монголия, Китай (СЗ, [С]).

121. *Catocala repudiata* Stgr., 1888

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. **Азия:** Казахстан, Туркмения, Таджикистан, Китай ([СЗ]).

122. *Catocala rhodosoma* Röber, 1927.

Распространение. **Азия:** В Индия (Нагаленд).

123. *Catocala seiohbo* Ishizuka, 2002

Распространение. Азия: Китай (Ц: Хунань).

124. *Catocala separans* Leech, 1889

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Азия: Россия (Хабаровский край, Приморье), Корея, Япония.

Экология. Гусеницы на дубах (*Quercus acutissima*, *Q. variabilis*). Лёт в кон. VII–VIII.

125. *Catocala separata* Freyer, 1848

Распространение. Европа: Македония, Греция.

Азия: Турция, Ливан, Израиль.

Экология. Гусеницы предположительно на дубах. Лёт в VI–VIII.

126. *Catocala shirozui* Sugi, 1982

Распространение. Азия: Тайвань.

127. *Catocala sinyaevi* Svir., 2004

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Азия: Китай (СЗ и С).

128. *Catocala solntsevi* Svir., 1997

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. Азия: С Вьетнам.

Экология. Обнаружен на высоте около 800 м н.у.м.

129. *Catocala sponsa* (L., 1767)

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Европа: Швеция, [Финляндия, Эстония, Литва, Латвия], Великобритания, [Бельгия, Нидерланды, Люксембург], Германия, [Дания], Польша, Франция, Швейцария, Австрия, Венгрия, Чехия, [Словакия], Португалия, Испания, Италия, Босния и Герцеговина, Сербия, Македония, Румыния, Болгария, [Греция], Россия (С, ССП, ЮЗ, ЮСП, Ю, СК), [Беларусь], Украина, Казахстан. С Африка: [Алжир], Марокко. Азия: Россия (Ю Урал, Алтай), Грузия, Азербайджан, Турция, Иран.

Экология. Гусеница на дубе *Quercus robur*, отмечалась также на каштане, в виде исключения на ольхе и тополе. В Испании названы другие виды дубов. Лёт в кон. VII–сер. IX.

Созобиология. Мониторинговый вид Красной книги РФ. Охраняется в Ленинградской, Тверской, Ярославской, Смоленской, Мо-

сковской, Нижегородской обл., Татарстане, Марий Эл, Удмуртии, Башкортостане, Калужской, Рязанской, Брянской, Белгородской, Курской, Орловской, Липецкой, Пензенской, Тамбовской, Саратовской, Волгоградской, Астраханской, Оренбургской и Ростовской обл., Адыгее, С Осетии и Дагестане (Свиридов, 2008).

130. *Catocala sponsalis* Walk., 1858

Замечания по систематике. См. замечания по *Catocala maccvoodi*.

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Непал.

131. *Catocala stamensis* Kishida et Suzuki, 2002

Распространение. Азия: Таиланд.

132. *Catocala streckeri* Stgr., 1888

Материал в ЗМ МГУ. Колл.

Распространение. Азия: Россия (Читинская, Амурская обл., Хабаровский край, Приморье, [Сахалин, Ю Курилы]), Китай (СВ), Корея, Япония.

Экология. Гусеницы на *Quercus mongolica* и других дубах. Лёт в кон. VI–VIII.

Созобиология. Охраняется в Читинской обл. (Свиридов, 2008).

—. *Catocala sultana* В.-Н., 1910

Замечания по систематике. В «Совках Европы» рассматривается как предположительный синоним *C. optata*.

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Европа: Гибралтар.

С Африка: Тунис, Мавритания.

133. *Catocala svetlana* Svir., 1997

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Китай (СЗ: Фуцзянь).

Экология. Единственный экземпляр обнаружен в гористой местности (Kuatun), в центре которой возвышается гора Давида (2300 м н.у.м.).

134. *Catocala szechuena* Hamps., 1913

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Китай (ЮЗ: Сычуань).

135. *Catocala tapestrina* Moore, 1882

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: С и З Индия, Непал, Китай (СЗ, [ЮЗ]).
Экология. В горах Китая оптимум численности на высотах 2500–2600 м н.у.м.

136. *Catocala thomsoni* А.Е.Прout, 1924

Распространение. Азия: Китай (ЮЗ: Сычуань).

137. *Catocala timur* В.-Н., 1907

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Туркмения, Иран, Таджикистан, Китай ([СЗ, С]).

Экология. В Туркмении встречается в туранговых лесах. Гусеницы на туранге (*Populus pruinosa*), часто группами; зимуют и на следующий год докармливаются.

138. *Catocala tokui* Sugi, 1976

Распространение. Азия: Китай ([Ю]), Тайвань, Япония.

139. *Catocala triphaenoides* Об., 1881

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Китай ([С, Ц], В).

Экология. Лёт в VII–VIII.

140. *Catocala tschiliensis* В.-Н., 1927

Замечания по систематике. В «Совках Европы» рассматривается как синоним (подвид) *C. deuteronympha*.

Распространение. Азия: Китай (СВ).

141. *Catocala vallantini* Об., 1894

Замечания по систематике. В «Совках Европы» рассматривается как синоним (подвид) *C. nymphagoga*.

Материал в ЗМ МГУ. Колл. Фото.

Распространение. С Африка: Алжир, Марокко.

— *Catocala vestalis* Boisd., 1829

Замечания по систематике. Признан в настоящее время синонимом *C. nymphagoga*. Хотя в каталоге Пуля эта синонимия еще не приведена.

Распространение. Европа: Италия.

142. *Catocala viviannae* Hacker et Kautt, 1996

Материал в ЗМ МГУ. Фото.

Распространение. Азия: Турция.

143. *Catocala weigerti* Hacker, 1999

Распространение. Азия: Турция.

144. *Catocala wushensis* Okano, 1964

Замечания по систематике. Species insertae sedis. Даже японским авторам, изучавшим фауну Тайваня, этот вид в природе не был известен.

Распространение. Описан с Тайваня, предполагается его эндемизм.

145. *Catocala xizangensis* (Chen Yi-xin, 1991)

Замечания по систематике. Внешние и генитальные признаки свидетельствуют о самостоятельности вида.

Распространение. Азия: Китай (ЮЗ: Тибет).

Экология. Обнаружен в горах на высоте 2300 м н.у.м.

Список литературы

- Свиридов А.В. 2003. Подсем. Catocalinae // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. V. Ручейники и чешуекрылые. Ч. 4. Владивосток: Дальнаука. С. 86–187, библиогр. с. 656–667.
- Свиридов А.В. 2004 (2008). Отряд Чешуекрылые, или Бабочки. Ordo Lepidoptera // Красный список особо охраняемых редких и находящихся под угрозой исчезновения животных и растений. Ч. 2 (Беспозвоночные животные). (Бюлл. Красной книги, 2). М. С. 291–407.
- Chen Yi-xin. 1999. Lepidoptera Noctuidae // Fauna Sinica. Insecta. Vol. 16. Beijing: Sci Press. P. i–lxxiii, 1–1596, pls. 1–68.
- Goater B., Ronkay L., Fibiger M. 2003. Catocalinae et Plusiinae // Noctuidae Europaeae. Vol. 10. Sorø: Entomol. Press. 452 pp., 16 pls., 332 figs.
- Müller G.C., Kravchenko V.D., Witt Th.J., Junnila A., Mooser J., Saldaitis A., Reshöft K., Ivinskis P., Zachiri R., Speidel W. 2008. New Underwing taxa of the section of *Catocala lesbia* Christoph, 1887 (Lepidoptera, Noctuidae) // Acta zool. Lituanica. Vol. 18. № 1. P. 30–49.
- Poole R.W. 1989. Noctuidae // Lepidopterorum Catalogue (New Series). Fasc. 118. Leiden: E.J. Brill. Pt 1: P. v–xii + 1–500; Pt 2: P. 501–1013; Pt 3: P. 1014–1314.

**ПТИЦЫ ВЕРХНЕГО ТЕЧЕНИЯ
РЕКИ АНАДЫРЬ (ЧУКОТКА)**

П. С. Томкович

Зоологический музей МГУ
e-mail: pst@zmmu.msu.ru

**Birds of the upper Anadyr River
(Chukotka Autonomous Area)**

P. S. Tomkovich

Zoological museum of Moscow University

Only occasional information about bird species, their status and abundance has been available for the upper reaches of the Anadyr River, one of the two largest rivers of Chukotka Autonomous Area, extreme north-east of Asia. Low gently sloping mountains with alpine tundra on tops and larch forests in valleys predominate in the area. Observations made in spring and summer seasons of 1993–1995 around the field camp at 64°54'30" N, 168°36'40" E added by information from published sources are presented in this paper. In total 113 bird species are currently known from the upper Anadyr River basin. Breeding is confirmed for 64 species and is probable for other 18 species (72.6% of the regional avifauna). For the first time 58 bird species are listed for the region, and 6 of these species are recorded for the first time for Anadyrland: the Fork-tailed Swift (*Apus pacificus*), Black Woodpecker (*Dryocopus martius*), Olive-backed Pipit (*Anthus hodgsoni*), Gray Wagtail (*Motacilla cinerea*), Lanceolated Warbler (*Locustella lanceolata*), and White-winged Crossbill (*Loxia leucoptera*). Breeding records of some species extend their known breeding ranges; these are the Pintail Snipe (*Gallinago stenura*), Solitary Snipe (*G. solitaria*), Greater Spotted Woodpecker (*Dendrocopos major*), Common Cuckoo (*Cuculus canorus*), Olive-backed Pipit, Gray Wagtail, and House Sparrow (*Passer domesticus*). Comparison with formerly available data suggest population increase during the 20th century in the Greater Spotted Woodpecker, House Martin (*Delichon urbica*), Carrion Crow (*Corvus corone*), and Brambling (*Fringilla montifringilla*). Available data also indicate

population decline in the Black-billed Capercaillie (*Tetrao parvirostris*) and possibly in the Dotterel (*Eudromias morinellus*).

Анадырь — одна из двух крупнейших рек Чукотского автономного округа (наряду с р. Омолон), фауна птиц которой сравнительно хорошо изучена ср. и нижнем течениях (сводки: Портенко, 1939а, б; Кречмар и др., 1991; Кречмар, Кондратьев, 2006). Вместе с тем, мало что известно о видовом составе, характере пребывания и степени обычности птиц в верхнем течении этой реки — территории, заметно отличающейся по многим характеристикам от средней и нижней частей бассейна Анадыря. Фрагментарные сведения о птицах этого региона можно почерпнуть преимущественно в сводке Л.А. Портенко (1939а, б), в основном полученные в результате зимних и ранневесенних поездок между поселениями Марково и Еропол Л.О. Белопольского в 1931 г. и самого Л.А. Портенко в 1932 г. Крайне скудные наблюдения по птицам долины р. Еропол приведены также в некоторых очерках книги А.В. Кречмара с соавторами (1991), как результат поездок туда в сентябре-октябре 1975 и 1977 гг. В самое последнее время появились сведения И.В. Дорогого (2008; личн. сообщ.) о фаунистических наблюдениях за наземными позвоночными в верховьях р. Мечкерёва (66°46' с.ш., 159°34' в.д.), в районе водораздела истоков рек Анадыря и Малого Аноя (бассейн низовьев Колымы), где он наблюдал птиц во второй половине лета в 2003–2007 гг. Судя по сравнительно небольшому числу выявленных там видов птиц ($n=50$), приведённый им список, скорее всего, не полон.

Автором в весенне-летние сезоны 1993–1995 гг. в ходе изучения биологии размножения большого песочника (*Calidris tenuirostris*) на полевом стационаре покойного В.Г. Кривошеева из Ин-та биологических проблем Севера РАН в районе устья р. Балаганчик (правый приток р. Анадырь) собраны материалы по фауне птиц этого района, которые использованы в качестве основы для написания данной работы.

Пункты исследований, методы и условия сезонов работы

Полевой стационар был расположен в лиственничном лесу на левом берегу Анадыря (64°54'30" с.ш., 168°36'40" в.д.) напротив устья р. Балаганчик (рисунок). Основные наблюдения выполнены во время почти ежедневных экскурсий в гольцовый пояс ближайшего отрога Щучьего хр. По два или три раза за сезон были пред-

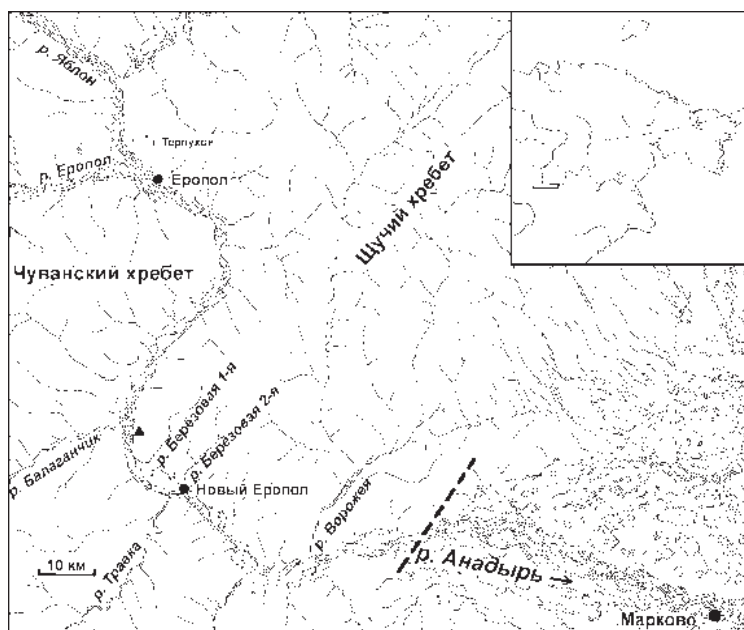


Рисунок. Картограмма района исследований. Треугольником показано местоположение стационара; пунктирная линия — граница верхнего и среднего течения р. Анадырь; на врезке — Чукотка с Полярным кругом и местоположением района исследований.

Figure. Study area within the Anadyr River catchment. Position of the study area and the Arctic Circle within the Chukotsky Autonomous Area is shown on the insert. The triangle indicates position of the field camp; the dashed line corresponds to approximate border between the middle and upper reaches of the Anadyr River.

приняты пешеходные маршруты примерно на трое суток каждый на север по гребню хребта до водораздела между верховьями рек Берёзовая 1-я и Берёзовая 2-я (65° с.ш., $168^{\circ}53'$ в.д.). Периодически посещали доступные с берега пойменные острова Анадыря, выполнено несколько экскурсий вдоль Анадыря в район низовьев р. Берёзовая 1-я ($64^{\circ}52'40''$ с.ш., $168^{\circ}38'$ в.д.). В 1993 и 1994 гг. в распоряжении В.Г. Кривошеева была моторная лодка, что позволило нам посетить некоторые недоступные с берега острова реки, окрестности гидропоста ниже по течению (бывший пос. Новый Еропол — $64^{\circ}51'$ с.ш., $168^{\circ}45'$ в.д.), а также правый берег реки в

районе низовьев рек Балаганчик (64°55' с.ш., 168°34' в.д.) и Травка (64°54'30" с.ш., 168°36'40" в.д.). Некоторые дополнительные наблюдения сделаны с моторной лодки на маршруте между стационаром и пос. Марково (64°41' с.ш., 170°25' в.д.), в окрестностях этого посёлка, а также довелось кратковременно посетить 31.05.1994 г и 16.05.1995 г. пос. Чуванское (65°10' с.ш., 167°57'30" в.д.) на р. Еропол и 16.05.1995 г. нижнее течение р. Яблон при заброске вертолётном на стационар. Важно отметить, что основные наблюдения были сконцентрированы на низкогорных отрогах хр. Щучьего, и лишь редко удавалось посещать малочисленные в том районе долинные озёра. По-видимому, именно это отчасти объясняет невысокое разнообразие отмеченных водоплавающих птиц.

Сроки работ на полевом стационаре: с 11.06 по 1.08.1993 г., с 31.05 по 2.08.1994 г. и с 16.05 по 30.07.1995 г. О погодных-климатических условиях, а также о состоянии популяций грызунов и хищников в периоды исследований прежде уже кратко сообщалось (Томкович, Шитиков, 1994б; Томкович, Те, 1995; Томкович, Дементьев, 1996). Здесь имеет смысл отметить, что летние месяцы в годы исследований оказались тёплыми, с умеренным количеством осадков. Так, 1993 г. характеризовался высоким и продолжительным половодьем. Обильные ливневые дожди, случившиеся в июне 1995 г. и в июле 1994 г., иногда неблагоприятно сказывались на размножении птиц в пойме из-за паводков, которые они вызывали, и из-за ухудшения кормовых условий для птиц (например, Томкович, Дементьев, 1996). По наблюдениям в 1995 г., среднесуточные температуры воздуха стали положительными к середине мая, ледоход начался 25.05, к двадцатым числам мая в горных тундрах большинства хребтов имелись обширные бесснежные участки. Особенностью сезона 1994 г. стала поздняя, холодная и затяжная весна (ледоход с 30.05), по-видимому, как следствие многоснежной зимы. В начале июня того года обстановка походила на зимнюю, однако имелись большие проталины на вершинах отдельных горных хребтов, в том числе и на отроге хр. Щучьего, где выполнены наши исследования.

По нашим наблюдениям и сведениям В.Г. Кривошеева, занимавшегося отловами мелких млекопитающих до 1994 г. включительно, обилие грызунов и землероек за годы исследований постепенно возрастало в долинах и в горной тундре и достигло максимума в 1995 г. Вслед за этим нарастала численность наземных хищников, особенно заметно у горностая (*Mustela erminea*): одна встреча за сезон в 1993 г., 4 — в 1994 г. и 20 — в 1995 г.

Наблюдения осуществляли ежедневно в лагере и на экскурсиях с помощью биноклей увеличением до 10 крат. По-возможности пытались определить статус всех видов птиц, основываясь на их поведении и отыскивая гнёзда или выводки. Поскольку основные исследования были сконцентрированы на изучении биологии большого песочника, то большинство экскурсий неизбежно совершалось в субальпийском и альпийском поясах гор. Периодически на одно- и многодневных маршрутах обследованы горные тундры на отрезке до 13 км, расположенные на вершинах горной цепи, протянувшейся на северо-восток между Анадырем и его притоком — р. Берёзовой 1-й — до истока последнего. Места встреч некоторых видов птиц (тундряные куропатки, отдельные виды воробьиных птиц и кулики в гольцах) наносили на увеличенную карту изначального масштаба 1:100 000 для последующего расчёта плотности размещения этих птиц. По той же карте определены высоты находок относительно уровня моря. Площадь более или менее регулярно посещавшихся сухих горных тундр — 3 км². В целом же такие тундры составляют часть от примерно 9 км² безлесных вершин (гольцов) и относятся к междуречному пространству площадью около 70 км².

Собрана научная коллекция из 170 тушек птиц и 40 кладок яиц, поступившая в Зоологический музей МГУ. Взрослых куликов отлавливали на гнёздах или при птенцах автоматическими лучками. На стационаре периодически отлавливали для обследования и кольцевания воробьиных птиц тремя паутинными сетями. Всех куликов и некоторых взрослых воробьиных птиц метили не только стандартными металлическими кольцами, но и дополнительно пластиковыми, что давало возможность индивидуально распознавать этих птиц. Всего окольцованы 658 птиц 31 вида, но дальние возвраты колец получены только для одного вида — большого песочника. На деревьях возле стационара В.Г. Кривошеевым были установлены 3 дуплянки, что помогало наблюдениям за птицами-дуплогнёздниками.

Гнёзда измеряли линейкой с точностью до 0.5 см. Яйца промерены штангенциркулем с точностью до 0.1 мм, а взвешивали яйца, птенцов и птиц на пружинных (фирмы *Pesola*) или на **балансирующих** весах для химреактивов с разной точностью (от 10 мг до 10 г), в зависимости от размеров объекта. Средние величины приведены со средним квадратическим отклонением.

Порядок перечисления и названия видов птиц даны ниже за редкими оговоренными исключениями в соответствии со «Списком птиц» Е.А. Коблика и др. (2006). Названия растений приведены

в соответствии с определителем А.П. Хохрякова (1985). В список птиц бассейна верхнего течения Анадыря включены все виды, зарегистрированные как нами, так и другими исследователями. Вместе с тем, в него не попали виды, отмеченные только вблизи границ, но уже за пределами рассматриваемого района, например, на р. Старичная и оз. Болотное, расположенных в бассейне р. Малый Аной (Дорогой, 2008).

Краткая характеристика изученного района

За верхнее течение Анадыря обычно принимают отрезок реки от истока до её выхода из гор на равнину среднего течения, называемую Марковской котловиной. Эта часть бассейна Анадыря представляет собой отдельный природный район (Л.А. Портенко называл его «Колымской страной»), поскольку там в долине реки и её основных притоков произрастает лес из лиственницы (*Larix cajanderi*), отсутствующий ниже по течению. В долине в зависимости от степени выположенности склонов и дренированности грунта лиственничный лес имеет разную сомкнутость крон и бонитет, приобретая кое-где облик «мари» на заболоченных расширениях долины. У верхнего края поймы Анадыря обычно произрастает высокоствольный лиственничник, который, однако, нередко изрежен рубками. Лиственничный лес поднимается кое-где в нижние части альпийского пояса гор, где чахлые низкорослые далеко отстоящие друг от друга деревья обычно имеют флаговую форму кроны. В нижних частях долины небольшими участками произрастают также берёзовые (*Betula cajanderi*) и тополевые (*Populus balsamifera*) леса. Во внепойменных частях долины густой подлесок образуют кедровый стланик (*Pinus pumila*) и берёзка Миддендорфа (*Betula middendorffii*), а в сырых местах — ольховник (*Alnaster fruticosus*) и различные виды ив (*Salix* spp.).

Река Анадырь в этой части имеет мощное, быстрое горное течение, постоянно перебивающее грунт русла, подмывающее берега и образующее многочисленные острова и протоки. Поэтому растительность участков поймы постоянно находится на разных стадиях сукцессии от незадернованных галечников через чозениевое (*Chosenia arbutifolia*) мелколесье до старовозрастных чозениевых и тополевых лесов. На некоторых мелких протоках после половодья остаются бочаги воды с илистым грунтом. Горный характер местности определяет малочисленность озёр. В частности, имеются старичные озёра близ устьев рек Балаганчик и Берёзовая 1-я и группа сравнительно

крупных озёр предположительно термокарстового происхождения в расширении долины Анадыря между низовьями рек Берёзовая 1-я и Берёзовая 2-я. Кроме того, в долине нижнего течения р. Балаганчик имеется большой участок открытой местности, где сухие галечниковые гряды, поросшие преимущественно ерником (*Betula exilis*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*) и кустарниковыми ивами, чередуются с многочисленными понижениями с низинными болотами и озерцами. В долине нижнего течения р. Берёзовая 1-я также местами развиты низкорослые щетковидные ивняки, но вместе с тем и кочковатые кустарничково-моховые верховые болота (мари) с редко стоящими лиственницами.

Как было упомянуто, для верхнего течения Анадыря характерен горный ландшафт. Это низкогорья и среднегорья с высотами, главным образом, до 1000 м н.у.м.. В районе исследований это южные отроги хр. Щучьего, простирающиеся между притоками Анадыря и имеющие высоты в пределах 425–837 м н.у.м. Вершины гор этого района в основном сглаженные, иногда платообразные, кое-где предвершинные склоны нерезко террасированы. Вместе с тем, посещенные горы правобережья Анадыря в районе низовьев р. Травка оказались более крутыми и преимущественно островершинными. Скалистые обрывы или выходы скал в виде кекур в горах малочисленны. Вертикальная поясность растительности хорошо выражена. При подъёме в гору лиственничный лес внепойменных долин обычно сменяется субальпийским поясом с господством кедрового стланика на сухих склонах или ольховника с берёзкой Миддендорфа на сырых склонах. Безлесный пояс (гольцы) представлен мозаикой тундр и лугов различного типа в зависимости от экспозиции, открытости господствующим ветрам, крутизны склона и увлажнения, зависящего как от дренажа, так и от дополнительных источников влаги (например, снежников). На платообразных участках обычно развита лишайниковая (с преобладанием *Alectoria* spp.) или кустарничковая (багульник *Ledum decumbens*, голубика *Vaccinium uliginosum*, шикша *Empetrum androgynum*, гром-ягода *Arctous alpina*) тундра, а на седловинах гряд, на пологих склонах верховьев некоторых долин и в иных понижениях — кочкарные кустарничковые или пушицевые (*Eriophorum vaginatum*) тундры. В период снеготаяния мохово-лишайниковая дернина в горных тундрах пропитана водой, попадают лужи, но позже тундру следует характеризовать как сухую: сырые участки можно найти редко, главным образом под длительно стаивающими снежниками в за-

боях. На вершинах и в верхних частях склонов обычны среднеглыбовые россыпи (курумники), некоторые вершины следует считать горно-арктическими пустынями.

В зависимости от локальных условий лиственничная тайга поднимается местами до высоты 600 м н.у.м., а отдельные угнетённые лиственницы попадают в тундре до 730 м н.у.м. И наоборот, участки кустарничково-лишайниковых тундр, обычно характерные для высот 600–800 м н.у.м., могут быть обнаружены на дренированных выпуклых участках гребней на высотах от 500 м н.у.м.

Климат района умеренно континентальный с морозными зимами и тёплым, порой жарким летом. Для летних месяцев характерны грозы, поэтому иногда случаются лесные и тундровые пожары, и это — дополнительный фактор, привносящий разнообразие в состав растительности и, следовательно, местообитаний птиц.

Видовые очерки

1. Краснозобая гагара (*Gavia stellata*). Малочисленный гнездящийся вид. Наиболее ранняя встреча — 25.05.1995 г. над Анадырем возле устья Балаганчика. До начала июня регистрации пролетавших и плававших на реке краснозобых гагар были регулярны, тогда как позже — по 1–4 регистрации за декаду (как в районе Балаганчика, так и близ пос. Марково). На пути от устья Балаганчика до Марково (примерно 100 км по реке) 1.08.1993 г. учтены 19 краснозобых, 7 чернозобых и 2 не определённых до вида гагар.

В 1994 г. 13 и 22.07 два выводка этого вида, содержащих по одному пуховому птенцу, обнаружены на маленьких озёрах по левому и правому краям долины Анадыря в низовьях рек Берёзовая 1-я и Балаганчик. В первом случае на озере с осоково-пушицево-сфагновыми сплавидами среди берёзово-ольхового мелколесья птенец отплыл от гнезда, расположенного на островке-кочке. Во втором случае выводок держался на озере меж сухих гряд, поросших лишайниками и ерником. Размножение одной пары установлено в верховьях р. Мечерёва близ истоков Анадыря (Дорогой, 2008).

2. Чернозобая гагара (*Gavia arctica*). Редкий, возможно гнездящийся вид в долине Анадыря. Наиболее часто встречали и слышали голоса птиц этого вида в 1993 г. (11 дней в период с 10.06 по 1.08), и лишь по две регистрации имели место в 1994 и 1995 гг. В тех случаях, когда удавалось рассмотреть птиц, это были чернозобые, а не белошейные (*G. pacifica*) гагары. Птиц отмечали плававшими на реке или в полёте над Анадырем, но наиболее часто голоса чернозобых

гагар приходилось слышать из района крупных озёр левобережья Анадыря в районе бывшего пос. Новый Еропол (напротив устья р. Травка), где не исключено их размножение (детально обследовать эти озёра не было возможности).

— **Белоклювая гагара** (*Gavia adamsii*). А.В. Кречмар наблюдал одиночную птицу над р. Анадырь в районе г. Опалённая в конце сентября 1984 г. (предположительно ещё в среднем течении реки) и привёл опросные сведения о добыче птицы осенью близ р. Еропол (Кречмар и др., 1991). Из-за отсутствия надёжных сведений для верхнего течения Анадыря этот вид не включён в список птиц региона.

3. Сизая качурка (*Oceanodroma furcata*). Залётный вид. Одиночная перелетавшая над водой птица добыта 1.08.1993 г. на р. Анадырь между устьями рек Травка и Ворожея.

4. Белолобый гусь (*Anser albifrons*). Этот гусь посещает верховья Анадыря, вероятно, лишь случайно, поскольку зарегистрирован нами только дважды (15 и 16.06.1994 г.) по голосу в долине р. Берёзовая 1-я и у устья Балаганчика. Л.А. Портенко (1939б) привёл опросные сведения еропольских охотников о редкости данного вида в верховьях Анадыря.

— **Гуменник** (*Anser fabalis*). Этот вид упомянут Л.А. Портенко (1939б) как редкий на гнездовании в горной части верхнего течения Анадыря на основании сообщения геолога Н.А. Меньшикова. Указанные сведения до сих пор не подтверждены, поэтому гуменник не внесён в список птиц рассматриваемого региона.

5. Лебедь-кликун (*Cygnus cygnus*). В горной части Анадыря два лебедя встречены лишь в 1993 г. Д.А. Шитиковым 9.06 между горой Чукотская и устьем р. Травка и 12.06 в устье р. Балаганчик. Остальные регистрации лебедей-кликунов (по 1–7 птиц) относятся к ближним окрестностям пос. Марково и приходятся на весенний период, начиная с 11.05 (1995 г.).

6. Малый лебедь (*Cygnus bewickii*). Стая отмечена 20.08.2007 г. в верховьях р. Мечкерёва близ истоков Анадыря И.В. Дорогим (личн. сообщ.).

7. Чирок-свистун (*Anas crecca*). Малочисленный гнездящийся вид. В окрестностях стационара этих чирков регистрировали всего по 1–3 раза за сезон в долине Анадыря, но при этом дважды найдены выводки в низовьях р. Берёзовая 1-я. Выводок из 5 мелких пуховичков вспугнули на озёрце с осоковыми кочками на верхней пойме 14.07.1995 г., а 23.07.1993 г. 7 птенцов размером с половину самки обнаружены в лесу на одной из проточек дельты р. Берёзо-

вая 1-я. Выводок найден также в верховьях р. Мечкерёва (Дорогой, 2008). Эти чирки оказались заметно более обычными весной возле пос. Марково, где их пары регулярно попадались нам в конце мая и начале июня.

8. Клоктун (*Anas formosa*). Самец этого вида встречен однажды, 18.05.1995 г., на берегу полыньи р. Анадырь против устья Балаганчика.

9. Свизь (*Anas penelope*). Редкий вид в районе работ. Свизьи без признаков размножения встречены всего 4 раза в 1993 г. и 1 раз в 1994 г. С 9.06.1993 г. попадались стайные самцы (до 12 птиц в устье р. Ворожея), т.е., скорее всего, их самки уже приступили к насиживанию. Брачные пары встречали только возле Марково в период с 15.05 (1995 г.) по 9.06 (1993 г.). И.В. Дорогой (личн. сообщ.) наблюдал стайку 21.08.2007 г. в верховьях р. Мечкерёва.

10. Шилохвость (*Anas acuta*). Обычный гнездящийся вид среднего течения Анадыря, но в горных верховьях реки этот вид за три полевых сезона не встречен нами ни разу. Шилохвосты, в том числе выводок нелётных птенцов, отмечены И.В. Дорогим (личн. сообщ.) в августе 2007 г. в долине ручья Средний Кайемраваам близ истоков Анадыря.

11. Хохлатая чернеть (*Aythya fuligula*). И.В. Дорогой (личн. сообщ.) наблюдал стаю 20.08.2007 г. в верховьях р. Мечкерёва. Нами однажды, 13.06.1993 г., от устья р. Балаганчик вспугнута пара либо морских, либо хохлатых чернетей.

12. Морская чернеть (*Aythya marila*). Редка, гнездится. Однажды, 13.06.1993 г., от устья р. Балаганчик вспугнута пара птиц либо этого вида, либо хохлатой чернети. Единственная гнездовая находка морской чернети сделана 24.07.1994 г., когда был обнаружен выводок из 8 пуховых птенцов в сопровождении самки близ дельты р. Берёзовая 1-я на небольшом озере с арктофилой и осокой среди обширного кустарничкового кочковатого болота с чахлыми лиственницами. Возле Марково 5 пар морских чернетей кормились на русле реки 27 и 30.05.1994 г.

13. Каменушка (*Histrionicus histrionicus*). Редкий гнездящийся вид. Пары, группы пар и однополые стайки величиной до 6 птиц приходилось изредка встречать на русле Анадыря в его верховьях и возле Марково в период с 21.05 (1995 г.) до 1.08 (1993 г.). Наиболее поздние регистрации пар — 13.06.1993 г. вблизи бывшего пос. Новый Еропол и 9.07.1994 г. близ устья Балаганчика. Однополые объединения из 2–3 самцов или самок изредка попадались с 21.06

(1994 г.). «Выводки молодых каменушек» отмечены в сентябре 1975 г. А.В. Кречмаром на р. Еропол (Кречмар и др., 1991); птенцы найдены в августе 2003 г. в верховьях р. Мечкерёва (Дорогой, 2008).

14. Морянка (*Clangula hyemalis*). В горных верховьях Анадыря морянки редки, иногда встречаясь на русле реки группами по 2–4 птицы. В 1993 г. такие группы отмечены дважды (27.06 и 2.07), в 1994 г. — однажды (1.06) и в 1995 г. — ни разу. Три самца, добытые возле устья Балаганчика из стайки 2.07.1993 г., весили 680, 710 и 720 г; их гонады уже начали уменьшаться (длина левого семенника — 20.0, 24.0 и 25.5 мм). Выводки нелётных птенцов И.В. Дорогой (2008; личн. сообщ.) наблюдал в 2003 и 2007 гг. в верховьях р. Мечкерёва. Заслуживает упоминания увеличение численности кормившихся морянок на русле реки возле Марково от десятка 26.05 до полусотни птиц 27.05.1994 г. при низкой воде, но уже в последующие дни с началом половодья произошло сокращение численности.

15. Гоголь (*Bucephala clangula*). Очень редкий вид, не исключено размножение. В верховьях Анадыря гоголей встречали только в 1993 г. на правобережье реки несколько выше по течению от устья Балаганчика. Там 19.06 на старице реки с открытыми болотистыми берегами среди старой лесной гари вспугнули самца, а 4.07 в том же районе на тупиковой протоке Анадыря отмечены две одиночные самки. Трижды довелось наблюдать гоголей (в том числе пару) 27 и 28.05.1994 г. возле Марково.

16. Американская синьга (*Melanitta americana*). Редка. Для верховьев Анадыря известна встреча самца 21.06.1993 г. на тихой протоке реки вблизи устья Балаганчика. В пос. Марково брачную пару видели 30.05.1994 г. И.В. Дорогой (личн. сообщ.) отметил самку 20.08.2007 г. в верховьях р. Мечкерёва.

17. Горбоносый турпан (*Melanitta deglandi*). Пары этого вида отмечены нами только 9.06.1993 г. в среднем течении Анадыря; для горных верховьев реки известна всего одна регистрация выводка нелётных птенцов 20.08.2007 г. в верховьях р. Мечкерёва (И.В. Дорогой, личн. сообщ.).

18. Длинноносый крохаль (*Mergus serrator*). Наиболее обычный вид уток на русле верховьев Анадыря, хотя назвать его многочисленным нельзя; гнездится. При перемещениях по реке или вдоль реки крохалей встречали почти всегда, начиная с 16.05 (1995 г.). Брачные пары регистрировали до 23.06.1995 г. и 27.06.1994 г. Выводки пуховых птенцов встречены на реке в районе устья Балаганчика

27.07.1993 г. (8 птенцов), 30.07.1994 г. (примерно 12), 25 и 28.07.1995 г. (4, 5 и 7 птенцов). Следовательно, вылупление происходит в последней декаде июля. Одно- и разнополые группы крохалей (до 5 птиц) появлялись на реке с последней недели июня и попадались до конца периода наших наблюдений в начале августа. Создалось впечатление, что крохали предпочитали останавливаться возле устьев крупных притоков. В сентябре 1975 и 1977 гг. их наблюдали на перелётах на р. Еропол (Кречмар и др., 1991). И.В. Дорогой (личн. сообщ.) сообщил о встрече 20.08.2007 г. нелетных птенцов в верховьях р. Мечкерёва.

19. Большой крохаль (*Mergus merganser*). Редкий вид, статус неясен. За три сезона эти птицы встречены всего трижды: 13.06.1993 г. самец между устьями рек Балаганчик и Травка, 6.07.1993 г. стая из 5 самцов у устья Балаганчика и 17.05.1995 г. там же брачная пара.

20. Скопа (*Pandion haliaetus*). Единственное наше наблюдение сделано 24.07.1995 г., когда одиночная птица пролетела над отрогом хр. Щучьего на юг, в сторону устья р. Балаганчик. На р. Еропол 16.09.1975 г. А.В. Кречмар наблюдал двух птиц и нашёл гнездо, предположительно принадлежавшее этому виду (Кречмар и др., 1991).

21. Тетеревятник (*Accipiter gentiles*). Малочисленный гнездящийся вид. Работая преимущественно вне основных мест обитания тетеревятника (пойменные леса), нам довелось встречать тетеревятников по 3 раза за сезон. Наиболее частыми встречи были в дельте р. Берёзовая 1-я, где в одном случае тетеревятник окрикивал нас, а в другом пролетел с некрупной птицей в лапах. В.Г. Кривошеев нашёл гнездо тетеревятника непосредственно на берегу Анадыря неподалёку от бывшего пос. Новый Еропол. 10.06.1993 г. и 7.06.1994 г. птица плотно сидела в гнезде, предположительно на кладке яиц, не слетая при приближении моторной лодки. Дважды тетеревятников видели пролетающими над гольцами низкогорья. Попадались птицы разной степени осветлённости оперения — от темно-серых до почти белых. Л.А. Портенко (1939б) обследовал 3 экземпляра тетеревятника из Еропола и верховьев р. Яблон. Биология размножения вида в среднем течении Анадыря изложена в работах А.В. Кречмара с соавторами (Кречмар и др., 1991; Krechmar, Probst, 2003).

22. Зимняк (*Buteo lagopus*). Гнездящийся вид, обилие которого сильно меняется по годам. В 1993 г. зимняки отмечены всего 4 раза, в 1994 г. — 7 раз, а в 1995 г. — более 30 раз (нередко до 3 птиц одновременно), что соответствовало росту обилия полёвок в районе стационара. В 1995 г. зимняков встречали с 15.05, и уже со следую-

щего дня отмечали территориальную птицу близ лагеря над широким залесённым распадком ручья, текущего с отрога хр. Щучьего. Эта птица атаковала орлана-белохвоста, 21 и 25.05 там держалась пара зимняков (1 из них переносил ветку), но уже в начале июня зимняки там исчезли. Гнездо зимняков с 3 крупными оперёнными птенцами, разминавшими крылья, обнаружено 30.07.1995 г. на полпути между устьем р. Ворожея и горой Опалённой; оно помещалось на скале на берегу реки на высоте 5 м. Одиночный самец, у которого сменялись первостепенные маховые перья (внешние 7-е старые, 8-е в виде «пенька», 9–10-е новые) и который имел крупные семенники (левый 18×7 мм), добыт 5.06.1995 г.

Зимняк встречен 10.05.1932 г. близ устья р. Яблон и 10.06.1932 г. на горе Терпухой (Портенко, 1939б). В 2003 г. зимняки гнездились с высокой плотностью у истока Анадыря (Дорогой, 2008).

23. Беркут (*Aquila chrisaetos*). Нами не встречен. Л.А. Портенко (1939б) наблюдал беркута в течение трёх дней подряд, 10–12.05.1932 г., в устье р. Яблон, а позже в том же месяце птицу видели на горе Терпухой.

24. Орлан-белохвост (*Haliaeetus albicilla*). Сравнительно обычный гнездящийся вид долины Анадыря. В долине верховьев реки взрослых и неполовозрелых орланов встречали нечасто, до 3 раз в неделю, начиная с 19.05 (1995 г.), но при этом следует учитывать то, что основные места наших наблюдений находились вне гнездовых участков этих птиц. В районе стационара нам были известны два старых гнезда этого вида, расположенных в 5.5 км одно от другого на разных берегах Анадыря. Одно из этих гнёзд помещалось на лиственнице, наклонённой над тихой боковой протокой Анадыря в 1 км выше устья Балаганчика, а второе, пустовавшее все три года, — на старом тополе верхней поймы в глубине леса в дельте р. Берёзовая 1-я. Возле первого из этих гнёзд в 1992 г. В.Г. Кривошеев видел оперённого выпавшего из гнезда птенца орлана. В 1993 г. там же пара птиц держалась и беспокоилась возле гнезда, но о его содержимом нам не известно. Довелось наблюдать, как 31.07.1994 г. неполовозрелый орлан нападал на выводок длинноносого крохала на краю русла Анадыря.

25. Кречет (*Falco rusticolus*). Единственное наше наблюдение — встреча 27.07.1995 г. почти белой птицы, пролетевшей в гольцовом поясе отрога хр. Щучьего. Несколько раз кречеты были зарегистрированы в бассейне р. Мечкерёва у истоков Анадыря, но без признаков размножения (Дорогой, 2008). Л.А. Портенко (1939б) приводит сведения об экземпляре, добытом весной 1906 г. у пос. Еропол.

26. **Сапсан** (*Falco peregrinus*). Регистрации сапсанов вблизи стационара были почти ежедневными, что создавало впечатление многочисленности вида. Это было следствием того, что там все три года обитала территориальная пара, тогда как на удалении от этого места сапсанов доводилось встречать крайне редко. Гнездо сапсанов с двумя начавшими оперяться птенцами осмотрено в конце июля 1993 г. на уступе скалы в верхней части склона, возвышающегося над стационаром. В 1994 и 1995 гг. пара держалась в том же районе (регистрации с 15.05.1995 г.), атаковала приближавшихся орланов-белохвостов и зимняков; там же видели птиц с добычей в лапах, но обнаружить гнездо нам не удалось (прежнее гнездо пустовало). В поедях этих птиц на верхней кромке скал, вблизи гнезда и на гнезде собраны в начале июня перья куропатки (тундряная?), чирка, бурокрылой ржанки, фифи и воробьиной птицы, в конце июля — самки какой-то нырковой утки, фифи, бурого дрозда, завирушки, желтой и горной трясогузок, молодых перевозчика, большого песочника, горного дупеля и слётка овсянки-крошки.

Гнездование сапсана установлено и на р. Мечкерёва близ истоков Анадыря (Дорогой, 2008).

27. **Белая куропатка** (*Lagopus lagopus*). Эти куропатки в районе наших исследований, по-видимому, бывают преимущественно зимой, но возможно и размножение их там в малом числе. Обитают они на Ерополе (Портенко, 1939б), гнездятся и бывают обычными в верховьях р. Мечкерёва (Дорогой, 2008). За три года наших наблюдений белые куропатки ни разу не встречены, но в середине мая 1995 г. на галечнике на закустаренном острове Анадыря обнаружены вытаявшие зимние ночёвочные лунки с помётом этих куропаток. По сообщению В.Г. Кривошеева, в один из сезонов в конце 1980-х гг. в мае белые куропатки были многочисленны, при этом близко подпускали людей (сделаны фотоснимки) и гибли в большом числе, вероятно, в результате какой-то эпизоотии. Кроме того, в один из сезонов в те же годы В.Г. Кривошеевым был вспугнут выводок белых куропаток на открытом пространстве с ерником и болотами вблизи устья Балаганчика.

28. **Тундряная куропатка** (*Lagopus mutus*). Характерный вид на гнездовании в гольцовом поясе Щучьего хр.; за годы исследований его обилие возрастало. В 1993 г. нам была известна единственная пара с выводком из 9 птенцов. В 1994 г. на сухих горных тундрах в районе обследований (3 км²) обитали 8 самцов и впоследствии не менее 3 выводков (в двух было 6 и 10 птенцов). В 1995 г. там же нам

были известны не менее 14 самцов и, по крайней мере, 7 выводков. Л.А. Портенко (1939б) встретил тундряных куропаток в «Щучьинских горах» по дороге в Еропол 8 и 9.05.1932 г. Двух самцов наблюдал 21.08.2007 г. в верховьях р. Мечкерёва И.В. Дорогой (личн. сообщ.).

Первые явно брачные пары отмечены 20.05.1995 г. и тогда же встречены первые самки с единичными тёмными перьями летнего наряда, пробивавшимися на спине и шее. К началу июня некоторые самки уже наполовину приобрели летний наряд, и 3.06.1995 г. довелось наблюдать гнездостроительное поведение одной птицы. Судя по поведению самцов, к середине июня все самки уже были заняты насиживанием кладок. Удалось осмотреть одно гнездо тундряной куропатки, в котором 20.07.1994 г. лежала скорлупа 9 яиц, оставшаяся после вылупления птенцов. Оно помещалось открыто во мху с лишайниками в окружении кустиков багульника и кассиопы на вершине слабо выраженного бугра на сезонно переувлажнённом участке за счёт длительно сохранявшегося снежника выше по склону. Первые выводки находили 2.07.1994 г. и 3.07.1995 г. К концу июля птенцы достигали по крайней мере 2/3 размеров самки. В первой половине июля выводки состояли из 6–10 птенцов, в конце месяца — из 1–6 молодых. Самая поздняя встреча самца тундряной куропатки состоялась 24.07.1995 г., но при этом в летний период не отмечено группирования куропаток в стаи. Возможно, птицы, завершившие участие в размножении, откочёвывают в другие районы.

29. Каменный глухарь (*Tetrao parvirostris*). Нами не зарегистрирован. Л.А. Портенко (1939а, б) отметил этого глухаря в устье р. Яблон в мае 1932 г. и привёл сведения о добыче птиц в «Еропольском районе». В 1975 и 1977 гг. А.В. Кречмар наблюдал глухарей по р. Еропол выше пос. Чуванское (Кречмар и др., 1991). По сообщению М. Уяганского, жителя пос. Ламутское (65°33' с.ш., 168°50' в.д.), глухари были обычны в тайге вблизи его посёлка ещё в 1980-х гг. Их регулярно добывали, были известны тока этих птиц, но в начале 1990-х гг. в том районе глухарей встречать перестали.

30. Канадский журавль (*Grus canadensis*). Редкий вид, отмечаемый преимущественно в период весенней миграции; вероятно гнездование единичных пар в некоторых частях региона. В окрестностях стационара мы видели канадских журавлей или слышали их голоса 4 раза в период с 15 по 30.05.1995 г., при этом 15.05 встречена стая из 6 птиц. Одиночная кружившая в вышине птица отмечена 20.06.1994 г. Помимо этого, М. Уяганский сообщил, что возле

пос. Ламутское на обширных кочковатых болотах ежегодно живёт пара канадских журавлей, которая несомненно гнездится, поскольку там видели «отводивших» птиц. Сходное поведение пары отмечено в 2003 г. в верховьях р. Мечкерёва близ истоков Анадыря, где, кроме того, в последней трети августа 2007 г. встречены два выводка с лётными молодыми (Дорогой, 2008; личн. сообщ.). Имеющееся в литературе сообщение о том, что этот журавль «обычен к западу от горы Опалённой» (Кречмар и др., 1991) представляет собой явное недоразумение.

31. Бурокрылая ржанка (*Phuivialis fulva*). Пролётный и гнездящийся вид в гольцовом поясе хр. Щучьего. Размещение на гнездовании неравномерно, например, вид отсутствует на конечных частях отрогов этого хребта и не найден в горах у низовьев р. Травка. В долинах ржанок ни разу не видели, не отмечены они и возле пос. Марково. Предполагается размножение в бассейне р. Мечкерёва (И.В. Дорогой, личн. сообщ.). Весной, в период с 23.05 по 4.06.1995 г. и по 7.06.1994 г., наблюдали одновременно не более чем по 4 пролётные птицы, включая брачные пары и отдельных токовавших ржанок, там, где позже их не было. При этом большинство безостановочно летевших ржанок (14 из 17) следовали в направлении северо-восточной четверти. По-видимому, на это же время приходится территориальное распределение птиц и начало их размножения, однако у нас нет сведений об этом этапе, поскольку места гнездования ржанок из-за их удалённости удавалось посещать лишь в более поздние сроки.

Бурокрылые ржанки гнездятся на обширных выположенных горных тундрах (на седловинах горных гряд, платообразных вершинах, пологих склонах вершин и широких предвершинных террасах) на высотах 510–740 м н.у.м., где чередуются пушицевые кочкарники и более сухие кустарничково-разнотравные со мхами и лишайниками тундры, нередко при наличии единичных сильно угнетённых приземистых лиственниц. Там же находили гнёзда и пуховых птенцов ржанок. Основной район постоянной концентрации размножавшихся ржанок обнаружен на сопках, окаймляющих исток р. Берёзовая 1-я. Картированием найденных гнёзд, выводков и беспокоившихся пар установлено, что там в 1994–1995 гг. на площади 6 км² подходящих местообитаний ржанки обитали с плотностью 1.8–2.15 пар/км².

Массовое вылупление птенцов приходилось на начало июля, судя по тому, что 1.07 (1995 г.) птицы ещё не проявляли поведения, характерного для выводкового периода, 3.07 (1994 г.) в одном из гнёзд шло вылупление, а второе птенцы уже покинули, 5.07 (1995 г.) шло вылу-

пление птенцов в двух осмотренных гнёздах, и, наконец, 6.07.1993 г. и 7.07.1995 г. большинство пар ржанок держалось с выводками. Тем не менее, отдельные пары гнездились заметно позже. Так, в одном из гнёзд 22.06.1995 г. кладка яиц имела насиженность менее недели. Одна из пар, впервые обнаруженная 15.06.1993 г., ещё не приступила к насиживанию яиц 22.06, насиживала полную кладку 3.07, а 19.07 все яйца этой кладки были с наклёвами (вылупление ожидалось не ранее 20.07). Последний раз активный ток самца отмечен 4.07 (1994 г.).

Найденные гнёзда были типичны для этого вида; они помещались открыто среди кустарничково-лишайниковой растительности, нередко вблизи камней или пятен щебнистого или дресвяного грунта, но не ближе 8 м от куртин кедрового или ольхового стланика или чахлах одиночных лиственниц. Семь промеренных гнёзд имели внешний поперечник 11.5–15 см (ср. 13.1 ± 1.1), внутренний диаметр 8–10 см (ср. 8.7 ± 0.7) и глубину 3–4.5 см (ср. 3.9 ± 0.6). В 6 кладках 24 яйца имели длину 45.1–52.0 мм (ср. 48.67 ± 1.62), диаметр 31.3–33.9 мм (ср. 32.53 ± 0.83).

После завершения весеннего пролёта бурокрылых ржанок изредка приходилось встречать во второй половине июня и второй половине июля в гольцах вне мест их размножения. По-видимому, в июне это были холостые и (или) потерявшие гнёзда птицы, встречи конца июля могли означать начало послегнездовой миграции, поскольку 27.07.1995 г. встречена также стайка из 5 ржанок, пролетевших на юго-запад, т.е. в направлении, противоположном весеннему движению птиц. Заслуживает упоминания факт того, что возле гнёзд часто доводилось встречать лишь одиночных самцов, а самки либо прилетали позже, либо отмечены у гнезд в другие дни. Вместе с тем, самки (по 1–3 птицы) изредка попадались вдали от гнёзд. Очевидно, свободные от насиживания ржанки улетали с гнездовых участков в общие места кормёжки. Кроме того, похоже, что часть самцов с подросшими птенцами (вторая половина июля) и даже самцы, насиживавшие поздние кладки, оказывались вообще покинуты самками.

Из 8 осмотренных взрослых птиц (окольцованы или добыты 3 самца и 5 самок) у трёх (2 самца и самка) отмечена линька одного или двух внутренних первостепенных маховых перьев. Самое раннее 16.06 (1995 г.) у гнездившегося самца обнаружено 10-е маховое перо в виде «пенька». Самки весили в июле 110–130 г (ср. 120.4 ± 9.3 ; $n=5$), самцы в период с 16.06 по 3.07 — 119–128 г (ср. 123.3 ± 4.5 ; $n=3$).

32. Галстучник (*Charadrius hiaticula*). Обычный гнездящийся вид широких пойменных галечников Анадыря, при этом птицы гнездятся

не только на открытых галечниках, но нередко также на галечниках на ранних стадиях зарастания негустым ивняком; одно из гнёзд найдено в центре острова на галечнике с песком в разреженном средневозрастном чозениевом лесу. Первых галстучников регистрировали возле Марково с 25.05 (1994 г.), но весеннее движение птиц, по-видимому, продолжалось до конца первой декады июня: регистрировали одиночных птиц 5 и 9.06.1994 г. в гольцах хр. Щучьего. К гнездованию эти зуйки приступают, скорее всего, с началом спада половодья (вторая декада июня), когда обнажаются из-под воды их гнездовые местообитания. Часть кладок, вероятно, гибнет при летних паводках, судя по активизации после этого токовой активности галстучников (например, 27.06.1995 г.) и по регулярным встречам птиц без гнёзд или выводков в течение всего сезона размножения. На пойменных островах Анадыря в непосредственной близости от устья Балаганчика в 1993–1995 гг. ежегодно гнездились не менее 6 пар галстучников, если судить по найденным гнёздам, выводкам и беспокоившимся птицам. Кроме того, нелётные птенцы отловлены нами в низовьях р. Балаганчик и возле дельты р. Берёзовая 1-я, а беспокоившихся птиц отмечали в подходящих местах повсеместно от Балаганчика до г. Опалённая и далее в котловине до начала протоки Тальниковой, текущей к пос. Марково. В малом числе галстучники размножаются в бассейне р. Мечкерёва близ истоков Анадыря (Дорогой, 2008).

Четыре осмотренных гнёзда помещались вдали от воды не на обширных незаросших галечниках, а среди или вблизи чозениевой поросли (в 0.5–7 м от кустов высотой более 0.5 м), что, скорее всего, связано со сравнительно ранним освобождением таких участков из-под воды. Промеренные яйца трёх кладок ($n=10$) имели длину 32.6–38.0 мм (ср. 34.76 ± 1.75) и диаметр 23.3–25.7 мм (ср. 24.53 ± 0.99); одно необычайно длинное и при этом узкое яйцо (диаметр 23.4 мм) оказалось неоплодотворённым.

Вылупление птенцов отмечено с 4.07 (1995 г.) по 16.07 (1993 г.), а уже 16.07 (1995 г.) отловлен птенец с наполовину развернувшимися маховыми перьями. Тем не менее, нелётные птенцы попадались до конца июля, а первый птенец, пытавшийся подлётывать при преследовании, встречен 23.07 (1993 г.). В последнюю неделю июля с выводками оставался лишь один из родителей, судя по всему, — самец. В 1995 г. при выводке встречен самец галстучника, помеченный там же годом ранее цветными кольцами вместе с птенцами.

33. Монгольский зуйк (*Charadrius mongolus*). Единственное наблюдение сделано 15.06.1994 г. на седловине водораздельного хреб-

та на высоте 740 м н.у.м. в истоках рек Берёзовая 1-я и Берёзовая 2-я, где одиночный монгольский зуёк сделал несколько «петель» в токовом полёте, после чего исчез. Находку, вероятно, следует считать залётом холостой птицы.

34. Хрустан (*Eudromias morinellus*). А.В. Кречмар с коллегами (Кречмар и др., 1991) сообщали о находках выводков и о том, что вид был обычен в июле 1986 г. неподалёку от мест наших исследований, на горе Терпухой близ устья р. Еропол. В начале 1990-х гг. этот вид был редким на гнездовании на обследованном отроге хр. Щучьего: в 1993 и 1995 гг. там найдены по одному выводку, а одиночные хрустаны зарегистрированы 24.07.1993 г., 27.05 и 3.06.1995 г. В 1994 г. не было ни одной встречи хрустана. Каждый из двух выводков, найденных 7 и 8.07, состоял из двух птенцов в возрасте до недели (более мелкий весил 29.3 г); их сопровождали одиночные взрослые птицы. У одного отловленного взрослого хрустана массой 103 г началась линька внутренних первостепенных маховых перьев (отсутствовало по одному перу в каждом крыле), у второго массой 111 г линьки не было. Выводки держались на высотах 650 и 750 м н.у.м. на слабо задернованных сухих пологих участках южной экспозиции в одном случае со щебнистым, а в другом — с дресвяным грунтом, сравнительно слабо задернованным кустарничками (дриада, диапенсия, голубика, арктоус), разнотравьем и лишайниками. При обилии подходящих местообитаний удивляла малочисленность хрустанов.

35. Фифи (*Tringa glareola*). Широко, но неравномерно распространённый на гнездовании кулик низинных болот в долинах. Первых птиц наблюдали в районе стационара с 22.05 (1995 г.); в пос. Марково 25.05.1994 г. фифи были уже обычны, и там же 8.06.1993 г. первый раз видели самку в паре, готовую к откладке яйца, судя по резко увеличенному брюху. Пение фифи слышали с первого дня пролёта. Весенний пролёт продолжался по крайней мере до 30.05 (1995 г.), когда отмечены фифи, пролетевшие над горами. Пение слышали 31.05.1994 г. у пос. Чуванское. Размножение установлено И.В. Дорогим (2008) на р. Мечкерёва.

Единственное гнездо с кладкой из 3 яиц примерно недельной насиженности найдено нами 14.06.1993 г. во мху в кустике ивы со злаками на заросшей старице р. Балаганчик между ерниковыми грядами в 100 м от леса и в 20 м от воды. Беспокоившихся при выводках птиц встречали в низовьях Балаганчика и в дельте р. Берёзовая 1-я с 6 по 28.07 (1994 г.), где фифи наиболее обычны. В дельте р. Берёзовая 1-я, а также по берегам ближайших озёр и проток между ними на экскур-

сии 13.07.1994 г. встречены 9 фифи, беспокоившихся при выводках. Едва начавшие подлётывать молодые вспугнуты в дельте этой реки 14.07.1995 г. и 24.07.1994 г. Кроме того, там же 23.07.1993 г. найден мёртвый почти оперённый птенец. Интересно, что из 18 гнёзд фифи, осмотренных в среднем течении Анадыря, одно найдено в гнезде бурого дрозда (Кречмар и др., 1991). Кроме того, в Зоомузее МГУ хранится кладка фифи из-под Марково, взятая в 1960 г. А.П. Кузьякиным из гнезда малого дрозда.

Взрослых фифи доводилось встречать до 28.07 (1994 г.); короткую песню, скорее всего взрослой птицы, слышали 4.08.1993 г.; во всех остальных случаях в начале августа отмечали только оперённых молодых птиц. На зарастающем мелководье карьера возле Марково 1.08.1995 г. отмечена группа из примерно 30 молодых кормившихся фифи.

36. Большой улит (*Tringa nebularia*). Редкий вид верховьев Анадыря, более обычный вблизи Марково. Статус не ясен, но судя по наличию соответствующих местообитаний, вероятно гнездится в котловине рек Еропол и Яблон. В районе стационара одиночных, явно не местных птиц регистрировали 24 и 31.05, а также 20.07.1995 г.; ещё одну птицу отметили 31.05.1994 г. у пос. Чуванское. В Марково единичных больших улитов встречали или слышали практически ежедневно в конце мая с 25.05 (1994 г.) и в начале августа (в последнем случае взрослых и молодых птиц). В районе Марково весной улиты регулярно проявляли территориально-брачную активность (токовые полёты; наземный конфликт двух птиц 28.05.1994 г.).

37. Сибирский пепельный улит (*Heteroscelus brevipes*). В обследованной части верхнего течения р. Анадырь и в пос. Марково эти улиты отмечены нами только в период весеннего пролёта. На берегу Анадыря напротив устья Балаганчика сибирский пепельный улит встречен всего дважды — 1 и 2 птицы 1.06.1994 г., при этом одна из птиц кратко пропела. В Марково на завале из деревьев под мостом через небольшую протоку в период с 27.05 (1994 г.) по 5.06 (1993 г.) собирались до 5 этих улитов. И.В. Дорогой (2008) регулярно наблюдал пепельных улитов в августе 2003 г. в верховьях р. Мечкерёва, но не ясно, что он назвал «выводками», и поэтому размножение вида в верховьях Анадыря пока приходится считать не установленным. Точно так же о встречах выводков в июле 1989 г. «вдоль притоков Анадыря выше г. Опалённая» без каких-либо уточнений сообщали А.В. Кречмар с коллегами (Кречмар и др., 1991).

38. Перевозчик (*Actitis hypoleucos*). Обычный гнездящийся вид поймы Анадыря и некоторых его притоков (например, верховьев р. Мечкерёва; Дорогой, 2008). Птицы предпочитали держаться на небольших протоках реки с плавневым лесом на косах. Первых перевозчиков наблюдали в пос. Марково с 26.05 (1994 г.) и в районе устья р. Балаганчик с 31.05 (1994 и 1995 гг.). В последнем из этих пунктов два гнезда найдены на редко затопляемых участках верхней поймы в тополевом лесу, в одном случае в 30 м от уреза воды и во втором на пойменном острове в 50 м от воды. В первом гнезде 2.07.1993 г. шло вылупление птенцов, во втором 4.07.1995 г. кладка была слабо насижена и устроена в месте, явно затопливавшемся при подъемах воды. Если судить по этим гнёздам и, главным образом, по встречам беспокоившихся при выводках птиц, на пяти пойменных островах Анадыря возле устья Балаганчика размножались не менее 8 пар перевозчиков в 1993 г., 10 пар — в 1994 г. и 7 пар — в 1995 г. Находка позднего гнезда и пониженное число выводков в 1995 г. могли быть следствием паводка на реке во второй половине июня того года. Первых лётных молодых перевозчиков ещё в сопровождении взрослых птиц наблюдали 25.07.1995 г. Кочевавших птиц отмечали ежегодно с 11–12.07. Достоверных встреч взрослых перевозчиков после конца июля не было, наблюдали лишь молодых птиц. Самая поздняя регистрация — 18.08.2006 г. (Дорогой, 2008).

39. Мородунка (*Xenus cinereus*). Как и перевозчики, мородунки обычны и местами даже многочисленны в пойме Анадыря всего обследованного района между пос. Марково и Чуванское. Первых птиц мы наблюдали в Марково с 25.05 (1994 г.), в районе устья Балаганчика с 26.05 (1995 г.), при этом в конце мая у Марково несколько раз встречены группы из 3–4 птиц. Весенний пролёт продолжался до 9.06 (1994 г.), когда 2 птицы пролетели над горами на северо-восток. Пение регистрировали с 27.05 (1995 г.) до 4.07 (1993 и 1995 гг.), брачные пары — с 30.05 (1994 г.) по 21.06 (1993 г.). Единственное гнездо со средне насиженной кладкой найдено 23.06.1993 г. на острове среди редкого хвоща и иван-чая в 40 м от воды в негустом пойменном средневозрастном тополевом лесу с ивами.

Выводки пуховичков попадались с 26.06.1993 г., 30.06.1994 г. и 27.06.1995 г. По минимальной оценке на пяти пойменных островах Анадыря возле устья Балаганчика в 1993–1995 гг. обитали, соответственно, 9, 10 и 2 выводка мородунок (удалось отловить птенцов в 7 выводках). Малочисленность выводков в 1995 г., вероятнее всего, связана с затоплением части гнёзд в паводок, случившийся в тот год

в начале III декады июня. Выводки держались преимущественно в мелкой поросли или жердняке ив и чозений по берегам илистых бо- чагов или проток без течения, оставшихся после спада воды в реке. При тревоге птенцы убегали от воды в чашу. Судя по регистрации помеченной беспокоившейся мородунки, один из выводков за 12 дней переместился на 0,5 км от места мечения. В первые дни после ухода выводков из гнезд с птенцами держались оба родителя, но уже в первых числах июля с выводками редко удавалось отмечать двух взрослых птиц. С одним из выводков удалось отловить обеих взрослых птиц, и самка этой пары оказалась тяжелее всех остальных одиночных птиц от выводков (73.3 г против 66.1±3.3 г, $n=8$), что позволяет предположить раннее оставление семей именно самками.

Кочевавших по пойме мородунок отмечали во все годы с последних чисел июня; с 20.07 и вплоть до окончания наблюдений (5.08.1993 г., Марково) попадались уже почти исключительно молодые самостоятельные птицы (у добытой 22.07.1995 г. завершился рост оперения, а у другой 26.07.1995 г. оперение было уже полностью сформировано). В 1994 г. встречен территориальный самец, помеченный предыдущим летом при выводке на соседнем острове, что свидетельствует о существовании некоторой степени гнездового консерватизма у мородунок Чукотки.

40. Плосконосый плавунчик (*Phalaropus fulicarius*). Редкий пролётный вид. Один раз ночью 4/5.06.1994 г. отмечена стая из 25–30 плосконосых плавунчиков, пролетевшая на северо-запад над отрогом хр. Щучьего.

41. Круглоносый плавунчик (*Phalaropus lobatus*). В горных верховьях Анадыря круглоносый плавунчик редок, предположительно гнездится, тогда как в среднем течении реки у пос. Марково бывает многочислен в период весенней миграции. До начала половодья, 27–29.05.1994 г., на стремнине протоки Анадыря непосредственно возле Марково кормились несколько сотен круглоносых плавунчиков, но уже 30.05 с началом подъёма воды в реке там остались всего несколько десятков птиц. Примерно о таком же явлении писал и Л.А. Портенко (1939а).

В окрестностях стационара у устья Балаганчика одиночные круглоносые плавунчики, проявлявшие беспокойство как при выводках, встречены 13.07.1994 г. и 14.07.1995 г. на маленьких озёрах с бордюром осок и другой водной растительности у внутреннего края дельты р. Берёзовая 1-я. Тогда же там присутствовали и единичные неактивные плавунчики, а 24.07.1994 г. встречена ещё и молодая,

по-видимому, пролётная птица. Ещё двух кочевавших плавунчиков наблюдали 14.06.1993 г. на мелководной с ивовыми кустами старице Балаганчика в его низовьях. Кормившиеся плавунчики этого вида отмечены 20.08.2007 г. на тундровом озере в верховьях р. Мечкерёва (И.В. Дорогой, личн. сообщ.).

42. Песочник-красношейка (*Calidris ruficollis*). Редкий размножающийся вид на хр. Щучьем и столь же редкий вид на пролёте в долине верховьев Анадыря. Нам известно единственное место, где песочники-красношейки размножались в 1994 и 1995 гг. (в 1993 г. то место мы не посещали), представляющее собой широкую платообразную седловину водораздела между истоками рек Берёзовая 1-я и Берёзовая 2-я на высоте около 740 м н.у.м. Там чередуются пушицевые кочкарники, лишайниково-моховая тундра и разнотравно-щербнистые участки. Выводок из 4 птенцов в возрасте около 3 дней окольцован 5.07.1994 г., а 19.07.1995 г. возле беспокоившейся взрослой птицы вспугнули плохо летающего птенца (он должен был вылупиться примерно 1–2.07). Исходя из этих находок и встреч других птиц, в указанном районе ежегодно гнездились 2–3 пары песочников-красношеек. Беспокоившаяся при выводке птица отмечена И.В. Дорогим (личн. сообщ.) 6.07.2005 г. у ручья Средний Кайемраваам, притока р. Мечкерёва.

Две самки массой 25.4 и 27.8 г добыты 16.07.1995 г. из группы в 4 песочника-красношейки, кормившихся на оставшихся после паводка заилённых лужах на открытом галечно-песчаном пляже на пойменном острове возле устья Балаганчика. Наличие наседных пятен указывало на то, что это были птицы, оставившие свои выводки.

43. Белохвостый песочник (*Calidris temminckii*). Малочисленный гнездящийся вид слабо заросших мелким ивняком заилённых пойменных участков вдоль русла Анадыря. Вероятно размножение и на р. Мечкерёва близ истоков Анадыря (Дорогой, 2008). Возле пос. Марково регистрировали лишь единичных, явно не гнездившихся птиц в период с 25.05 (1994 г.) по 9.06 (1993 г.). Токовавших самцов (9.06.1993 г.) или беспокоившихся при выводках птиц (30.07.1995 г.) отмечали у начала протоки Тальниковой, текущей к пос. Марково, и ближе к горе Опалённой, а также в устье р. Ворожея. Выводок с крупным птенцом наблюдали 23.07.1993 г. возле дельты р. Берёзовая 1-я. На пойменных островах возле устья Балаганчика вылупление птенцов происходило, по-видимому, с конца первой недели июля, если судить по тому, что в первых числах месяца песочники вели себя тихо, но активно беспокоились при выводках 10.07.1994 г. и

12.07.1993 г. Птенцы, отловленные в двух выводках 10.07.1994 г., имели возраст примерно 1 и 3 суток. Вылупление птенцов отмечено в одном из гнёзд 11–12.07.1993 г., а в гнезде, найденном 4.07.1995 г., яйца были безжизненны (содержали мелкие эмбрионы и свернувшееся остальное содержимое яиц). Найденное гнездо помещалось на острове в песке среди редких стеблей злаков под веткой куста чозении на границе молодого чозенника и полосы разнотравного луга перед открытым галечником.

На пойменных островах возле устья Балаганчика в 1993 г. обитали не менее 4 выводков, в 1994 г. — 6 и в 1995 г. — 1 выводок белохвостых песочников. Только в период с 4 по 30.07 регулярно наблюдали на илистых лужах в пойме по 1–5 кочевавших белохвостых песочников. Находка позднего гнезда, малочисленность выводков и присутствие в июле 1995 г. птиц без выводков предположительно были следствием затопления многих гнёзд в тот год паводком, случившимся во второй половине июня.

44. Чернозобик (*Calidris alpina*). Редкий пролётный вид. В горных верховьях Анадыря чернозобиков видели один раз — 27.05.1995 г., когда стайка из 5 птиц пролетела на север над отрогом хр. Щучьего. В пос. Марково пролётные чернозобики отмечены дважды 30.05.1994 г. (слышали голос и видели двух птиц, проследовавших на северо-восток).

45. Дутыш (*Calidris melanotos*). Пролетает весной через верховья Анадыря. Зарегистрирован только 30.05.1995 г., когда во второй половине дня над отрогом хр. Щучьего на северо-запад пролетели 3 стаи дутышей (20, 23 и 60 птиц) и ещё одна одиночная самка. В стаях, судя по голосам, были как самцы, так и самки.

46. Большой песочник (*Calidris tenuirostris*). Большие песочники неравномерно распространены на гнездовании в горах на высотах 500–800 м н.у.м. у верхнего края пояса лиственничников и кедрового стланика, а также выше. В горах, прилежащих к низовьям р. Травка, большие песочники редки (найден один выводок), а на отроге хр. Щучьего, протянувшемся между руслом Анадыря и р. Берёзовая 1-я, они обычны и локально многочисленны (на горной цепи протяженностью 13 км на 3 км² сухих гольцовых местообитаний в годы исследований размножались 14–31 самцов, т.е. до 10.3 самцов/км²). Сведения о размещении, численности, миграционных связях, сроках размножения и прочих биологических характеристиках вида изложены в специальных публикациях (Томкович, 1996, 2001, 2002; Tomkovich, 1997). Можно добавить, что большой песочник добыт также

выше по Анадырю на г. Терпухой 25.05.1932 г. (Портенко, 1939а), и там же выводки этого вида регулярно отмечали в июле 1989 г. (Кречмар и др., 1991).

47. Бекас (*Gallinago gallinago*). Малочисленный гнездящийся вид, населяющий низинные болота высокой поймы и внепойменных частей долины Анадыря. Пролётных птиц в единичном числе встречали в конце мая возле пос. Марково и в районе устья Балаганчика, включая отрог хр. Щучьего; 31.05.1994 г. бекас отмечен по крикам у пос. Чуванское. Размножавшихся птиц встречали в низовьях р. Балаганчик (19.06.1993 г. добыта самка с наседными пятнами из пары), возле бывшего пос. Новый Еропол (10.06.1993 г. найдено гнездо со свежей кладкой из 4 яиц) и в дельте р. Берёзовая 1-я (14.07.1995 г. в двух местах вспугнуты выводки: взрослая и плохо летавшая молодая птицы). Зарегистрирован бекас и в верховьях р. Мечкерёва (И.В. Дорогой, личн. сообщ.).

48. Азиатский бекас (*Gallinago stenura*). Малочисленный нерегулярно размножающийся вид в гольцовом поясе гор, наблюдавшийся только в 1995 г. Характерных для этого вида токовых полётов не отмечали, но неоднократно в разных местах 4.06 и 15–27.07 встречали по 1–3 птицы в полёте и на земле (в сыроватой и сухой кустарничковой тундре). Взрослый упитанный самец, весивший 124 г и обладавший крупными семенниками (левый 17×5 мм) добыт 4.06; 20.07 вспугнули выводок, состоявший из взрослой беспокоившейся птицы (перелетала вокруг с места на место с «покряхтываниями») и двух тяжело летавших молодых, которые держались вместе на высоте 620 м н.у.м. на склоне близ вершины сопки в кустарничково-лишайниково-моховой тундре с единичными чахлыми лиственницами. Добытый молодой бекас весил 90.4 г и имел маховые и рулевые перья в виде недоросших «кисточек», а также обильные остатки птенцового пуха на затылке и других частях тела. Это первый достоверный факт размножения азиатского бекаса на Чукотке. Одиночная молодая самка в почти доросшем свежем оперении (масса 110 г) добыта 27.07.

49. Горный дупель (*Gallinago solitaria*). О первой находке нами данного вида в верховьях Анадыря сообщалось ранее (Томкович, Шитиков, 1994а). Горный дупель — скрытный, но при этом довольно-таки обычный гнездящийся кулик субальпийского пояса обследованного отрога хр. Щучьего на высотах от 500 до 700 м н.у. м. Токовавшие и вспугиваемые с земли птицы придерживались верхних частей склонов и водораздельных гряд у верхнего края древесно-кустарникового пояса, где разреженные чахлые лиственницы и (или)

участки кедрового и ольхового стланика граничат или чередуются с пушицевыми кочкарниками и лишайниково-кустарничковыми тундрами. При этом птицы явно предпочитали кочковатые сырые участки с сочащимися ручейками. Выводки нелётных птенцов попадались в сходных местах с преимущественно кочковатым кустарничково-моховым (голубика, багульник, берёзка тощая и др.) покровом с лишайниками или без них.

Раннее начало наблюдений в 1995 г. позволило отметить горных дупелей первый раз 26.05, при этом по крайней мере одна из птиц уже совершала токовые полёты. В тот год ток горных дупелей был наиболее активным 29–31.05, когда его можно было слышать круглые сутки. В июне время токовой активности самцов постепенно смещалось на ночные часы, и именно по ночам ток регистрировали во все три сезона вплоть до 19.07. Встречи пар птиц пришлось на период с 3 по 22.06 (1994 г.), однако не исключено, что пары, отмеченные во II декаде июня, были потерявшими кладки. Последнее предположение базируется на выявленной высокой синхронности вылупления птенцов из разных выводков в первых числах июля. Об этом говорят находка мелких птенцов 2.07.1994 г. и вылупление птенцов 1.07.1995 г. в находившемся под наблюдением гнезде, а также линейное увеличение веса найденных птенцов из разных выводков при сопоставлении с датами июля. Три семьи горного дупеля с тяжело улетевшими молодыми, которых уже невозможно было поймать, встречены 19.07.1994 г. Сравнение приведённых дат свидетельствует о 17–18-дневном возрасте подъёма молодых на крыло.

Найденное гнездо (первое для Северо-Востока Азии) помещалось под прикрытием веток берёзки Миддендорфа, багульника и голубики у основания куста ольховника на пологом юго-западном склоне сопки на высоте около 650 м н.у.м., где чередуются сухие лишайниковые и сырые кочковатые моховые полосы тундры среди рассеянных куртин кедровника, ольховника, берёзки и единичных низких (до 5 м высотой) лиственниц. Гнездо с внешним поперечником 12×16 см, внутренним диаметром 7.5×8.5 см и глубиной 4.5 см было выстлано преимущественно сухими листьями берёзки и в малом числе листьями голубики (прочий материал в виде примеси — лишайник, мох, перо и др.). Размеры яиц: 43.4×30.4; 42.0×30.6; 41.1×31.0 и 40.3×30.9 мм.

В каждый из 1993 и 1994 гг. отловлены птенцы в трёх выводках, а в 1995 г. найдено гнездо и ещё один выводок. Если же судить по токовавшим самцам, то на обследованном хребте (на площади более

6 км²) в 1994 г. обитали минимум 12 самцов, а в 1995 г. — не менее 7 самцов. В 1995 г. не только уменьшилась численность горных дупелей, но и произошло некоторое перераспределение птиц, что может косвенно указывать на невысокую степень их территориального консерватизма.

Все выводки состояли из 1–2 птенцов, и при них чаще всего держалась одна взрослая птица (одна добытая особь оказалась самцом), но в одном случае рядом с лётными молодыми вспугнули двух взрослых дупелей. Выводки не распались по крайней мере месяц после вылупления птенцов. В последнюю неделю июля и в первых числах августа 1993 и 1994 гг. выводки горных дупелей (молодые вместе со взрослой птицей) доводилось регулярно отмечать не в мокрых или сырых моховых и кочковатых местообитаниях, а в сухих лишайниковых тундрах с куртинами кедрового стланика и отдельными чахлыми лиственницами (не исключено, что в этот период птицы перешли на питание ягодами).

50. Дальневосточный кроншнеп (*Numenius madagascariensis*). Залётный вид. Единственное наблюдение птицы, летевшей над р. Анадырь вниз по течению на высоте около 30 м, сделано 9.06.1993 г. возле г. Чукотской. Помимо крупных размеров птицы отмечены очень длинный клюв и тёмное надхвостье. О залёте этого вида к Марково ранее сообщал Н.П. Сокольников (Портенко, 1939а).

51. Средний кроншнеп (*Numenius phaeopus*). Малочисленный, широко, но спорадично распространённый гнездящийся вид. Их голоса неоднократно слышали вблизи аэродрома пос. Марково 25–31.05.1994 г. и 7.06.1993 г., причём в 1930-е гг. этот кулик у Марково в сезон размножения отсутствовал (Портенко, 1939а). Средний кроншнеп отмечен также 31.05.1994 г. у пос. Чуванское. В районе стационара у устья Балаганчика средних кроншнепов регистрировали почти исключительно на отроге хр. Щучьего близ верхней кромки лесной растительности. В конце мая (с 21.05.1995 г.) и начале июня (до 7.06.1994 г. и 9.06.1995 г.) регистрации 1–2 птиц были там почти ежедневными, по-видимому характеризую период весеннего пролёта, но при этом лишь однажды (26.05.1995 г.) отмечена стая из 8 кроншнепов, пролетевшая на северо-восток. Позже указанного периода в июне и июле встречи кроншнепов вне единственного известного района размножения были единичными.

Средние кроншнепы гнездились в истоках рек Берёзовая 1-я и Берёзовая 2-я, где в 1994 и 1995 гг. 3–4 пары, судя по их поведению (гоняли поморников, беспокоились в присутствии людей), обитали в

крупнокочкарных с ерником тундрах, занимающих верховья широких ручьевых распадков. Менее крупные пушицевые кочкарники на седловинах водоразделов, вероятно, не столь характерны для этого вида, но там всё же найдено гнездо на высоте 680 м н.у.м. и дважды отмечены пары с выводками. Находка гнезда 1.07.1995 г. со средне насиженной кладкой из трёх яиц и встреча выводка с подросшим птенцом 8.07.1993 г. указывают на значительную растянутость сроков размножения локальной группировки.

Взрослый кроншнеп добыт В.Г. Кривошеевым 8.08.1994 г. на пойменном галечнике Анадыря у устья Балаганчика.

52. Малый веретенник (*Limosa lapponica*). Одна птица, видимо случайно попавшая в верховья р. Мечкерёва, отмечена в августе 2003 г. (Дорогой, 2008).

53. Длиннохвостый поморник (*Stercorarius longicaudus*). Мало-численный, в отдельные годы регулярно наблюдаемый, предположительно размножающийся вид в горах выше пояса древесной растительности. Длиннохвостые поморники были редки в 1993 г. — их отмечали в гольцах 7 раз в 4 дня в период с 18.06 по 8.07. В 1994 г. они оказались более обычными в течение всего сезона наблюдений (13 регистраций в 11 дней), а в 1995 г. их довелось наблюдать почти ежедневно в период весеннего пролёта (25.05–3.06) и затем регулярно (23 регистрации в 13 дней) в ходе всего лета. Как на весеннем пролёте, когда птицы летели на север, северо-восток и восток, так и летом преобладали регистрации 1–2 птиц. Лишь изредка (по 1 разу в 1993 и 1994 гг. и 5 раз в 1995 г.) встречены группы из 3–5 поморников. Большинство птиц были явно кочевавшими.

О возможности размножения отдельных пар в гольцах хр. Щучьего свидетельствуют следующие наблюдения. Над широкой кочкарной седловиной, переходящей в пологий склон к истокам ручья, 4.06.1995 г. отмечены токовые полёты птицы. В 1993 и 1995 гг. во все наши визиты в июле к истокам р. Берёзовая 2-я там в долине реки держалась пара поморников, проявлявшая беспокойство. Ещё одна пара обитала в 1994 и 1995 гг. в верховьях одного из истоков р. Берёзовая 1-я, где птицы беспокоились возле людей и окрикивали волка. Найти гнездо или птенцов у этих пар мы не имели возможности. В пищеводах и желудках добытых кочевавших поморников найдены ягоды кустарничков, жужелицы *Carabus truncaticollis*, крупные муравьи, дождевой червь.

54. Серебристая чайка (*Larus argentatus*). Взгляды на систематику циркумполярного кольца «серебристых» чаек в широком понимании

вида пока не устоялись, поэтому в данной работе использовано старое название. Это малочисленный вид, встречающийся вдоль всего русла Анадыря; отдельные пары гнездятся в долине верхнего течения реки вплоть до истоков, где на р. Мечкерёва их нашёл И.В. Дорогой (2008). Серебристых чаек приходилось встречать весной с первых дней наблюдений — с 12.05.1995 г. у пос. Марково и с 16.05.1995 г. в районе устья Балаганчика; кроме того, 16.05.1995 г. эта чайка отмечена и в нижнем течении р. Яблон при кратковременном визите туда. В 1995 г. в Марково численность этих чаек возросла к 15.05, когда там скопились более 70 птиц; в начале августа там же обычно держались 10–20 этих чаек. В горных верховьях Анадыря крупных скоплений серебристых чаек не отмечено, но со спадом половодья численность птиц возрастала. Например, на галечниках возле устья Балаганчика можно было встретить до 17 этих чаек (23.06.1994 г.), хотя обычно там держались одиночные птицы или 1–2 пары. На пути следования от устья Балаганчика в пос. Марково 1.08.1993 г. учтены 25 серебристых чаек в горной части лодочного маршрута (до горы Опалённой) и 90 птиц, включая две стаи из 16 и 35 чаек, в котловине среднего течения реки.

О гнездовании серебристых чаек свидетельствует встреча двух нелётных оперённых молодых птиц 30.07.1995 г. на открытом острове в устье р. Ворожея и беспокойное поведение в тот же день ещё двух пар в разных местах горного течения реки. В 1993 и 1994 гг. пара серебристых чаек постоянно держалась на скалах у устья р. Медвежьей (между реками Балаганчик и Травка) и обычно проявляла беспокойство. Не исключено, что пара этих чаек гнездилась также на крупных озёрах в долине нижнего течения р. Берёзовая 1-я, где 13.07.1994 г. взрослая чайка атаковала зимняка.

Существенно, что серебристые чайки в нарядах неполовозрелых птиц в верховьях Анадыря были крайне редки.

55. Бургомистр (*Larus hyperboreus*). Вид отмечен нами лишь дважды на Анадыре в устье Балаганчика: 12.06.1995 г. пара взрослых птиц пролетела вниз по реке и 11.07.1995 г. там перелетала годовалая птица с линявшими внешними первостепенными маховыми перьями. Кроме того, стайку из 5 птиц 20.08.2007 г. видел И.В. Дорогой (личн. сообщ.) в верховьях р. Мечкерёва.

56. Сизая чайка (*Larus canus*). Несмотря на то, что сизая чайка — обычный вид в котловине среднего течения Анадыря, в горных верховьях реки её следует считать, по-видимому, лишь залётной. За три сезона наблюдений эта птица встречена всего однажды (26.07.1993 г.) возле устья р. Балаганчик.

57. Речная крачка (*Sterna hirundo*). Малочисленный, предположительно гнездящийся вид на границе верхнего и среднего течений р. Анадырь и обычный ниже по течению. Речные крачки не представляли редкости с 27.05 (1994 г.) возле пос. Марково и выше по реке до траверзы с горой Опалённой. О размножении там этих птиц можно было судить лишь по их агрессивному поведению по отношению к поморникам, ворону и сороке, а также по встрече птицы с рыбкой в клюве 3.08.1993 г. Помимо отдельных птиц и пар в котловине среднего течения реки 1.08.1993 г. учтены две стаи из 14 и 33 речных крачек. **Полярные крачки (*Sterna paradisaea*)** оказались намного более редкими и встречены достоверно лишь дважды 1.08.1993 г. и 27.05.1994 г. в среднем течении Анадыря.

58. Обыкновенная кукушка (*Cuculus canorus*). Обыкновенный размножающийся вид внепойменных местообитаний верхнего течения Анадыря. Самое раннее кукование отмечено 28.05.1994 г. возле пос. Марково (единственная регистрация там кукушки), а в районе устья Балаганчика — 1.06.1994 г. и 6.06.1995 г.; наиболее поздняя дата кукования — 12.07 (1995 г.). Чаще всего этих кукушек наблюдали и слышали у верхней границы леса, но они попадались также в долине р. Берёзовая 1-я и изредка на облесённых склонах гор. Пары или тройки кукушек отмечены с 2.06 (1994 г.) по 3.07 (1993 г.).

В.Г. Кривошеев сообщил нам о находке птенца кукушки в гнезде белых трясогузок, помещавшемся на лабазе стационара близ реки в годы, предшествовавшие нашим наблюдениям. Однако в 1993–1995 гг. нами прослежена связь обыкновенных кукушек только с гольцовыми коньками. Именно гольцовые коньки проявляли беспокойство при появлении кукушек и преследовали их, и только у гольцовых коньков найдены яйца и птенцы кукушки. Гнездо этих коньков с яйцом кукушки (23.7×16.9 мм, 3.65 г) и 5 яйцами коньков обнаружено 22.06.1995 г., а гнездо с совсем мелким кукушонком — 26.06.1995 г. (в этом гнезде находились так же 3 слепых птенца коньков и рядом с гнездом — яйцо). У пары беспокоившихся коньков 26.07.1995 г. выслежен нелётный оперенный птенец кукушки (масса 95 г, «кисточки» маховых развернулись на 2/3 длины). Лётных молодых кукушек в сопровождении активно беспокоившихся пар гольцовых коньков встречали среди кедрового стланика в период с 20.07 (1994 г.) по 29.07 (1995 г.). Одна такая птица массой 108 г с недоросшими маховыми и рулевыми перьями добыта 24.07.1995 г. Интересно, что к концу июля семьи большинства гольцовых коньков уже распались, и, по-видимому, только пары, воспитывавшие кукушек, продолжали

проявлять «приптенцовое» беспокойство. Все эти находки гнёзд и выводков сделаны на высотах 480–700 м н.у.м. на старых зарастающих горях верхних частей сопок, а также в горных тундрах как с куртинами кедрового стланика и чахлыми лиственницами, так и в совершенно открытом альпийском ландшафте.

Желудки двух самцов, добытых 9.06.1994 г. и 5.07.1995 г. (масса 123 и 112 г, соответственно), были набиты крупными жужулицами *Carabus truncaticollis*.

59. Глухая кукушка (*Cuculus optatus*). В верхнем течении Анадыря глухая кукушка столь же обычна, как и обыкновенная, однако, в противоположность последней, связана преимущественно с пойменным ландшафтом, лишь изредка посещая коренную тайгу на берегах Анадыря. В результате такого ландшафтного распределения глухую кукушку в отличие от обыкновенной можно было регулярно слышать у пос. Марково, и её крики отмечены возле горы Опалённой, в устье Ворожеи, у бывшего пос. Новый Еропол и в районе устья Балаганчика.

Во все три сезона первые регистрации голоса глухой кукушки пришлись на одну дату — 5.06, последний раз её голос отмечен 8.07.1994 г. и 14.07.1995 г., но ещё один раз молча пролетевшую птицу, по-видимому этого вида, видели 16.07.1995 г. Самок отмечали до 3.07 (1995 г.). Размножение глухой кукушки нами не установлено, хотя оно несомненно. Л.А. Портенко (1939а) нашёл яйца данного вида возле Марково в гнёздах таловки. В верховьях Анадыря гнездовым хозяином может служить также зарничка; во всяком случае, зарнички проявляли наибольшее беспокойство при появлении кукушек. В нескольких найденных гнёздах зарничек яиц или птенцов кукушек не оказалось.

60. Белая сова (*Nyctea scandiaca*). Редкий вид на летних кочёвках, вероятно, также зимует. Известны единичные случаи гнездования. Одиночные пролетевшие самки встречены над отрогом хр. Щучьего дважды: 24.06.1993 г. и 26.06.1995 г. Кроме того, в начале лета 1994 г. на проталине на горном плато обнаружено пятно разбросанного зимнего заячьего пуха, возле которого валялось перо белой совы. Скорее всего, заяц стал добычей этой совы. Известно наблюдение птицы 9.03.1932 г. на р. Большой Пеледон в верховьях Анадыря (Портенко, 1939а). В 2004 и 2007 гг. установлены факты размножения белых сов в верховьях р. Мечкерёва близ истоков Анадыря (Дорогой, в печати; также личн. сообщ.).

61. Болотная сова (*Asio flammeus*). Малочисленный, в отдельные годы размножающийся вид. Число наблюдений болотных сов в

1993–1995 гг. постепенно увеличивалось (3, 6 и 10 регистраций, соответственно) по мере роста обилия полёвок. Почти все наблюдения сделаны в гольцах хр. Щучьего в период с 19.05 (1995 г.) по 18.07 (1993 г.), и лишь однажды птицу видели на коренном берегу Анадыря у р. Медвежьей.

Над конечными вершинами отрога хр. Щучьего 24.05.1995 г. наблюдали демонстративные полёты с покрякиваниями болотной совы, а в промежутке между ними — копуляцию со второй птицей. В.Г. Кривошеев сообщил нам о том, что ему однажды довелось найти гнездо болотной совы, содержавшее 3 яйца.

62. Мохноногий сыч (*Aegolius funereus*). Обитание мохноногого сыча в верховьях Анадыря в районе устья Еропола установлено Л.А. Портенко (1939а). У нас достоверных регистраций вида нет, но некоторые факты позволяют предположить присутствие сыча в районе устья Балаганчика. В июле 1993 г. в пойменном густом лесу из средневозрастных чозений, промываемом в половодье, на острове Анадыря в старом гнезде бурого дрозда на высоте 1.3 м от земли найдены два мумифицированных трупика полёвок, по-видимому, из запасов сыча. Вечером 16.05.1995 г. близ стационара из лиственничной тайги некоторое время доносились монотонно повторявшиеся крики какой-то совы, позже определённые нами, как принадлежащие данному виду.

63. Ястребиная сова (*Surnia ulula*). Появляется и гнездится в верхнем течении Анадыря в годы высокой численности полёвок. В.Г. Кривошеев сообщил, что в один из «мышиных» сезонов он нашёл гнездо этой совы в лиственничном лесу правого берега Анадыря близ устья Балаганчика. Кроме того, одна из сов в тот год часто прилетала на стационар к клеткам, где содержались полёвки, и пыталась добраться до зверьков. Самец добыт 13.04.1933 г. на притоке р. Яблон (Портенко, 1939а); Л.А. Портенко считал этот вид гнездящимся, но никаких фактов, подтверждающих это заключение, не привёл.

64. Бородатая неясыть (*Strix nebulosa*). Л.А. Портенко (1939а) привёл сведения об обитании данного вида в Еропольской долине Анадыря. Новыми данными мы не располагаем.

65. Белопоясный стриж (*Apus pacificus*). По-видимому, залётный вид. Хорошо разглядеть покружившего и снизившегося белопоясного стрижа довелось один раз — 13.06.1993 г. над безлесным участком в низовьях Балаганчика. В тот же день ещё раз видели не определённого до вида стрижа возле бывшего пос. Новый Еропол.

Кроме того, какого-то стрижа наблюдал В.Г. Кривошеев 15.07.1994 г. над устьем Балаганчика.

66. Желна (*Dryocopus martius*). Крайне малочисленный, но регулярно отмечаемый дятел в лиственничной тайге и старых тополевых лесах высокой поймы в районе устья р. Балаганчик; гнездование не установлено. В 1993–1995 гг. желну удалось видеть по 1–3 раза за сезон, голос слышали несколько чаще. Попадались также подолбы и старые дупла желны с характерным летком «прямоугольной» формы в лиственницах и тополях. Свидетельства присутствия желны возле пос. Марково не получены.

67. Большой пёстрый дятел (*Dendrocopos major*). На основе единственного осеннего наблюдения в Марково Л.А. Портенко (1939а) считал большого пёстроного дятла залётным на Анадыре. А.В. Кречмар с соавторами (Кречмар и др., 1991) сообщали об обычности этого вида в 1975 г. в лесах выше Марково и в долине р. Еропол и о наблюдении «выводков с молодыми птицами». Ныне это малочисленный регулярно размножающийся вид пойменных лесов в верхнем и среднем течениях Анадыря. «Барабанные дробы» и крики этого дятла мы отмечали с 15.05 (1995 г.) возле Марково и там же в начале августа встречали молодых птиц. Имеются основания предполагать гнездование двух пар большого пёстроного дятла в районе устья Балаганчика в 1993 г. и одной пары в 1995 г., тогда как в 1994 г. они там не встречены вовсе. Жилое дупло в стволе старого сухого тополя на высоте примерно 10 м найдено 19.06.1993 г. на пойменном острове в тополёвой аллее возле чозениево-ивового леса. С 10 по 13.07 из этого дупла выглядывали кричавшие птенцы, и 13.07 в полукилометре от дупла в пойме добыт молодой одиночный дятел (масса 74,8 г; хвост дорастает). В нескольких километрах ниже по течению Анадыря на краю дельты р. Берёзовая 1-я 23.07.1993 г. обнаружены два дятла (один добытый оказался молодым массой 78,3 г).

Самец и самка большого пёстроного дятла держались на пойменном острове 17–18.05.1995 г. (их масса составила 94,0 и 91,0 г, соответственно). У взрослого самца, добытого 10.07.1993 г., происходила интенсивная смена маховых и рулевых перьев. Желудок одного дятла содержал кедровые орешки, а в желудке самки 18.05 обнаружен птенец мелкой воробьиной птицы (чечётки?).

68. Малый пёстрый дятел (*Dendrocopos minor*). Редкий, скорее всего, гнездящийся вид. Л.А. Портенко (1939а) наблюдал одну птицу на р. Ворожея в середине мая 1932 г. Нами за три сезона наблюдений самец этого вида встречен всего один раз — 25.06.1993 г. на ли-

стенницах возле стационара против устья р. Балаганчик. Вместе с тем, в 1993 г. нами было найдено дупло с летком малого диаметра на высоте 2 м в твёрдом пне чозении на пойменном берегу Анадыря, в котором пара сероголовых гаичек кормила птенцов; это дупло предположительно было выдолблено ранее малым пёстрым дятлом. В.Г. Кривошеев сообщил нам о встрече «выводка» малых дятлов в том же районе летом 1992 г.

69. Трёхпалый дятел (*Picoides tridactylus*). Малочисленный размножающийся вид лиственничной тайги и пойменных лесов. Л.А. Портенко (1939а) приписывал этому дятлу гнездование во всей западной части Анадырского края на основании указания Н.П. Сокольников на распространение в Еропольской долине и регистрации самим Портенко дробы (отнесенной к данному виду) в устье Яблона. Помимо одной встречи двух молодых дятлов в пос. Марково (3.08.1993 г.) все остальные наши наблюдения относятся к району устья р. Балаганчик, где в 1993–1995 гг. этих дятлов наблюдали, соответственно, 7, 4 и 18 раз (помимо нескольких дополнительных регистраций голоса и «барабанной дробы»). Увеличение частоты встреч в 1995 г. предположительно связано с гнездованием пары вблизи стационара — там 4.07.1995 г. в лиственничнике удалось поймать слётка (масса 45.8 г) и позже регулярно наблюдать молодых птиц. Упомянутого слётка сопровождала самка, но уже с 13.07 (1994 г.) встречали самостоятельных молодых трёхпалых дятлов.

У взрослой самки массой 58.4 г, добытой 28.07.1994 г., шла активная линька маховых и рулевых перьев.

70. Береговушка (*Riparia riparia*). Редкий, предположительно гнездящийся вид в верховьях Анадыря; по Л.А. Портенко (1939а) он и ранее встречался Н.П. Сокольникову в «Еропольской долине». Этих ласточек видели над руслом Анадыря возле устьев рек Балаганчик и Травка всего по 2–3 раза за сезон, начиная с 1.06 (1994 г.). Небольшая гнездовая колония, вероятно, существовала вблизи р. Травка, где, по данным В.Г. Кривошеева, эти ласточки держатся постоянно. Столь же редко береговушек встречали в котловине среднего течения Анадыря возле Марково и на пути к г. Опалённая. В Зоологическом музее МГУ хранятся две кладки этого вида, собранные 30.06.1960 г. возле Марково А.П. Кузякиным.

71. Воронок (*Delichon urbica*). При сравнении современной ситуации с описанной Л.А. Портенко (1939а), становится ясно, что численность воронков на р. Анадырь в XX веке существенно увеличилась. Ныне это обычный на гнездовании вид вдоль реки, однако

размещение птиц неравномерно в соответствии с наличием береговых скал, каменных останцов и посёлков, предоставляющих воронкам места для устройства гнёзд. Эти ласточки держались в посёлках Чуванское (31.05.1994 г.) и Марково и возле береговых скал на отрезке от горы Опалённой до устья Балаганчика. Найдены И.В. Дорогим (2008; личн. сообщ.) в верховьях ручья Средний Кайемраваам у истоков Анадыря, но они гнездились там только в 2003 г. Имеются сведения о колонии «на скалистом останце в низовьях р. Еропол» (Кречмар и др., 1991). Скала возле устья р. Медвежьей (в 5.5 км ниже по течению от устья Балаганчика) — ближайший к стационару пункт постоянного нахождения и предположительного гнездования воронков.

В Марково этих птиц встречали с 26.05 (1994 г.), а в районе стационара у устья Балаганчика — с 2.06 (1995 г.). В последнем пункте воронков чаще всего наблюдали в предгнездовой период (до 20 птиц одновременно в первых числах июня), а также в периоды предполагаемого отлёта птиц; 30.07.1995 г. и 1.08.1993 г. воронки держались на реке вблизи скал, в 1994 г. последние ласточки отмечены у Балаганчика 22.07 после похолодания и продолжительных дождей 14–17 и 21–22.07. Выводки ласточек в тот год, по-видимому, погибли в период непогоды, так что в начале августа 1994 г. воронки отсутствовали на всём пути от стационара в пос. Марково, а также в самом посёлке.

72. Пятнистый конёк (*Anthus hodgsoni*). Малочисленный размножающийся вид верховьев Анадыря, отмеченный в редколесьях разного типа (от пойменных островов реки до субальпийского пояса гор) в районе устья Балаганчика, возле дельты р. Берёзовая 1-я и у пос. Чуванское. Чаще всего этих коньков нам приходилось видеть на старой гари субальпийского пояса (400–480 м н.у.м.) на пологом склоне конечной вершины отрога хр. Щучьего близ стационара, где ежегодно размножались 2–3 пары этих коньков. Самая ранняя дата регистрации пятнистого конька — 30.05 (1994 г.) возле пос. Марково и 2.06 (1994 г.) близ устья Балаганчика. Пение доводилось слышать до 6.07.1993 г. и 5.07.1995 г. Гнёзда не найдены. Самка, попавшаяся в давилку для грызунов 24.06.1993 г. на пойменном острове, имела большое наседное пятно и весила 29.4 г. Два добытых в июне самца весили 21.2 и 22.0 г. В III декаду июля отмечали беспокоившихся птиц с кормом в клюве. Группу молодых коньков, перелетавших по деревьям на запад, видели 24.07.1994 г. В первых числах августа молодые пятнистые коньки попадались возле Марково.

— **Сибирский конёк** (*Anthus gustavi*). В верховьях р. Мечкерёва близ истоков Анадыря И.В. Дорогой (личн. сообщ.) наблюдал 20 и 22.08.2007 г. группы коньков, которых посчитал выводками сибирского конька. Данный вид не внесён в список авифауны верхнего течения Анадыря с учётом сложности определения коньков в позднелетних нарядах при отсутствии коллекционных экземпляров.

73. Краснозобый конёк (*Anthus cervinus*). Встречен нами единично только в период весеннего пролёта в гольцовом поясе хр. Щучьего (25.05 и 30.05.1995 г.) и на лугу возле Марково (30.05.1994 г.). И.В. Дорогой (2008) приводит краснозобого конька в качестве гнездящегося вида для кочкарниковых тундр в верховьях р. Мечкерёва вблизи истоков Анадыря.

74. Гольцовый конёк (*Anthus rubescens*). Многочисленный размножающийся вид в субальпийском и альпийском поясах Чукотских низкогорий (отмечен в горах в районе устья Балаганчика и низовьев р. Травка); изредка в период весеннего пролёта птицы появляются также в открытых местообитаниях долин. В период 20–28.08.2007 г. стайки отмечены И.В. Дорогим (личн. сообщ.) в горном ландшафте верховьев р. Мечкерёва близ истоков Анадыря. На отрогах хр. Щучьего гольцовые коньки придерживались на гнездовании высот 480–720 м н.у.м., где населяли различные типы тундр: пушицевые кочкарники, кустарничково-лишайниковые и кустарничково-моховые тундры, порой располагая гнёзда всего в нескольких метрах от куртин кедрового или ольхового стланика или чахлых лиственниц. На ближайшей к стационару платообразной вершине сопки на площади 0.7 км² учтены в 1994 г. 8 пар и в 1995 г. 7 пар гольцового конька с известными гнёздами или беспокоившихся при выводках.

В 1995 г. оказалось возможным проследить фенологию предгнездовых событий у этого вида. Первая птица отмечена 17.05 на проталине на галечнике острова Анадыря у устья Балаганчика, а с 19.05 птицы появились в гольцах хр. Щучьего, причём некоторые изредка коротко пели. Активное пение самцов началось 21.05, отчётливые пары встречены с 28.05. Первое гнездо с полной кладкой из 7 яиц найдено 7.06. В 1994–1995 гг. птенцы вылуплялись в разных гнёздах 20–27.06 ($n=5$). С 1.07 при проверке гнёзд птенцы начинали разбегаться из них. Первых лётных птенцов удавалось выпугивать в разные годы с 6–8.07, и уже через две недели гольцовые коньки начинали группироваться в стайки, переместившись на курумники и нивальные участки. В небольшом числе мы отмечали гольцовых

коньков в гольцах до окончания наших наблюдений на рубеже июля и августа, причём 30.07.1995 г. встречена молодая птица с кольцом на ноге, т.е. местная.

Некоторые черты биологии гольцового конька на хр. Щучьем изложены в статье Д.Е. Те (Тае, 2002). Обращают на себя внимание, во-первых, высокая зараженность (90%) птенцов гольцового конька личинками мух *Callifora* sp. и, во-вторых, роль этого вида в качестве основного хозяина для такого гнездового паразита, как обыкновенная кукушка. Из 17 осмотровых гнёзд гольцового конька в двух (12%) имелись яйцо или птенец кукушки. В одном гнезде, найденном с птенцами 22.06.1995 г., через 2 дня мертвые птенцы оказались раскиданы вокруг гнезда; предположительно это было сделано кукушкой. Пары, воспитывавшие кукушат, оставались с ними дольше, чем те, которые воспитывали собственных птенцов. Имеющиеся наблюдения свидетельствуют в пользу того, что если не все, то большинство гольцовых коньков, проявивших беспокойство в последней декаде июля (до 31.07 в 1994 г.), сопровождали именно кукушат.

Промеренные гнёзда ($n=15$) имели внешний поперечник 9–16 см (ср. 11.3 ± 2.4), диаметр лотка 5.5–8 см (6.5 ± 0.6) и глубину лотка 3.5–5 см (4.1 ± 0.4); в некоторых случаях подход к гнёздам был дополнительно выстлан стеблями злаков. После завершения откладки яиц гнезда содержали 4–7 яиц или птенцов без учёта гнёзд с яйцом и птенцом кукушки (ср. 5.73 яиц; $n=15$). Измеренные в 11 гнёздах яйца гольцового конька ($n=62$) были длиной 19.0–21.5 мм (ср. 20.09 ± 0.53) и диаметром 13.7–15.7 мм (ср. 14.68 ± 0.45).

Три самки, добытые во II декаде июля, приступили к линьке мелкого пера, а у самца, добытого 23.07.1994 г., отмечена интенсивная линька всего оперения, включая маховые и рулевые перья.

75. Берингийская жёлтая трясогузка (*Motacilla tschutschensis*). Птиц этого вида наблюдали во всех посещенных районах — возле устья р. Балаганчик, у бывшего пос. Новый Еропол, у пос. Чуванское и Марково. Гнездование установлено в низовьях Балаганчика. Считается многочисленным гнездящимся видом пойменных кустарников в верховьях р. Мечкерёва (Дорогой, 2008). Первых жёлтых трясогузок наблюдали с 27.05.1994 г. в Марково и с 24.05.1995 г. близ Балаганчика. По наблюдениям в Марково эти трясогузки стали многочисленны по берегам реки 30.05.1994 г. Наблюдения в гольцах хр. Щучьего, где жёлтые трясогузки не гнездятся, показали, что весенний пролёт продолжался до 5.06.1994 г. и 6.06.1995 г. В 1995 г. пролёт там был наиболее выражен: с 27.05 по 6.06 регулярно приходилось видеть по 1–5

жёлтых трясогузок (в одном случае, 31.05, — стаю из 14 трясогузок), пролетавших в восточном направлении.

Единственное гнездо найдено 14.06.1993 г. в залуговелом ернике возле старого коралья на большом открытом участке в низовьях Балаганчика, где жёлтые трясогузки были обычны. Кладка содержала 5 свежих яиц и, возможно, была неполной. Беспокоившихся, явно гнездовых жёлтых трясогузок наблюдали также в небольшом числе на ерниковых болотах с редкими лиственницами в низовьях р. Берёзовая 1-я и единично в субальпийском поясе на старой залуговелой гари на пологом склоне конечной сопки отрога хр. Щучьего на высоте около 450 м н.у.м. Первых лётных молодых трясогузок ещё в сопровождении самца видели 13.07 в 1993 и 1994 гг. Беспокоившихся при выводках трясогузок встречали до 23.07 (1993 г.). Последний раз взрослых трясогузок регистрировали 2.08.1995 г. и 3.08.1993 г., но молодые присутствовали на обследованной территории до конца периода наблюдений. В начале августа трясогузки становились редки. У взрослого самца, добытого в пойме 16.07.1995 г., линяли маховые и рулевые перья.

76. Горная трясогузка (*Motacilla cinerea*). Малочисленный вид, широко распространенный по рекам верхнего течения Анадыря. В районе стационара мы регистрировали беспокоившихся, явно размножавшихся птиц, порой с кормом в клюве, по берегам Анадыря в бывшем пос. Новый Еропол, во внешней части дельты р. Берёзовая 1-я и в 2.5 км выше по течению от стационара, а так же на нижнем правом притоке р. Балаганчик. Кочевавших птиц встречали в среднем течении р. Берёзовая 1-я и в гольцовом поясе отрога хр. Щучьего, а также многократно на стационаре. Места обитания горных трясогузок в период размножения были сравнительно разнообразными (при этом гнёзд нам найти не удалось) — это были строения в Нижнем Ерополе, старый тополевый лес в дельте р. Берёзовая 1-я, скалистый обрыв к берегу реки и каменистые отмели речки в лиственничном лесу.

Самая ранняя встреча горной трясогузки пришлась на 28.05.1994 г. возле пос. Марково (единственная там регистрация); в районе Балаганчика птиц отмечали с 1.06.1994 г. и 3.06.1995 г., первые пары — с 5.06.1994 г. и 7.06.1995 г. Наиболее ранняя дата беспокойства птиц с кормом в клюве (предположительно вылупление птенцов) — 30.06 (1994 г.). Слётков с беспокоившимися рядом родителями наблюдали с 14.07.1993 г. и 12.07.1994 г. С того времени выводки держались почти исключительно на галечниковых или каменистых отмелях

лесных протоков Анадыря и его притоков или на деревьях по берегам таких протоков. В конце июля приходилось наблюдать только самостоятельных молодых горных трясогузок. Последняя взрослая птица встречена 22.07 (1995 г.), но, скорее всего, они задерживались там дольше, поскольку у двух добытых в середине июля самцов происходила интенсивная линька всего оперения, в т.ч. маховых и рулевых перьев.

77. Белая трясогузка (*Motacilla alba*). Повсеместно на р. Анадырь и его крупных притоках это обычный размножающийся вид. В частности, приведён в качестве многочисленного гнездящегося для верховьев р. Мечкерёва вблизи истоков Анадыря (Дорогой, 2008). Населяет поймы рек и антропогенный ландшафт. Осмотрены гнёзда в строениях в пос. Марково и на стационаре близ устья Балаганчика, а также на островах Анадыря на дереве (на «мочалке» корней, оставшихся после половодья на ветвях у ствола чозении) и на земле (под прикрытием такой же «мочалки» корней).

Прилетают белые трясогузки к середине мая: 12–15.05.1995 г. они наблюдались на галечниках русла реки возле Марково стаями до 15 птиц, причём некоторые стаи перелетали вверх по течению реки. Тогда же, с 15.05, отмечены первые территориальные, активно певшие самцы. Сформировавшиеся пары попадались в тот год близ устья Балаганчика с 20.05. Размножение, по-видимому, заметно растянуто, поскольку в 1993 г. в одном гнезде 9.06 ещё не началась откладка яиц, в другом 11.06 кладка оказалась недельной насиженности. Гнёзда с птенцами находили с 21.06.1993 г. (возраст около 3 дней), 21.06.1994 г. и 23.06.1995 г., первых слётков видели с 2.07.1993 г. и 10.07.1994 г. Самая поздняя дата наблюдения кормления молодых взрослой трясогузкой — 27.07 (1994 г.). До последних дней наших наблюдений (начало августа) везде попадались как молодые, так и взрослые птицы.

К линьке маховых перьев белые трясогузки приступают, по-видимому, в конце июня, поскольку несколько птиц, осмотренных до 25.06, ещё не линяли, а у самца, отловленного 5.07.1993 г., линька уже была в разгаре. Интересно, что этот самец гнезвился на стационаре в последующие два года.

78. Сибирский жулан (*Lanius cristatus*). В целом малочисленный, но локально обычный на гнездовании вид, населяющий такие местообитания, где сочетаются лес и открытые болотистые участки. Чаще всего мы наблюдали сибирских жуланов (до 3 пар за экскурсию, 1994 г.) по внутреннему краю дельты р. Берёзовая 1-я и неподалёку

от неё, а также на большом открытом участке в низовьях р. Балаганчик (по 2–3 пары в 1993 и 1994 гг.). Лишь однажды, 18–19.07.1995 г., беспокоившаяся пара была обнаружена в субальпийском поясе гор в истоке р. Берёзовая 1-я. Жуланов доводилось отмечать с 7.06 (1994 г., Балаганчик) по 4.08 (1994 г., Марково). В двух выводках 13.07.1994 г. окольцованы по одному слётку.

79. Кукша (*Perisoreus infaustus*). В мае 1932 г. Л.А. Портенко удалось собрать три экземпляра кукш и найти их гнездо с птенцами в листовничниках на реках Еропол и Яблон. Там же птиц наблюдал А.В. Кречмар (Кречмар и др., 1991). Нами этот вид не встречен. В.Г. Кривошеев (личн. сообщ.) наблюдал стайку кукш близ устья Балаганчика однажды осенью в годы, предшествовавшие нашим исследованиям.

80. Сорока (*Pica pica*). Статус сороки на Анадыре, по-видимому, не изменился с первой половины XX века, когда указывалось, что «для листовничного леса сорока совсем не характерна и в него только залетает» (Портенко, 1932а). Для горных верховьев этой реки мы имеем единственное наблюдение сороки 9.06.1993 г. у выхода Анадыря из гор, где пара речных крачек атаковала сороку, севшую на галечник реки. В то же время в котловине среднего течения Анадыря это обычный гнездящийся вид. А.В. Кречмар (Кречмар и др., 1991) отметил сороку на р. Еропол.

81. Кедровка (*Nucifraga caryocatactes*). Обычный размножающийся вид лесов и кедрового стланика. Л.А. Портенко (1939а) отметил кедровок в середине мая 1932 г. на реках Еропол и Ворожея. Нам приходилось наблюдать или слышать кедровок практически ежедневно в районе стационара; кроме того, мы отмечали их у пос. Чуванское, в низовьях р. Травки и возле горы Опалённой на выходе реки из гор. Старые гнёзда кедровок видели во многих местах на листовницах, тогда как жилых гнёзд нам найти не удалось. В.Г. Кривошеев сообщил нам о находке в конце 1980-х гг. гнезда кедровки с кладкой яиц. С середины мая до середины июля кедровки держались преимущественно по 1–2 птицы, тогда как в период с 13.07 (1993 и 1995 гг.) по 29.07 (1993 г.) попадались стаи, состоявшие из 5–20 птиц; 13–16.07.1995 г. такие стаи перемещались по деревьям направленно на север вдоль берега Анадыря. Среди 5 кедровок, добытых в период с 28.06 по 24.07 (масса 160–179, ср. 171.4±8.4 г), не было ни одной молодой птицы или птицы с активными наседными пятнами. У этих кедровок завершалась смена маховых перьев: у трёх птиц от 28.06 и 24.07 внешние первостепенные маховые были

в виде «кисточек», а у добытых 2 и 18.07 маховые уже оказались обновлёнными.

На субальпийском плато несколько раз доводилось находить кладовые кедровок, состоявшие из проросших кедровых орешков, закопанных в лишайниковую дернину. Преследование кедровкой молодого большого песочника наблюдали 20.07.1995 г.

82. Восточная чёрная ворона (*Corvus (corone) orientalis*). В начале XX века чёрная ворона была известна на Анадыре лишь как редкая залётная птица (Портенко, 1939а), но в последней четверти этого века ворон стали наблюдать близ Марково чаще (Кречмар и др., 1991). В начале 1990-х гг. в верхнем течении Анадыря кочевавших вдоль реки чёрных ворон приходилось нам наблюдать регулярно в малом числе, чаще всего по 1–2 птицы; их размножение не доказано, но возможно. Птиц видели как в поселках Новый Еропол и Чуванское, так и в районе устья Балаганчика в общей сложности по 5 раз за сезон в 1993 и 1995 гг. и 14 раз в 1994 г. В.Г. Кривошеев считал, что 29.07.1994 г. он видел у устья Балаганчика выводок ворон; возможно также, что выводком была группа из 7 птиц, встреченная 3.08.1994 г. на галечнике Анадыря возле бывшего пос. Новый Еропол.

83. Ворон (*Corvus corax*). Малочисленный гнездящийся вид в верхнем течении Анадыря. Л.А. Портенко (1939а) в мае 1932 г. находил жилые гнёзда воронов в устье р. Яблон и на р. Ворожее. Гнездится и в верховьях р. Мечкерёва близ истоков Анадыря (Дорогой, 2008). Вороны по одной, реже две птицы широко кочуют летом по всему району исследований. Число регистраций птиц возрастало за 3 сезона наших наблюдений, составляя 5, 17 и 22 в 1993–1995 гг., соответственно. Только в июле 1995 г. несколько раз наблюдали группы по 5–6 воронов (район устьев Балаганчика и Ворожей), которые, возможно, были выводками. Возле пос. Марково вороны обычны, и там имеются несколько их гнёзд; во второй половине мая птицы сидели в гнёздах. Охоту в воздухе ворона за молодым, ещё плохо летавшим большим песочником (птицы скрылись за склоном) наблюдали 20.07.1994 г.

84. Свиристель (*Bombycilla garrulus*). В районе стационара близ устья р. Балаганчик свиристелей наблюдали ежегодно, но изредка, обычно по 1–3 птицы, начиная с 24.06.1993 г., 23.07.1994 г. и 11.07.1995 г. Судя по поздним датам наблюдений, свиристели не размножаются в верховьях Анадыря, а прилетают туда после завершения попыток размножения. Стайка из 6 свиристелей встречена всего один раз (2.08.1994 г.). Птицы кормились, отлавливая в воздухе

каких-то насекомых, взлетая с вершин лиственниц; желудок одной птицы, добытой в конце июля, оказался наполнен зрелыми ягодами голубики. Два добытых в июле самца почти не имели жировых запасов, весили 53.5 и 57.1 г. и обладали уже уменьшенными семенниками (длина левого — 7.5 и 3 мм). Прежде для бассейна Анадыря имелась всего одна регистрация группы из 3 свиристелей в районе горы Опалённой (26.09.1985 г.; Кречмар и др., 1991). В.Г. Кривошеев (личн. сообщ.) наблюдал в районе устья Балаганчика много свиристелей в начале и середине мая 1988 г., но позже они исчезли.

85. Сибирская завирушка (*Prunella montanella*). Обычный гнездящийся вид. Птиц регулярно отмечали повсеместно в лесных и стланиковых угодьях от пойменных островов Анадыря до субальпийского пояса гор, однако найденные старые и обитаемые гнёзда завирушек помещались лишь в пойме и припойменном лесу.

Самая ранняя регистрация пения самца — 23.05 (1995 г.), самая поздняя — 23.07 (1995 г.). Уже с 6.06 (1994 г.) доводилось отлавливать в сети самок с наседными пятнами. Гнёзда с неполными кладками осмотрены 25.06.1993 г. (1 яйцо) и 30.06.1994 г. (2 яйца); позже они оказались пустыми. Два гнезда с полными слабо насиженными кладками (4 и 6 яиц) найдены 4.07.1995 г. Вместе с тем, в гнезде, обнаруженном 28.06.1995 г., были 4 птенца в возрасте нескольких дней; при проверке гнезда 5.07 птенцы стали разлетаться (это наиболее ранняя дата регистрации слётков). С 12.07 (1993 г.) попадались выводки уже хорошо летавших молодых, но ещё в сопровождении родителя. Самих завирушек или их голоса приходилось отмечать до последних дней наших полевых сезонов. У птиц, осмотренных в июне и начале июля, не отмечено линьки полётных перьев.

Из 5 обитаемых гнёзд завирушек 4 помещались в густых приствольных мутовках чозений на пойменных островах и одно в кедровом стланике на высоком берегу Анадыря в 3 м от опушки леса. Высота расположения этих гнёзд — 0.15–1.5 м от земли.

86. Пятнистый сверчок (*Locustella lanceolata*). Вероятнее всего, пение именно этого сверчка довелось слышать 24.07.1994 г. у края дельты р. Берёзовая 1-я в лиственничнике с ивняком. Птицу удалось увидеть лишь мельком. О пении какого-то сверчка в районе устья Балаганчика в прежние годы нам сообщал также В.Г. Кривошеев.

87. Пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilus*). Близ стационара у устья Балаганчика эту пеночку нам удалось зарегистрировать всего один раз — 2.08.1994 г. в кедровом стланике субальпийского пояса

хр. Щучьего. Ещё раз весничка отмечена возле бывшего пос. Новый Еропол 10.06.1993 г. И.В. Дорогой (личн. сообщ.) отметил весничку всего один раз (22.08.2007 г.) на ручье Правый Кайемраваам близ истоков Анадыря. Вместе с тем, возле пос. Марково весничек мы наблюдали во все три года в начале августа и однажды в начале лета (5.06.1993 г.). Там 4.08.1993 г. были отловлены в паутинную сеть 6 молодых птиц.

88. Пеночка-таловка (*Phylloscopus borealis*). Вид был обычен на гнездовании в районе устья Балаганчика в лесу и кустарниках от поймы Анадыря до субальпийского пояса, но создалось впечатление, что он избегает сплошных обширных загущений леса и стланика. Наиболее многочисленны таловки в нижних частях склонов гор на участках, где кедровый стланик чередуется с полянами. Пение таловок регистрировали с 4.06.1994 г. и 6.06.1995 г. вплоть до завершения наблюдений в начале августа. Гнёзда не найдены. Самок, находящихся в состоянии откладки яиц, отлавливали в сеть на стационаре 21.06.1994 г. и 14.07.1995 г., слётков наблюдали с 21.07 (1993 г.), молодые птицы появились в отловах с 28.07 в 1993 и 1995 гг. Возле пос. Марково таловки малочисленны. Вид приведен в качестве гнездящегося для р. Мечкерёва (Дорогой, 2008).

89. Пеночка-зарничка (*Phylloscopus inornatus*). Многочисленна на гнездовании в лиственничниках и пойменных лиственных лесах в районе устья Балаганчика. Певших зарничек мы отмечали также возле Марково и Нового Ерополя. Пение регистрировали с 25.05 (1995 г.) и до последних дней наблюдений. Двух самок с яйцами в животе отловили на стационаре 13.06.1993 г. Гнёзда с неполными кладками находили там 15.06.1993 г. (5 яиц) и 19.06.1995 г. (4 яйца). Наиболее ранний отлов слётка пришёлся на 6.07 (1993 г.). Во второй половине июля выводки зарничек кочевали вплоть до кедрового стланика в субальпийском поясе гор. Гнёзда помещались на земле крайне разнообразно — под сухими ветками без травянистой растительности на лесном опаде или на голой гальке, в траве и (или) кустарничках (голубика, брусника) сбоку кочки или на ровной поверхности.

Полные кладки состояли из 4–8 яиц (ср. 6.43; $n=7$). В 4 кладках 26 яиц имели длину 12.4×14.2 мм (ср. 13.42 ± 0.55) и диаметр 9.9×11.5 мм (ср. 10.90 ± 0.49). Взрослые зарнички, отловленные в июне, а также 14 и 16.07, не линяли, тогда как у самца от 6.07.1993 г. началась смена первостепенных маховых перьев (по 3 внутренних в виде «пеньков»). В июне самки были заметно тяжелее самцов: 7.7–8.1 г (ср. 7.90 ± 0.18 ; $n=4$) против 6.6–7.2 г (ср. 6.68 ± 0.30 ; $n=6$).

90. Бурая пеночка (*Phylloscopus fuscatus*). Малочисленный, локально обычный размножающийся вид, населяющий низкие густые ивняки, переплетённые вейником, которые развиты кое-где на открытых участках в долинах Анадыря и его притоков. Именно в таких местах бурые пеночки были обычны в низовьях р. Балаганчик и по р. Берёзовая 1-я, а также отмечены в низовьях р. Травка и возле бывшего пос. Новый Еропол. Неоднократно отмечены бурые пеночки и возле пос. Марково, начиная с 17.05 (1994 г.). На стационаре напротив устья Балаганчика пролётных бурых пеночек слышали или отлавливали у реки всего трижды 3–12.06.1994 г. Один раз (17.06.1993 г.) пение отмечено в сырых кустарниках субальпийского пояса на отроге хр. Щучьего. Гнездо с неполной кладкой из 4 яиц найдено 14.06.1993 г. на большом открытом грядово-западинном участке в низовьях р. Балаганчик. Гнездо с боковым входом, типичное для этого вида, помещалось в 8 м от озера на высоте 0.3 м в переплетении ветвей низкой кустарниковой ивы и сухого вейника.

91. Восточная малая мухоловка (*Ficedula (parva) albicilla*). Сравнительно обычный вид в лесах в районе р. Балаганчик, где гнездившихся птиц находили от поймы Анадыря до старых гарей с единичными лиственницами на отроге хр. Щучьего на высоте примерно 450 м н.у.м. Самое раннее пение мухоловки отмечено там 29.05 (1995 г.), но возле Марково в 1994 г. это произошло двумя днями ранее. Пение завершалось во вторую неделю июля (10.07.1995 г. и 12.07.1994 г.). Самка с формировавшимися наседными пятнами, т.е. уже начавшая откладку яиц, отловлена 6.06.1994 г. Другая самка с яйцом в животе поймана 25.06.1995 г. В дуплянке на стационаре 13.06.1994 г. обнаружено первое яйцо кладки, а 19.06 эта кладка состояла уже из 7 яиц. Гнездо было свито из луба лиственницы с иглами кедрового стланика и выстлано осокой и хвощём. Первые слётки, вылетевшие из дупла ивы в пойме, зарегистрированы 6.07 (1993 г.); перемещавшиеся выводки наблюдали с 12.07 (1994 г.). Посещение дуплянок бурундуком, сопровождаемое активным беспокойством находящихся рядом малых мухоловок отмечено 30.06 и 1.07.1994 г.

В 1994 г. на стационаре гнездился самец мухоловки, окольцованный там же в предыдущем году. Молодые малые мухоловки, отловленные 4–5.08.1993 г. в Марково, имели уже преимущественно первый осенний наряд и находились в состоянии активной линьки оперения тела. Тогда же, 5.08, отловлена взрослая мухоловка, у которой завершалась линька маховых перьев (внешние маховые имели вид «кисточек»).

92. Черноголовый чекан (*Saxicola torquata*). Размножающийся вид, обилие которого сильно изменялось в разные годы. Населяет открытые кустарничковые местообитания с кустами. Найден И.В. Дорогим (личн. сообщ.) 20.08.2007 г. в верховьях р. Мечкерёва близ истоков Анадыря. Нами отмечен на вырубке у бывшего пос. Новый Еропол, на обширном кустарничковом болоте с лиственницами в низовьях р. Берёзовая 1-я, на открытом пространстве с низкими грядами и болотистыми западинами между ними в низовьях р. Балаганчик, на старой гари в подгольцовом поясе и в нижней части гольцов хр. Щучьего на высотах 450–610 м н.у.м. Наиболее обычны черноголовые чеканы были в 1994 г., когда в июле за дневную экскурсию удавалось встретить до 4 выводков (р. Берёзовая 1-я), и наиболее редки в 1995 г., когда за весь сезон наблюдений чеканы были отмечены всего 3 раза (в двух случаях в одном месте, по-видимому, при выводке).

Два гнезда найдены 14.06 (1993 и 1994 гг.) с полными кладками: 9 яиц в низовьях Балаганчика и 6 яиц на отроге хр. Щучьего. Во втором случае птенцы вылупились 25.06 и покинули гнездо 7.07.1994 г. Молодых лётных птиц наблюдали с 13.07.1994 г. В начале августа 1993 г. в Марково отловлен молодой чекан, перелинявший в первый осенний наряд, и встречен взрослый самец. Яйца из двух кладок ($n=15$) имели длину 16.2–17.9 мм (ср. 17.34 ± 0.58) и диаметр 13.3–14.0 мм (ср. 13.71 ± 0.17).

93. Обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe*). Малочисленный гнездящийся вид в гольцах хр. Щучьего, где в 1994 и 1995 гг. нам были известны 2–3 размножавшиеся пары, обитавшие главным образом в истоках рек Берёзовая 1-я и Берёзовая 2-я. В 1993 г. признаков размножения у каменок не было. Птиц доводилось встречать всего по 5–15 раз за сезон на высотах 500–750 м н.у.м. в период с 20.05 (1995 г.) по 25.07 (1994 г.). Гнездо с кладкой из 6 свежих яиц найдено 15.06.1994 г. и строившееся гнездо, которое впоследствии оказалось пустым — 16.06.1995 г. Беспокоившихся с кормом в клюве каменок наблюдали с начала июля, но лётных молодых — лишь во второй половине этого месяца. Первое из найденных гнезд помещалось в норе суслика в 10 см от входа, а второе — в нише среди больших камней. Каменка — массовый вид щебнистой и каменистой тундры в верховьях р. Мечкерёва (Дорогой, 2008).

94. Соловей-красношейка (*Luscinia calliope*). Обычный на гнездовании вид в лиственничной тайге и в субальпийском поясе гор до высоты 700 м н.у.м. Самцы пели с 30.05 (1995 г.) до 26.07 (1995 г.), но

песенная активность заметно снижалась с последней декады июня. Картирование в 1995 г. певших самцов и позже беспокоившихся при выводках птиц показало, что в субальпийском поясе хр. Щучьего и на зараставшей гари у верхнего края лесного пояса плотность размножавшихся соловьёв-красношеек местами достигала 5 пар на 1 км². Встречен 20.08.2007 г. И.В. Дорогим (личн. сообщ.) в верховьях р. Мечкерёва у истока Анадыря.

Два гнезда с полными кладками по 5 яиц найдены 21 и 22.06.1995 г. на отроге хр. Щучьего на высоте около 550 м н.у.м. во мху у оснований кустов ольховника, растущих куртинами среди кустарничковой тундры. Место ещё одного гнезда (моховая кочка с берёзкой Миддендорфа среди кедрового стланика), найденного в 1992 г. поблизости от реки, нам показал В.Г. Кривошеев. Самка, имевшая наседное пятно и яйцо в животе, т.е. ещё не завершившая откладку яиц, отловлена 25.06.1993 г. Яйца из двух кладок ($n=10$) имели длину 14.3–15.8 мм (ср. 20.99 ± 0.65) и диаметр 20.0–21.9 мм (ср. 15.28 ± 0.51). Проявлявших активное беспокойство соловьёв-красношеек мы регистрировали с 6.07 (1995 г.), а молодых вне гнёзд наблюдали с 11.07 (1993 и 1994 гг.). Взрослых соловьёв в последний раз отмечали 26.07 (1993 и 1995 гг.), позже удалось наблюдать и отлавливать только молодых птиц. Осмотренные 9 взрослых птиц не сменяли маховые перья.

95. Варакушка (*Luscinia svecica*). Вид был редок в обследованном нами районе, причём отмечен там только в периоды миграций. Весной одиночных варакушек, в том числе певших, регистрировали у пос. Марково (28.05.1994 г.), на берегу р. Анадырь у устья Балаганчика (1.06.1994 г.) и в субальпийском поясе на отроге хр. Щучьего (29–30.05.1995 г.). Кроме того, в последнем пункте одна птица встречена 31.07.1994 г. Варакушка указана в качестве многочисленного на гнездовании вида для р. Мечкерёва в районе истоков Анадыря (Дорогой, 2008).

96. Малый дрозд (*Catharus minimus*). Вид обычен в пойме Анадыря, но в малом числе обитает также в припойменном лиственничном лесу с кедровым и ольховым стлаником. Пение малых дроздов слышали у горы Чукочьа, в устье р. Ворожея, в дельте р. Берёзовая 1-я, у бывшего пос. Новый Еропол и в районе устья Балаганчика. Один раз (18.07.1994 г.) птица зарегистрирована в субальпийском поясе хр. Щучьего. А.В. Кречмар с соавторами (1991) упомянули малого дрозда в качестве обычного для р. Еропол. Биология вида в среднем течении Анадыря описана в статье Е.А. Кречмара (1997).

Первое пение отмечено в 1994 г. у Марково 31.05 и возле Балаганчика 2.06, тогда как в 1995 г. в районе стационара это произошло позже, лишь 9.06. Сложилось впечатление, что в 1995 г. малых дроздов было заметно меньше, чем в предыдущие два года, в результате чего в тот год даже не было найдено ни одного гнезда. Самцы активно пели до конца июня, но изредка ещё вплоть до 24.07 (1995 г.). Гнёзда с полными кладками находили с 12.06 (1993 г.), с птенцами — с 23.06 (1993 г.), однако ещё 25.06 (1994 г.) добыта самка, откладывавшая яйца предположительно компенсаторной кладки. Найденные гнёзда помещались на древовидных ивах и чозении в пойме Анадыря на высоте 0.5–1.2 м от земли, но В.Г. Кривошеев сообщил о находке прежде одного гнезда в кусте кедрового стланика на коренном берегу реки возле стационара. Слётки попадались с 5.07 (1993 г.). Полные кладки состояли из 5–6 яиц ($n=3$); 10 яиц двух кладок имели длину 22.0–24.9 мм (ср. 23.61 ± 0.93) и диаметр 16.2–17.6 мм (ср. 16.83 ± 0.51).

В июле малые дрозды начинают линьку маховых перьев. У самки, добытой 5.07, выпали по два внутренних первостепенных маховых пера в каждом крыле. У самца, отловленного в тот же день, линька ещё не началась, а при повторном отлове 17.07 его линька была на ранней стадии (сменялись три внутренних маховых пера).

Видели, как 30.06.1993 г. малый и бурый дрозды атаковали кедровку.

97. Бурый дрозд (*Turdus eunomus*). Обычный, местами многочисленный вид, распространённый на гнездовании повсеместно, где есть древесная и стланиковая растительность, изредка гнездится в альпийском поясе. Пение этого дрозда слышали в посёлках Марково, Чуванское, Новый Еропол, на реках Травка, Балаганчик и Берёзовая 1-я. Указан обычным на гнездовании и массовым на осеннем пролёте для р. Мечкерёва (Дорогой, 2008). За три сезона найдены 25 гнёзд бурого дрозда, но некоторые из них были недоступны для осмотра. Полные кладки или выводки состояли из 3–6 яиц или птенцов (ср. 4.39 яиц, $n=18$). Найденные гнёзда ($n=24$) помещались в 9 случаях на лиственницах, в 5 на ольховнике, в 5 на ивах, в 4 на кедровнике и в 1 случае на валуне на высотах от земли до 10 м (медиана — 2 м; $n=16$). Гнездо, помещавшееся на валуне, найдено в гольцах примерно в 100 м от ближайших единичных чахлых лиственниц на пологом участке склона на высоте около 720 м н.у.м.

Наиболее ранняя регистрация бурых дроздов — 17.05 (1995 г.), причём тогда же слышали их короткое пение. В тот год активное пение началось с 26.05 и уже 29.05 наблюдали сбор земли для отделки

гнезда. Самка, уже отложившая 2 яйца, добыта 4.06, а 7.06 найдено первое гнездо, содержавшее полную кладку из 4 яиц. Птенцов в гнёздах мы находили с 21.06 (1993 г.), причём уже не в первый день после вылупления, слётков выпугивали с 2.07 (1993 г.). Откладка яиц у некоторых пар продолжалась до начала июля; ещё 8.07.1995 г. найдена неполная кладка из 3 яиц (позже там было 4 яйца). Короткое пение дрозда в последний раз слышали 29.07 (1993 г.). В соответствии с поздними датами размножения, дроздов доводилось встречать до последних дней наблюдений в начале августа. Самец и самка, осмотренные в середине июля, не линяли.

98. Пухляк (*Parus montanus*). Малочисленный размножающийся вид района исследований, населяющий пойменные и прилегающие лиственные леса с ивами и чозениями. Птиц или их голоса мы регистрировали у горы Опалённой, у бывшего пос. Новый Еропол, в дельте р. Берёзовая 1-я и в районе устья Балаганчика. Численность птиц, по-видимому, существенно варьирует по годам, если судить по числу регистраций птиц в верхнем течении Анадыря: 5 в 1993 г., 3 в 1994 г. и 12 в 1995 г. В окрестностях Марково пухляки более обычны, поскольку там приходилось их отмечать почти ежедневно. Пары мы видели на островах Анадыря 17–22.05 (1995 г.). Самка, добытая 18.05, ещё не откладывала яиц. Выводки молодых, в том числе птиц с недоросшими маховыми и рулевыми перьями, наблюдали и добыли там с 2.07 (1993 г.). Гнёзда не найдены.

Взрослые пухляки весили 13.0–14.3 г (ср. 13.75 ± 0.52 , $n=6$). Птицы, осмотренные до 13.06, не линяли, а два самца от 21.06 и 29.06 сменяли внутренние первостепенные маховые и рулевые перья.

99. Сероголовая гаичка (*Parus cinctus*). Л.А. Портенко нашёл этих гаичек в низовьях р. Яблон в мае 1932 г. А.В. Кречмар с коллегами (1991) сообщили о встречах сероголовых гаичек на реках Еропол и Анадырь выше устья р. Ворожея. В 1993–1995 гг. это был сравнительно обычный вид (но птицы малозаметны) в разного типа лесах в районе стационара у устья р. Балаганчик. Дупла с гнёздами сероголовых гаичек находили на пойменных островах Анадыря и в коренной лиственничной тайге, а самих птиц встречали вплоть до куртин кедрового стланика в субальпийском поясе гор на высоте около 720 м н.у.м. Численность птиц этого вида, как и у пухляка, изменялась по годам; их регистрировали 23 раза в 1993 г., 11 раз в 1994 г. и 26 раз в 1995 г.

О фенологии размножения этих гаичек имеются следующие данные: 1.06.1995 г. в дуплянке на стационаре обнаружена кладка гаич-

ки из 8 слабо насиженных яиц; 17.06.1993 г. в гнезде, обнаруженном в выгнившем полудупле за сучком в лиственнице на высоте 8 м от земли, шло вылупление птенцов (3 птенца и 2 яйца). Одна из пар 23.06.1993 г. кормила птенцов в дупле (вероятно, выдолблено малым пёстрым дятлом) на высоте 2 м в пне чозении на пойменном берегу Анадыря. Крупные птенцы выглядывали из дуплянки 25.06.1993 г., а с 30.06.1993 г. появились кочевавшие выводки. Интересно, что пение этих гаичек отмечено в последнюю неделю июля 1995 г. Отловленная в середине июня самка ещё не линяла, а самка и самец от 20 и 24.06 уже начали линьку внутренних первостепенных маховых перьев и мелкого контурного пера. Масса 4 взрослых июньских птиц — 13.1–13.7 г (ср. 13.38 ± 0.28).

100. Якутский поползень (*Sitta arctica*). Выделение поползней севера Восточной Сибири, прежде считавшихся подвидом обыкновенного поползня (*Sitta europaea arctica*), в самостоятельный вид обосновано Я.А. Редькиным и М.В. Коноваловой (Red'kin, Konovalova, 2006).

Прежде в лесах верхнего течения Анадыря поползня находили в качестве редкого на реках Еропол и Ворожея (Портенко, 1932а; Кречмар и др., 1991). Нам этот вид доводилось отмечать регулярно за счёт часто слышимого громкого голоса, однако общая численность птиц до вылета молодых мала. Поползни чаще всего держались в лиственничных лесах, но попадались также в пойме. На пойменном же острове нам было известно единственное заселённое поползнями дупло. Они загнездились в 1994 г. в том же дупле, в котором в предыдущее лето вывела птенцов пара больших пёстрых дятлов, но при этом поползни уменьшили леток дупла, замазав его глиной. Поползни держались парами уже в середине мая (15.05.1995 г., Марково). В известном нам дупле крупные птенцы выглядывали из летка 30.06.1994 г. С 4.07 (1993 г.) повсеместно попадались начавшие колёвку молодые поползни.

Два взрослых самца, добытых во второй половине мая, весили 20.4 и 22.2 г, а масса молодых птиц, отловленных в июле, составила 18–23.5 г (ср. 21.8 ± 1.8 ; $n=9$).

101. Домовый воробей (*Passer domesticus*). По сообщению В.Г. Кривошеева, самка домового воробья жила некоторое время летом 1992 г. на стационаре против устья р. Балаганчик. В 1993–1995 гг. домовые воробьи обитали в пос. Марково, придерживаясь коровника и теплиц; 31.07.1995 г. там отмечены несколько десятков воробьёв, в том числе молодая птица, выпрашивавшая корм у взрослой.

102. Юрок (*Fringilla montifringilla*). Обычный гнездящийся вид в долине Анадыря. При сравнении данных наблюдений Л.А. Портенко (1932а) в среднем течении Анадыря с нашими данными, можно сделать вывод о нарастании численности вида в XX веке. Пение юрков мы отмечали у горы Опалённой, возле посёлков Марково и Новый Еропол и в районе устья Балаганчика. Гнёзда найдены в двух последних указанных пунктах в пойме Анадыря и на вырубке, зарастающей берёзово-лиственничным мелколесьем.

Первых птиц зарегистрировали 18.05 (1995 г.) и тогда же слышали короткое пение. Песни слышали до 4.07 (1995 г.). Гнёзда с полными кладками (по 6 яиц в 3 гнёздах) осмотрены 10–12.06 (1993 и 1994 гг.), но ещё 19.06 (1993 г.) наблюдали самку, носившую строительный материал для гнезда. Юрки с кормом для птенцов попадались в последнюю неделю июня, а плохо летавших молодых встречали с 2.07 (1993 г.). В последнюю декаду июля юрков наблюдали чаще всего стайками. Четыре известных гнезда помещались у стволов деревьев (в одном случае в развилке вершины) на высоте 4–6 м от земли в двух случаях на ивах и по одному на берёзе и тонкой сухой лиственнице.

103. Обыкновенная чечётка (*Acanthis flammea*). В первой половине мая 1932 г. Л.А. Портенко (1932а) нашёл чечёток многочисленными на маршруте до низовьев р. Яблон. В 1993–1995 гг. обыкновенные чечётки оказались обычными в верховьях Анадыря, где мы наблюдали их не только в районе устья Балаганчика, но также у пос. Чуванское и в низовьях р. Яблон. Четыре из пяти найденных гнёзд помещались невысоко от земли на чозениях и тополе на островах поймы и ещё одно — на лиственнице на высоте 7 м на коренном берегу реки. Полные кладки и выводки состояли из 4–6 яиц или птенцов (ср. 4.75; $n=4$); 12.06 (1994 г.) в одном из гнёзд шло насиживание, и тогда же отловлена самка с яйцом в животе. Птенцов в гнёздах мы видели с 21.06 (1993 г.), но их возраст составлял уже несколько дней. В 1995 г. первая молодая самостоятельная чечётка встречена 8.06, и в том же году 25.07 отловлена молодая птица в ювенильном наряде, имевшая, как мы посчитали, явные наседные пятна. Последний факт даёт основание предположить, что некоторые чечётки способны приступить к размножению примерно в двухмесячном возрасте.

Начиная с 15.07 (1994 г.) по 27.07 (1993 г.) чечётки собирались в стаи, численно превышавшие семейные группы; они состояли из чечёток обоих видов.

104. Пепельная чечётка (*Acanthis hornemanni*). Малочисленный на гнездовании вид в районе устья р. Балаганчик, но найден И.В. Дорогим (2008) в качестве «одного из самых обычных» в верховьях р. Мечкерёва близ истоков Анадыря. Пепельные чечётки часто держатся совместно с более обычными обыкновенными чечётками, и поэтому не всегда удаётся их выделить в стаях. Встречаются они от поймы Анадыря до гольцов хр. Щучьего, но все три осмотренных гнезда были найдены в долине реки — два в лиственничной тайге и одно в ивовом лесу дельты р. Берёзовая 1-я.

Во время наших полевых работ пепельных чечёток отмечали постоянно, а сезон их размножения оказался сильно растянутым. Копуляцию мы наблюдали в Марково 6.06.1993 г. и на стационаре у Балаганчика 18.06.1993 г., а строительство гнезда — 15–16.06.1993 г. В том же году в другом гнезде 15.06 уже вылупились птенцы, и мелкие птенцы были в гнезде, найденном практически в зимней обстановке 22.05.1995 г. Одно из гнёзд помещалось почти на земле в переплетении веточек багульника вплотную к стволу лиственницы (в нём птенцы погибли, вероятно, из-за хищничества муравьёв), второе — в мутовке ивы и третье — на лапе лиственницы. Две полные кладки содержали по 4 яйца, в третье строившееся гнездо яйца не были отложены. Первая молодая самостоятельная пепельная чечётка отловлена в 1995 г. 13.06.

105. Обыкновенная чечевица (*Carpodacus erythrinus*). Обычный гнездящийся вид с изменчивой численностью, встречающийся от поймы реки до субальпийского пояса гор на высоте 680 м н.у.м. В 1993 г. чечевицы были многочисленны в пойме Анадыря возле устья Балаганчика, где на островах реки удалось найти 5 их гнёзд, а в 1994 г. их регистрировали не каждый день и не нашли ни одного гнезда. Помимо района Балаганчика пение чечевиц отмечено у поселков Чуванское и Новый Еропол, а в Марково находили их старые гнёзда в кустах шиповника. Кладка собрана в Марково в 1960 г. А.П. Кузякиным (Зоомузей МГУ). Пара с кормом для птенцов наблюдалась в верховьях р. Мечкерёва (Дорогой, 2008).

Первых птиц и их пение отмечали с 25.05 (в 1994 г. в Марково и в 1995 г. возле Балаганчика); пение слышали во все годы до 25–28.07. Самку со строительным материалом видели 5.06 (1995 г.). Самок с яйцом в животе отлавливали 13–24.06; неполные кладки находили до 4.07 (1995 г. — в гнезде 3 яйца, позже доложено ещё одно). Начало вылупления птенцов не прослежено. Слётков отлавливали с 10.07 (1993 г.), но они наверняка были не из самых ранних гнёзд. Взрослых

чечевиц наблюдали и отлавливали сетями до начала августа. Гнёзда помещались на высоте 0.3–1.9 м (ср. 0.9 ± 0.7 ; $n=5$) в густых ветвях в трёх случаях на чозениях, в одном на иве и в одном на шиповнике. Полные кладки состояли из 4–5 яиц (ср. 4.4; $n=5$). Измеренные 13 яиц из трёх кладок чечевиц имели длину 19.0–22.6 мм (ср. 20.28 ± 1.00) и диаметр 13.5–14.9 мм (ср. 14.43 ± 0.48).

В 1995 г. переотловлены самки, окольцованные там же на стационаре одна в 1993 г. и три в 1994 г., что свидетельствует о территориальной консервативности некоторых самок чечевиц. Интересно, что в сети попадались, причём в большом числе, только взрослые птицы; за три сезона не отловлена ни одна молодая чечевица. В июне самки (без учёта откладывающих яйца) весили несколько больше самцов: 22.5–29.6 г (ср. 25.49 ± 2.03 ; $n=10$) против 20.4–27.0 г (ср. 23.99 ± 1.41 ; $n=26$), тогда как в июле эта разница была несущественна, и масса всех взрослых птиц составила 21.0–27.5 г (ср. 24.49 ± 1.62 ; $n=28$).

106. Щур (*Pinicola enucleator*). Л.А. Портенко (1932а) нашёл «довольно много щуров» в первой половине мая 1932 г. в долине верхнего течения Анадыря и «на Щучьинских горах у р. Ворожей». Справедливо считается, что на северо-востоке ареала щуры экологически тесно связаны с кедровым стлаником. Тем не менее, несмотря на широкое распространение этого растения в верхнем течении Анадыря, щура нельзя считать там многочисленным видом. Даже впечатление об обычности щуров складывается не за счёт частых встреч этих птиц, а лишь за счёт громкого характерного пения, которое мы слышали с середины мая (1995 г.) до начала августа (1994 г.). В отдельные дни щуров отмечали до 4 раз, но иногда их не видели и не слышали по несколько дней. В районе пос. Марково щур отмечен всего однажды — певший самец 15.05.1995 г. При широких перемещениях, характерных для этого вида, щуры посещают как берега Анадыря, так и верхнюю границу распространения кедрового стланика на высоте примерно 720 м н.у.м. в хр. Щучьем. Чаше всего наблюдали по 1–2 птицы. Объединения, которые мы принимали за брачные пары, отмечены с 22.05 (1995 г.) до 26.07 (1993 г.). Всего один раз (17.05.1995 г.) встречена стая из примерно 10 щуров, пролетевшая вдоль реки.

Собранные нами сведения о размножении щуров крайне скудны и относятся только к субальпийскому стланиковому поясу. Гнёзда не найдены. Пара щуров атаковала пролетающую кедровку 18.07.1993 г. Однажды (15.07.1994 г.) выпугнута молодая, плохо летавшая птица в сопровождении самки, и ещё один раз (15.07.1995 г.) встречена, по-

видимому, семья из самца, самки и не менее двух молодых шуров. Наседные пятна трёх самок, добытых в июле, были неактивными.

Интересно наблюдение 10.07.1995 г. самки шура, выдергивавшей проростки кедрового стланика из толщи лишайника и имевшей наполненный орехами подъязычный мешок. В том месте обнаружены кучкой несколько десятков кедровых орешков, вероятно, припрятанных кедровкой.

107. Белокрылый клёт (*Loxia leucoptera*). Нами не отмечен. По сообщению В.Г. Кривошеева, в начале и середине мая 1988 г. в районе устья Балаганчика держалось много белокрылых клестов, шуров и свиристелей; однако, позже они исчезли и не гнездились.

108. Полярная овсянка (*Schoeniclus pallasi*). В бассейне верхнего течения Анадыря полярная овсянка найдена на р. Мечкерёва И.В. Дорогим (2008) только в 2003 г. в качестве редкого гнездившегося вида. Мы встретили эту овсянку лишь 30.05.1994 г. возле пос. Марково (одиночный самец и стая из 12 птиц).

109. Овсянка-ремез (*Ocyris rusticus*). Обычная, но малозаметная птица пойменных лесов Анадыря. Пение самцов отмечено с 27.05.1994 г. в Марково и с 28.05.1995 г. близ устья р. Балаганчик; слышали его и в пос. Чуванское. Самцы поют вплоть до начала июля (5.07.1993 г.). Гнёзда не найдены. Самка с яйцом в животе отловлена у стационара 12.06.1994 г. Птиц с кормом для птенцов видели 23.06.1993 г., плохо летавших молодых встречали с 2.07 (1993 г.), а беспокоившихся с выводками овсянок — вплоть до 27.07 (1993 г.). В Марково гнёзда этой овсянки найдены Л.А. Портенко (1939а) и А.П. Кузякиным (коллекция Зоомузея МГУ). Гнездовая биология вида в среднем течении реки описана в статье Е.А. Кречмара (Kretchmar, 2000).

110. Овсянка-крошка (*Ocyris pusillus*). Многочисленная птица кустарников и кустарничков в разреженных лесных и стланиковых местообитаниях в долинах Анадыря и его притоков; в малом числе населяет также субальпийский пояс хр. Щучьего. Пение овсянок-крошек слышали у пос. Чуванское. Гнёзда найдены на зарастающей вырубке у бывшего пос. Новый Еропол, а также в лиственничной тайге и на пойменных островах близ устья р. Балаганчик. Встречена в последней декаде августа 2007 г. в верховьях р. Мечкерёва близ истоков Анадыря (И.В. Дорогой, личн. сообщ.).

Голос овсянки-крошки в 1995 г. первый раз слышали 24.05, а первое пение — на следующий день. Пение самцов отмечали до 5.07 (1993 г.). Первые гнёзда с полными кладками по 6 яиц найде-

ны 10.06 (1993 г.). Беспокоившихся овсянок с кормом для птенцов встречали с 20.06 (1993 г.), слётков — с 30.06 (1993 г.). Взрослые овсянки с отвлекающими демонстрациями попадались вплоть до 30.07 (1995 г.), а молодых овсянок, выпрашивавших корм у взрослой птицы, видели в Марково даже 3.08 (1993 г.). Все 10 осмотровых гнёзд помещались на земле, полные кладки и выводки в 5 гнёздах состояли из 6 яиц или птенцов и ещё в 4 гнёздах — из 4. Во все годы в последнюю неделю июля в субальпийском поясе гор появлялись мелкие стайки овсянок-крошек; вероятно, они кочевали повсеместно, но вне леса были более заметны. Биология размножения данного вида детально изучена в среднем течении Анадыря (Кречмар, 1993).

111. Дубровник (*Ocyris aureulus*). Эта овсянка обычна на гнездовании на открытых местах (поля, аэродром) возле пос. Марково (две кладки собраны там в 1960 г. А.П. Кузякиным — коллекция Зоомузея МГУ), тогда как в горных верховьях Анадыря она редка. Несколько размножавшихся пар найдены на большом открытом участке в низовьях р. Балаганчик, и беспокоившаяся с выводком самка встречена в середине июля 1995 г. в вершине дельты р. Берёзовая 1-я. На первом из этих участков 14.06.1993 г. найдено гнездо, вероятно, с ещё неполной кладкой из 4 яиц, а через месяц там же наблюдали самостоятельных молодых дубровников. Местообитания дубровника — низкие густые ивняки с лужайками кустарничков со злаками. Гнездо найдено в ерниковой тундре с отдельными кустами ив на грядово-западинном открытом участке. Однажды (20.07.1994 г.) молодой дубровник был обнаружен в стайке чечёток в субальпийском поясе хр. Щучьего.

112. Лапландский подорожник (*Calcarius lapponicus*). В обследованном районе не удалось обнаружить признаков размножения лапландских подорожников. Птиц наблюдали почти исключительно в период весеннего пролёта, который застали при раннем начале работ в 1995 г. В тот год преимущественно одиночных птиц и один раз стайку из 9 подорожников (23.05) регистрировали в период с 22 по 29.05 в горных тундрах хр. Щучьего. В тот же период (25.05.1994 г.) одиночного лапландского подорожника видели в пос. Марково. В летнее время только однажды (26.06.1995 г.) слышали голос птицы данного вида.

113. Пуночка (*Plectrophenax nivalis*). Нами не найдена. Возможно гнездование в верховьях р. Мечкерёва в районе истоков Анадыря, где И.В. Дорогой (2008) наблюдал взрослую и молодых птиц.

Заключение

Общий список птиц, известных к настоящему времени для верхнего течения р. Анадырь, включает 113 видов, из которых 10 видов (малый лебедь, шилохвость, хохлатая чернеть, горбоносый турпан, беркут, малый веретенник, мохноногий сыч, бородатая неясыть, полярная овсянка, пуночка) не обнаружены нами и В.Г. Кривошеевым (по крайней мере, с высокой достоверностью) и поэтому внесены в список на основании опубликованных или опросных сведений. Ещё три вида, указываемых другими исследователями (белоклювая гагара, гуменник и сибирский конёк), не включены в список, поскольку имеющиеся сведения об их пребывании в рассматриваемом регионе представляются не вполне надёжными. В получившемся списке размножение установлено у 64 видов и предполагается ещё у 18 видов (в общей сложности 72.6% выявленной фауны), остальные виды встречаются в регионе во время миграций, на кочёвках или в качестве залётных.

За счёт наблюдений В.Г. Кривошеева и наших для верховьев р. Анадырь впервые зарегистрированы 58 видов птиц, а из них 6 видов (белопоясный стриж, желна, пятнистый конёк, горная трясогузка, пятнистый сверчок, белокрылый клёт) — впервые для всего Анадырского края в границах, предложенных Л.А. Портенко (1939а). Находки на гнездовании ряда видов (азиатский бекас, горный дупель, большой пёстрый дятел, обыкновенная кукушка, пятнистый конёк, горная трясогузка, домовый воробей) расширяют известные пределы распространения этих видов.

Как и предполагалось ранее, по границе между верхним и средним течением р. Анадырь проходит существенный биогеографический рубеж. В верхнем течении размножаются 12 видов, не найденных на гнездовании в среднем течении реки (кроме того, там дополнительно возможно гнездится скопа). Половину списка видов, специфичных для верхнего Анадыря, составляют птицы таёжного комплекса (каменный глухарь, ястребиная сова, пятнистый конёк, кукушка, кедровка, сероголовая гаичка), а следующая по числу видов группа — виды, связанные с горами (песочник-красношейка, азиатский бекас, горный дупель, горная трясогузка). Список видов, гнездящихся в среднем, но не в верхнем течении Анадыря, намного более обширен — 29 видов. Это, главным образом, птицы водно-околоводного комплекса (20 видов): поганки, гусеобразные, некоторые кулики и чайковые птицы, местообитания которых в горных верховьях реки сильно ограничены как по разнообразию, так и по

площади. Тем не менее, нет сомнений, что списки видов, в том числе размножающихся птиц, будут ещё уточняться как для верхнего, так и среднего течений Анадыря. В частности, наверняка в горах среднего течения обнаружится на гнездовании гольцовый конёк, а в горных верховьях Анадыря удастся установить размножение ряда водоплавающих птиц.

Несмотря на то, что авифауна верхнего течения Анадыря до настоящего времени была выявлена крайне неполно, всё же имеются основания говорить с уверенностью или предположительно об изменениях численности некоторых видов птиц региона на протяжении XX века (при этом не приняты во внимание виды, для которых характерны большие межгодовые флуктуации численности, например, для куропаток и чечёток). Несомненно, увеличили численность большой пёстрый дятел, воронок, чёрная ворона и юрок. Имеющиеся данные свидетельствуют о снижении численности каменного глухаря; возможно, негативные изменения произошли также в популяции хрустана.

Собранные нами в 1993–1995 гг. материалы, дополненные наблюдениями В.Г. Кривошеева, И.В. Дорогого и литературными данными, заложили основу знаний об авифауне бассейна верхнего течения Анадыря. Мы надеемся, что сведения, изложенные в настоящей статье, послужат стимулом для уточнений списка и для новых исследований, а также станут отправной точкой для мониторинга биоразнообразия этого региона Чукотки со своеобразной авифауной.

Благодарности

Работа выполнена по приглашению покойного В.Г. Кривошеева на его полевом стационаре, и им же оказывалась постоянная всесторонняя поддержка нашим работам. Мы всё время ощущали так же разнообразную помощь и поддержку со стороны сотрудников Института биологических проблем Севера ДВО РАН, работавших в пос. Марково — И.А. Черешнева, А.В. Шестакова и В.Д. Сергиенко. В сборе материала в разные годы приняли участие студенты Московского гос. педагогического университета и МГУ имени М.В. Ломоносова Д.А. Шитиков, Д.Е. Те и М.Н. Дементьев, без помощи которых было бы невозможно накопить столь существенный объём сведений, который изложен в настоящей работе. Свои публикации и неопубликованные сведения любезно предоставил для использования И.В. Дорогой. Существенную помощь в получении картографического материала оказал М.Н. Дементьев. Разрешения на научное

коллектирование птиц, выданные Главным управлением по охоте и охотничьему хозяйству РФ, визировал и контролировал местный охотовед В.П. Сырант. Финансовую поддержку для наших поездок на Чукотку в те годы оказало Австралийское агентство охраны природы (**Australian Nature Conservation Agency, позже Environment Australia**) при посредничестве М. Бартера. Искренняя благодарность выражается всем перечисленным людям. Исследование осуществлено в рамках плановой тематики Зоологического музея МГУ.

Литература

- Дорогой И.В. 2008. К фауне и распространению птиц водораздела рек Малый Анюй и Анадырь (Чукотский ао) // Вестник СВНЦ. № 2. С. 61–67.
- Дорогой И.В. в печати. Гнездование белой совы в горах центральной Чукотки // Вестник СВНЦ.
- Портенко Л.А. 1939а. Фауна Анадырского края. Птицы. Ч. I // Тр. НИИ полярн. земледел., животнов. и пром. хоз-ва, сер: Промысл. хоз-во. Вып. 5. Л.: Изд-во Главсевморпути. 209 с.
- Портенко Л.А. 1939б. Фауна Анадырского края. Птицы. Ч. II // Тр. НИИ полярн. земледел., животнов. и пром. хоз-ва, сер: Промысл. хоз-во. Вып. 6. Л.: Изд-во Главсевморпути. 198 с.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. 2006. Список птиц Российской Федерации. М.: Т-во науч. изд. КМК. 256 с.
- Кречмар А.В., Андреев А.В., Кондратьев А.В. 1991. Птицы северных равнин. М.: Наука. 288 с.
- Кречмар А.В., Кондратьев А.В. 2006. Пластинчатоклювые птицы Северо-Востока Азии. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 459 с.
- Кречмар Е.А. 1993. Биология размножения овсянки-крошки *Emberiza pusilla* в среднем течении р. Анадырь // Рус. орнитол. журн. Т. 2. №. 4. С. 415–426.
- Кречмар Е.А. 1997. Малый дрозд (*Catharus minimus*) на северо-востоке Азии // Зоол. журн. Т. 76. № 7. С. 828–835.
- Томкович П.С. 1996. Индивидуальная история миграций большого песочника — неожиданный результат цветного мечения // Информационные мат-лы Рабочей группы по куликам. № 9. С. 20–21.
- Томкович П.С. 2001. Биология размножения большого песочника, *Calidris tenuirostris* // Бюлл. МОИП, отд. биол. Т. 106. Вып. 4. С. 13–22.
- Томкович П.С. 2002. Гнездовой консерватизм, моногамия и забота о потомстве у большого песочника // Изучение куликов Вост. Евро-

- пы и Сев. Азии на рубеже столетий. М.: Рабочая группа по куликам. С. 63–66.
- Томкович П.С., Дементьев М.Н. 1996. Условия размножения куликов в тундрах России в 1993 году: в верховьях р. Анадырь // Информационные мат-лы Рабочей группы по куликам. № 8. С. 31–32.
- Томкович П.С., Те Д.Е. 1995. Условия размножения куликов в тундрах России в 1993 году: в верховьях Анадыря // Информационные мат-лы Рабочей группы по куликам. № 8. С. 37.
- Томкович П.С., Шитиков Д.А. 1994а. Обнаружение гнездовой восточного горного дупеля и соображения о перелётности вида // Информационные мат-лы Рабочей группы по куликам. № 7. С. 34.
- Томкович П.С., Шитиков Д.А. 1994б. Условия размножения куликов в тундрах России в 1993 году: в горных тундрах хребта Щучьего // Информационные мат-лы Рабочей группы по куликам. № 7. С. 28.
- Хохряков А.П. 1985. Флора Магаданской области. М.: Наука. 398 с.
- Krechmar A.V., Probst R. 2003. Der weisse Habicht *Accipiter gentiles albidus* in Nordost-Sibirien — Portarät eines Mythos // *Limicola*. Bd 17. No. 6. S. 289–305.
- Kretchmar E.A. 2000. The Rustic Bunting *Emberiza rustica* on the mid-Anadyr River // *The Rus. J. of Ornithol.* Vol. 9. No. 123. P. 14–24.
- Red'kin Ya.A., Konovalova M.V. 2006. The eastern Asiatic races of *Sitta europaea* Linnaeus, 1758. Systematic notes on Asian birds. 63 // *Zoologische Verhandelingen*. Leiden. Vol. 80. P. 241–261.
- Tae D.E. 2002. Distribution and biology of Siberian Buff-bellied Pipit // *Dutch Birding*. Vol. 24. No. 3. P. 151–156.
- Tomkovich P.S. 1997. Breeding distribution, migrations and conservation status of the Great Knot *Calidris tenuirostris* in Russia // *Emu*. Vol. 97. No. 4. P. 265–282.

**ПТИЦЫ ОКРЕСТНОСТЕЙ ОЗЕРА КРАСНОЕ
(ЮЖНАЯ ЧУКОТКА)**

**В. Ю. Архипов¹, Е. А. Коблик²,
Я. А. Редькин², Ф. А. Кондрашов³**

¹Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН

e-mail: v.arkhipov@rambler.ru

²Зоологический музей МГУ

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

³Section of Ecology, Evolution and Animal Behavior,
University of California at San Diego

**Birds of the Krasnoye Lake area
(South Chukotka)**

**V. Yu. Arkhipov¹, E. A. Koblik²,
Ya. A. Red'kin², F. A. Kondrashov³**

¹Institute of Theoretical and Experimental Biophysics RAS

²Zoological Museum of Moscow University;

³Section of Ecology, Evolution and Animal Behavior,
University of California at San Diego

Avifaunal research in Krasnoye Lake area, South Chukotka, Russia (N 64°38', E 174°47') was carried out from June 6 to July 7, 2006. In this period we recorded **108 species**, together with literature data and information from local people, final list of birds includes 115 species.

This area is situated beyond northern and north-eastern known limits of distribution for several dendrophilous bird species. In sum, we present new data on distribution of 16 species. For Common Goldeneye (*Bucephala clangula*), Great Spotted Woodpecker (*Dendrocopos major*), Three-toed Woodpecker (*Picoides tridactylus*), Willow Tit (*Parus montanus*) and Pine Grosbeak (*Pinicola enucleator*) the breeding was confirmed. The breeding is very likely for Grey Wagtail (*Motacilla cinerea*), Bohemian Waxwing (*Bombycilla garrulous*), Yellow-browed Warbler (*Phylloscopus inornatus*) and Eurasian Nuthatch (*Sitta (europaea) arctica*). There are records in the area but no breeding evidences of Eurasian Cuckoo (*Cuculus canorus*), Eurasian Nutcracker (*Nucifraga*

caryocatactes), Lanceolated Warbler (*Locustella lanceolata*) and Yellow-breasted Bunting (*Emberiza aureola*). Several displaying Eurasian Wrynecks (*Jynx torquilla*) were recorded for the first time for Anadyrland, but status of species remains unclear. This area is the second north-eastern breeding site of Red-breasted Flycatcher (*Ficedula parva*), Brambling (*Fringilla montifringilla*) and Rustic Bunting (*Emberiza rustica*). The Black Woodpecker (*Dryocopus martius*), Barn Swallow (*Hirundo rustica*), Carrion Crow (*Corvus corone*) and Eurasian Bullfinch (*Pyrrhula pyrrhula*) are more likely rare vagrants or migrants.

From another side, the area is situated on south, south-western limits of breeding range for several tundra species, such as White-billed Diver (*Gavia adamsii*), Bar-tailed Godwit (*Limosa lapponica*) and Pectoral Sandpiper (*Calidris melanotos*). The breeding in the studied area was proved for the Pectoral Sandpiper.

Орнитологические исследования в бассейне р. Анадыря после выхода в свет сводки Л.А. Портенко (1939а, б) проводились фрагментарно. Относительно хорошо в фаунистическом плане изучено среднее течение реки (Кречмар и др., 1991), подробные сведения по фауне птиц верхнего Анадыря представлены в публикации П.С. Томковича (2008). Мы приводим сведения по летней фауне птиц окрестностей оз. Красного (нижнее течение Анадыря), собранные в ходе экспедиции в 2006 г. на Южную Чукотку. Район оз. Красного — это обширный регион, прежде практически не посещавшийся орнитологами, исключение составляют орнитологические исследования Л.А. Портенко (1939а,б), проведённые им в августе–сентябре 1931 г. в устье р. Танюер и окрестностях оз. Красного. Виды, обнаруженные Л.А. Портенко в указанном регионе, но не встреченные нами, также приводятся в настоящей работе.

Сроки и условия работ

Орнитологические наблюдения в окрестностях оз. Красного проводились в период 6.06 по 7.07.2006 г. Экспедиционный отряд базировался в пос. Красно на берегу протоки между оз. Красным и Анадырем, откуда мы совершали радиальные выезды на моторных лодках и пешие выходы с устройством временных лагерей. Окрестности оз. Красного и основные точки наших исследований показаны на карте-схеме (рисунок), координаты и некоторые характеристики мест основных посещений даны в таблице. Основной целью исследований было авифаунистическое обследование района и выявление

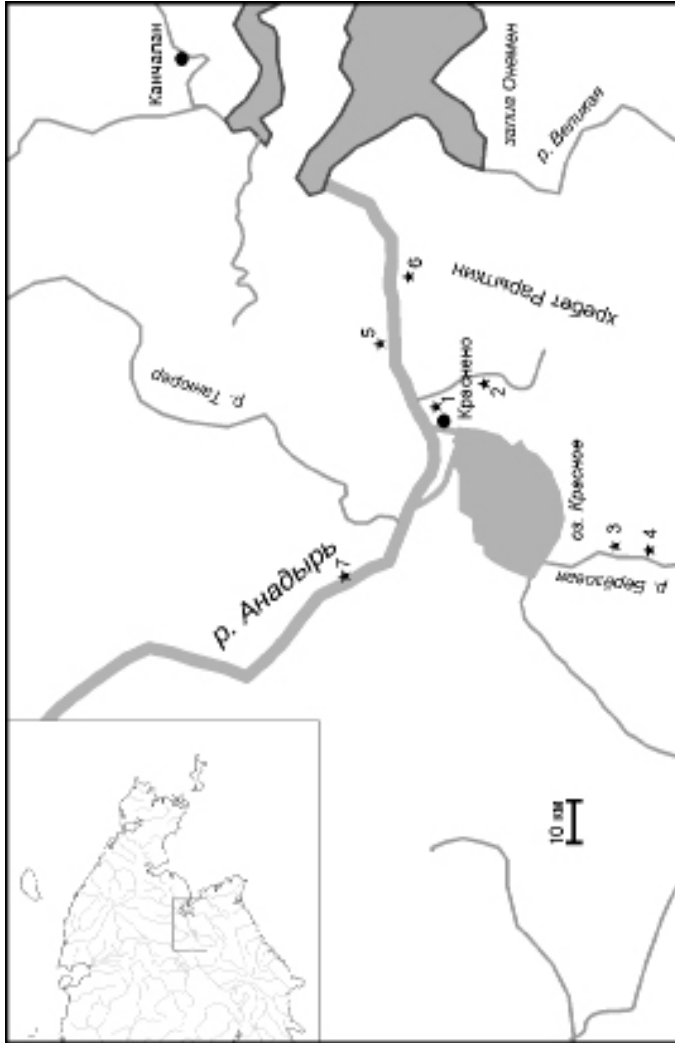


Рисунок. Карта-схема окрестностей оз. Красного (Южная Чукотка). ★ — основные места наших исследований.
Figure. Schematic map of Krasnoye Lake area (Southern Chukotka). ★ — main sites of our research.

Таблица. Основные места орнитологических экскурсий в окрестностях оз. Красного.
Table. Main sites of our ornithological research in the Krasnoye Lake area.

Точка	Координаты	Номер на схеме	Даты посещения	Основные биотопы
Поселок Краснено	(64°37'45,8" с.ш., 174°46'39,6" в.д.)	1	6.06–7.07. Весь срок, за исключением дальних выездов	Кедрово-стланиковые заросли, тундровые участки, ивняки по берегу протоки
р. Осиновая, «базовый» лагерь	(64°38'49,0" с.ш., 174°55'36,5" в.д.)	2	10–12.06, 1–2.07	Пойменный тополёво-чозениевый лес, луга
р. Берёзовая, «нижний» лагерь	(64°21'10,9" с.ш., 174°03'11,2" в.д.)	3	16–18.06	Пойменные ивняки
р. Берёзовая, «лесной» лагерь	(64°18'37,9" с.ш., 174°06'27,8" в.д.)	4	17–18.06	Пойменный тополёво-чозениевый лес, луга
Озерная тундра на левобережье Анадыря	(64°45'09,9" с.ш., 174°54'34,6" в.д.)	5	24.06	Кочкарная осоково-пушицевая тундра, озёра, приозёрные луга, сфагновые болота
Берег Анадыря у хребта Рарыткин	(64°42'54" с.ш., 175°23'12" в.д.)	6	25–26.06	Кедрово-стланиковые заросли, тундровые участки, каменистые горные тундры
Острова на Анадыре в 45 км выше Краснено	(64°51'13,4" с.ш., 174°03'20,1" в.д.)	7	1.07	Пойменные песчаные острова с низкорослыми ивовыми лесами

статуса встреченных видов. В ходе исследований проводилось научное коллектирование. Собранный коллекционный материал по 40 видам птиц (186 тушек, влажных препаратов и проб тканей, 14 кладок с гнёздами) поступил для хранения и научной обработки в фонды Зоологического музея МГУ. Кроме того, В.Ю. Архиповым была собрана коллекция голосов 33 видов птиц. Некоторые из собранных записей опубликованы в звуковом определителе (Веprinцев и др., 2007). Названия видов птиц, за одним исключением, приводятся в соответствии со списком птиц РФ (Коблик и др., 2006), при описании состояния наседных пятен птиц использованы принятые обозначения (Виноградова и др., 1976).

По словам местных жителей, весна 2006 г. наступила «в средние сроки»; начало ледохода на Анадыре пришлось на 5.06. Весь июнь и первую неделю июля стояла ясная тихая погода без штормовых ветров, за исключением последнего дня нашего пребывания. На протяжении нескольких дней отмечены дожди, примерно с 16.06 дневная температура поднялась выше +20°C и ниже уже не опускалась. Немного подробнее о погодно-климатических условиях, а также о состоянии популяций млекопитающих в период исследований сказано в отдельном сообщении (Архипов и др., 2007).

Краткая характеристика района исследований

Озеро Красное — крупнейшее озеро Южной Чукотки, расположено в нижнем течении Анадыря по его правому берегу и занимает обширную впадину. С запада она ограничена поднятиями Чикаевских гор (280–390 м), а с востока — отрогами хребта Рарыткин (350–420 м). Само озеро представляет собой фрагмент старого русла Анадыря. Вместе с тем, наличие значительного числа крупных кусков обсидиана по берегам озера и впадающих в него рек может свидетельствовать об участии в формировании котловины озера и древних вулканических процессов. Длина и ширина озера составляют 35 и 15 км, глубина — до 4 м, площадь зеркала — 458 км². Двумя протоками озеро соединяется с рекой Анадырь. Восточные берега озера крутые, а северные и южные — пологие и низменные. Небольшие речки, питающие озеро, не имеют развитой поймы, не выражена собственно пойменная фация и по Анадырю и его протокам на выходе озера (протоки Ермака, Прямой, Бурэкууль). Большая часть протоков сильно меандрируют, характерны отшнуровавшиеся старицы и крупные просадки песчано-глинистой террасы с озерами. Озеро — место нагула сиговых рыб, сразу после схода льда в него заходят небольшие стада белух.

В геоботаническом отношении район озера входит в подзону кустарниковых тундр на её северо-восточном пределе и относится к Нижнеанадырскому геоботаническому округу (Беликович и др., 2006). Здесь и далее названия растений приводятся по А.П. Хохрякову (1985).

Для возвышенных участков характерны невысокие холмы и поднятия с комбинациями кедрово-стланиковых *Pinus pumila* зарослей, кустарничковых мохово-лишайниковых тундр и ольховников из *Alnus fruticosa*. Кедровый стланик местами достигает высоты 3 м, в нижнем ярусе присутствует берёзовый ерник из *Betula middendorffii* и *B. exilis*, ивы *Salix pulchra* и *S. saxatilis*, а также рододендрон золотистый *Rhododendron aureum* и гипоарктические кустарнички (брусника, голубика, багульник). Осоково-пушицевые кочкарные тундры встречаются только фрагментами.

Долины рек заняты в основном ольховыми лесами из *Alnus hirsuta* с кедровым стлаником, смородиной печальной *Ribes triste*, рябиной анадырской *Sorbus anadyrensis*, шиповником *Rosa acicularis* и ольховником в подлеске, перемежающимися фрагментами злаково-разнотравных лугов и болот. Особенно развиты лесные ассоциации по юго-западному краю озера в долинах рек Березовой и Кэйвыльгильвеем, а также в долине р. Осиновой. Здесь же представлены лесные таежные сообщества — сомкнутые чозениевые рощи *Chosenia arbutifolia* с высотой древостоя около 15 м с включением тополя душистого *Populus suaveolens*, причём отдельные старые тополя достигают высоты 20 и более метров. В травостое доминирует *Calamagrostis langsdorffii* и *Pyrola rotundifolia*.

Для устьевых и островных сообществ с продолжительным затоплением во время половодий характерны густые низкорослые ивняки из *Salix udensis* и *S. schwerinii*. Меньшую площадь в районе исследований занимают песчаные пляжи и намывные конуса выноса вдоль берегов, озёрные террасы с шикшевыми тундрами и пустошами.

По вершинам и верхним частям хр. Рарыткин распространены щебнистые дриадовые, дриадово-разнотравные, лишайниковые и кустарничковые тундры, склоны хребта покрыты зарослями кедрового стланика и ольховника.

Обширная равнина к северу от оз. Красного на левобережье Анадыря занята кочкарными осоково-пушицевыми и кустарничковыми мохово-лишайниковыми тундрами, а также участками с осоковыми и сфагновыми болотами. Для этой территории также характерны

большие и малые озёра, в том числе зарастающие озера и протоки с лугами и ивняками по берегам.

Наконец, в небольшом (около 100 жителей) пос. Краснено, находящемся на восточном берегу озера, развит трансформированный антропогенный ландшафт. Он характеризуется обеднённой растительностью, включает жилые и хозяйственные постройки, грунтовые дороги, кучи мусора, свалки, стоящие у берега плавсредства и т.п.

Видовые очерки

1. Краснозобая гагара (*Gavia stellata*). Пары были обычны на р. Берёзовой 16–18.06. Останки взрослой птицы найдены на острове на Анадыре в 40 км выше Краснено.

2. Чернозобая гагара (*Gavia arctica*). Обычна на Анадыре и на озере, одиночные птицы и пары постоянно держались на протоке у Краснено. Самец добыт 1.07 на Анадыре у заброшенной д. Чекаево. Добытая птица определена как *G. a. viridigularis*, её масса составляла 3580 г, размах крыльев — 1210 мм.

3. Белошейная гагара (*Gavia pacifica*). Одна птица кормилась на Анадыре у Краснено 7.07. Л.А. Портенко (1939б) в августе-сентябре 1931 г. отметил две пары, одну в устье Танюрера, другую на озерке между горой Облачной и оз. Красным.

4. Белоклювая гагара (*Gavia adamsii*). Две птицы пролетели 22.06 над протокой у посёлка.

5. Серощёкая поганка (*Podiceps grisegena*). Нами не встречена. Л.А. Портенко (1939б) в августе 1931 г. нашёл взрослую птицу с птенцом на озерке в устье Танюрера.

6. Чёрная казарка (*Branta (bernicla) nigricans*). Одиночная особь отмечена в устье Сибиной, птица летела вниз по Анадырю 10.06 (определена с некоторыми сомнениями).

7. Белолобый гусь (*Anser albifrons frontalis*). Самый обычный вид гусей в районе исследований. Ежедневно наблюдали пары и одиночных птиц в окрестностях посёлка. Вид обнаружен во всех посещенных нами точках. С середины июня до начала июля отмечали стаи до 10 птиц на галечниках небольших рек и на островах Анадыря.

8. Пискулька (*Anser erythropus*). На р. Берёзовой, на галечнике 18.06 встречена пара пискулек; 24.06 одна пискулька и возможно ещё четыре держались на тундровом озере на левобережье Анадыря.

9. Гуменник (*Anser fabalis serrirostris*). У Краснено немногочислен. Пары и одиночные птицы иногда пролетали над посёлком. Оди-

ночный гусь пролетел над устьем Осиновой 10.06. На р. Берёзовой на 20 км реки 16.06 с галечников подняли порядка 10 птиц.

10. Лебедь-кликун (*Cygnus cygnus*). Одиночные птицы и пары изредка отмечали на оз. Красном 8, 10, 11, 12, 17–18, 24.06 и 1.07. На р. Берёзовой каждый день наблюдали одного–двух пролетающих лебедя. Пара кликунов держалась на тундровом озере на левобережье Анадыря 24.06.

11. Чирок-свистунок (*Anas crecca*). В окрестностях Краснено обычен или немногочислен, весь период исследований наблюдали пары и одиночных птицы на всех больших и малых стоячих водоёмах.

12. Клоктун (*Anas formosa*). На протоке у Краснено одиночный самец держался всё утро 15.06, наблюдали элементы токования перед самкой свистунка. Прежде вид был видимо более обычен, Л.А. Портенко (1939б) в начале августа 1931 г. у устья Танюрера добыл несколько птиц, в том числе молодых с сохранившимся пухом на голове.

13. Связь (*Anas penelope*). В окрестностях Краснено обычна или немногочисленна, пары и стайки мы наблюдали на большинстве больших и малых стоячих водоёмов. С 1.07 на Анадыре стали встречаться стаи размером до 40 птиц. Самка и 9 птенцов-пуховичков встречены 4.07 на улице в Краснено.

14. Американская связь (*Anas americana*). Самец отмечен в группе с двумя самцами обыкновенной связи на Анадыре у хр. Рарыткин 26.06. Кроме того, в разных точках окрестностей Краснено трижды отмечали самцов с фенотипом, указывающим на гибридное происхождение.

15. Шилохвость (*Anas acuta*). В окрестностях Краснено самый обычный вид уток: пары, стайки и одиночные птицы встречались на всех больших и малых водоёмах. Гнездо с кладкой из 7 слабо насиженных яиц собрано 7.06 в зарослях кедрового стланика в окрестностях Краснено.

16. Широконоска (*Anas clypeata*). Редка. Отмечено токование пары 9.06 на окраине Краснено. Две пары держались в устье Осиновой 10.06. Пара отмечена 24.06 на тундровом озере на левобережье Анадыря. Двух птиц наблюдали в стае шилохвостей у островов на Анадыре 1.07.

17. Хохлатая чернеть (*Aythya fuligula*). Редка. Статус неясен. В устье Могильного ручья 16.06 отмечена стайка из 5 птиц. Одиночного самца наблюдали на оз. Красном 18.06.

18. Морская чернеть (*Aythya marila*). В окрестностях Краснено один из самых обычных видов уток. Отмечали пары и стаи на всех больших и малых водоёмах, за исключением быстрых рек. На Анадыре, особенно в устьях средних рек, весь срок были нередки стаи размером до 50 птиц.

19. Каменушка (*Histrionicus histrionicus*). В окрестностях Краснено немногочисленна. Отдельные пары изредка встречались на протоке у посёлка. Каменушка обычна на небольших реках Берёзовая и Осиновая, где наблюдали пары и небольшие стайки. На Анадыре, у устья небольшого ручья, спускающегося с хр. Рарыткин, 26.06 добыт самец из стайки, состоящей из 2 самцов и 1 самки. В целом на правобережье Анадыря в окрестностях Краснено немало ручьев и речек, пригодных для гнездования каменушки, и встречи там пар этого вида в гнездовой сезон дают основание предполагать гнездование здесь этого вида. Таким образом, граница ареала каменушки проходит значительно ближе к Анадырю, чем это указано в последней региональной сводке (Кречмар, Кондратьев, 2006).

20. Морянка (*Clangula hyemalis*). В окрестностях Краснено многочисленна. Отдельные пары и маленькие стайки регулярно наблюдали на протоке у посёлка и озере. Несколько пар отметили на р. Берёзовой 17–18.06. Обычна в тундре на левобережье Анадыря, 24.06 на двух озёрах насчитали 19 птиц.

21. Гоголь (*Bucephala clangula*). В окрестностях Краснено обычен на небольших реках Берёзовая и Осиновая. Пары и одиночных птиц изредка наблюдали на озере и на Анадыре 10, 11, 12, 13–16, 17–18, 26.06 и 1–2.07. Гнездование отмечено 11.06 в пойменном тополе на р. Осиновой. Наблюдали, как самка залезла в дупло старого сухого тополя, вероятно, насиживать кладку, и не вылетела при выстукивании.

22. Американская синьга (*Melanitta americana*). В окрестностях Краснено один из самых обычных видов уток. Стаи и пары отмечали на оз. Красное, а также на Анадыре (особенно в устьях средних рек) и на его протоках. Весь срок были нередки стаи размером до 50 птиц. С 1.07 на Анадыре у посёлка наблюдали стаи из 200–400 птиц. В окрестностях посёлка в устье Могильного ручья ежедневно токовали пары, активное токование продолжалось до 20.06.

23. Горбоносый турпан (*Melanitta deglandi*). В окрестностях Краснено распространение и плотность этого вида схожи с таковыми американской синьги, однако крупных скоплений турпанов мы не наблюдали.

24. Луток (*Mergellus albellus*). Пару и одиночную самку наблюдали 10.06 в нижнем течении р. Осиновой.

25. Длинноносый крохаль (*Mergus serrator*). Весь июнь пары и стаи самцов держались на оз. Красном и на протоках. На р. Осиновой обычен, на Анадыре — редок.

26. Большой крохаль (*Mergus merganser*). В районе Красно-но редок. Пара отмечена у посёлка 15.06. Две пары наблюдали на р. Осиновой 10–12.06. На р. Берёзовой территориальные пары были обычны 17–18.06. Стая самцов из более чем 10 птиц держалась на Анадыре у мыса Телеграфного 26.06.

27. Зимняк (*Buteo lagopus*). Редок. Отдельных птиц наблюдали у посёлка и в окрестностях р. Берёзовой. Найдены два жилых гнезда. Гнездо и пара очень светлых птиц при нём обнаружены 10.06 в высокоствольном тополёво-чозениевом лесу в 2 км выше «базового» лагеря на р. Осиновой. Другое гнездо с кладкой из 3 яиц найдено 25.06 на скальном утёсе на берегу Анадыря ($64^{\circ}43'30.1''$ с.ш., $175^{\circ}09'17.3''$ в.д.); пара держалась у гнезда.

28. Орлан-белохвост (*Haliaeetus albicilla*). Одиночного молодого неполовозрелого орлана регулярно наблюдали у посёлка в начале июня. На р. Осиновой у устья встречены один молодой и один взрослый орлан, выше по течению — один взрослый. По сообщению А.А. Берёзкина, в прежние годы у орланов в нижнем течении Осиновой было гнездо. На р. Берёзовой 17–18.06 на 20 км реки насчитали три гнездовые постройки. Ещё одно жилое гнездо обнаружено на большом пойменном лугу (бывшая гарь) с отдельными крупными тополями у р. Берёзовой в 2 км выше «лесного» лагеря. Гнездо размещалось на сухом тополе на высоте 8 м, пара держалась у гнезда, в гнезде пищали птенцы.

29. Кречет (*Falco rusticolus*). Пара кречетов белой морфы и гнездо на тополе было найдено в пойме одной из рек. При осмотре птица находилась на гнезде, а вторая держалась неподалёку, и мы не стали тревожить птиц. При повторном посещении места в начале июля птицы у гнезда не обнаружены.

30. Сапсан (*Falco peregrinus*). Одиночную птицу наблюдали 10.06 в устье р. Осиновой.

31. Дербник (*Falco columbarius*). Всего три встречи одиночных птиц: самец отмечен 24.06 в тундре за Анадырем; одну особь наблюдали 25.06 в предгорьях хр. Рарыткин; одиночный дербник летал над р. Осиновой 2.07. Выводки Л.А. Портенко (1939б) находил в начале сентября 1931 г. у устья Танюрера и в районе горы Облачной.

32. Белая куропатка (*Lagopus lagopus*). В окрестностях Красноено повсеместно обычна. Встречалась нам везде, где были заросли кедрового стланика или ивняки. Две или три территориальных пары обитали прямо у посёлка. В начале июня в день встречали до 5 птиц. Самец добыт 26.06 в предгорьях хр. Рарыткин у берега Анадыря.

33. Тундряная куропатка (*Lagopus mutus*). В предгорьях хр. Рарыткин 25.06 нами найдены останки тундряной куропатки. Л.А. Портенко (1939б) в сентябре 1931 г. нашёл этот вид, обыкновенным в районе горы Облачной, у северо-западного берега оз. Красное.

34. Канадский журавль (*Grus canadensis*). В окрестностях Красноено из-за отсутствия поблизости больших открытых пространств немногочислен, обычен на озёрно-тундровых участках. Близ посёлка почти ежедневно отмечали пару. У тундрового озера на левобережье Анадыря 24.06 пара отводила от гнезда.

35. Бурокрылая ржанка (*Pluvialis fulva*). В окрестностях Красноено редка. Две птицы отмечены у посёлка 20.06 и одна в тундре между Красноено и р. Осиновой 1.07. Территориальный самец с наседными пятнами третьей стадии добыт 24.06 в пушицевой тундре на левобережье Анадыря, масса птицы 129 г.

36. Галстучник (*Charadrius hiaticula*). Обычен. Территориальные пары мы отмечали на галечниках малых рек (Осиновая, Берёзовая) и на песчаных островах на Анадыре.

37. Камнешарка (*Arenaria interpres*). Две птицы видели 7.06 на галечном берегу протоки Анадыря у поселка.

38. Фифи (*Tringa glareola*). В окрестностях пос. Красноено — самый обычный кулик. Выводки с маленькими пуховичками отмечали в Красноено с 27.06. Трёх маленьких пуховичков нам принесли 3.07; 2-7.07 в посёлке держались не менее пяти выводков.

39. Щёголь (*Tringa erythropus*). Одна волнующаяся птица отмечена 24.06 в аласной котловине у тундрового озера на левобережье Анадыря. Л.А. Портенко (1939а) отметил щёголя, как «нередкого на гнездовании» в окрестностях устья Танюера.

40. Сибирский пепельный улит (*Heteroscelus brevipes*). Пару отмечали у «базового» лагеря на р. Осиновой 11.06. Одиночный кулик волновался 25 и 26.06 в одном и том же месте на ручье в предгорьях хр. Рарыткин (64°41'01'' с.ш., 175°25'27'' в.д.).

41. Перевозчик (*Actitis hypoleucos*). Обычен в окрестностях Красноено. Пара птиц постоянно встречалась на берегу протоки в посёлке. Отмечен также на реках Осиновой и Берёзовой, где обычен. Изредка встречали их на Анадыре.

42. Мородунка (*Xenus cinereus*). Обычна в окрестностях Краснено. Две пары постоянно держались на берегу протоки в посёлке. Отмечена также на реках Осиновой и Берёзовой. На Берёзовой 17.06 найдены 2 гнезда с полными кладками: одно гнездо с сильно насиженной кладкой — в приречном низкорослом ивово-ольховом лесу у «нижнего» лагеря, другое — со слабо насиженной кладкой на краю старицы в молодом ольхово-чозениевом лесу, под валежиной, у «лесного» лагеря. Там же на р. Берёзовой 17.06 добыты два самца массой 57.5 и 69.5 г.

43. Плосконосый плавунчик (*Phalaropus fulicarius*). Скопление из более сотни плавающих среди тающих ледяных полей птиц отмечено в центре оз. Красное 16.06.

44. Круглоносый плавунчик (*Phalaropus lobatus*). В окрестностях Краснено немногочислен из-за отсутствия поблизости небольших водоёмов, на озёрно-тундровых участках обычен. Гнездо с полной, средне насиженной кладкой найдено 24.06 среди тальникового подроста у тундрового озера на левобережье Анадыря. В посёлке отмечены два выводка: самец с маленькими пуховичками 1.07 и самец и 2 птенца — 7.07.

45. Турухтан (*Philomachus pugnax*). В окрестностях Краснено это один из самых обычных куликов. Выводки с маленькими пуховичками находили в Краснено с 4.07 (отмечена самка и 3 пуховичка). К 7.07 в посёлке держались не менее двух выводков.

46. Песочник-красношейка (*Calidris ruficollis*). Нами не отмечен. В августе 1931 г. Л.А. Портенко (1939а) отмечал пролётные стайки куликов-красношеек в устье Танюрера и на берегах оз. Красного.

47. Белохвостый песочник (*Calidris temminckii*). В ближайших окрестностях Краснено немногочислен из-за отсутствия поблизости подходящих для гнездования участков. Пара постоянно держалась на берегу небольшого ручья в посёлке. На р. Берёзовой у «нижнего» лагеря, вероятно у гнезда, 17.06 отловлена самка с наседными пятнами третьей стадии (с отёчной кожей). Белохвостые песочники оказались обычны 1.07 на пойменных островах Анадыря в 40 км выше посёлка. Птицы токовали, один самец с наседными пятнами четвёртой стадии добыт.

48. Черnozобик (*Calidris alpina*). Три токующих самца отмечены в озёрной тундре на левобережье Анадыря 24.06, добыт один самец с наседными пятнами.

49. Дутыш (*Calidris melanotos*). Две самки (обе, по-видимому, от гнёзд) добыты в кочкарниковой пушицевой тундре на левобережье

Анадыря 24.06. Они имели наседные пятна третьей стадии с отёчной кожей, у одной самки обнаружены лопнувшие фолликулы в яичнике. Самки имели массу 61.5 и 68 г.

50. Бекас (*Gallinago gallinago*). В окрестностях Краснено обычен. Токующих самцов встречали повсеместно, токование продолжалось до 20-х чисел июня. В тундре на левобережье Анадыря 24.06 на 5 км маршрута отмечен только один токующий самец.

51. Азиатский бекас (*Gallinago stenura*). Только две регистрации токующих самцов, определены по характерному звуку. Одна птица 8.06 полетела с токовыми демонстрациями над кедрово-стланиковой и кустарниковой тундрой в окрестностях Краснено; ещё одна птица пролетела с редкими токовыми демонстрациями примерно над таким же участком на р. Осиновой 11.06.

52. Средний кроншнеп (*Numenius phaeopus*). В окрестностях Краснено обычен в тундрах везде, где есть куртины кедрового стланика. Территориальные пары обитали прямо у посёлка, где в начале июня учтены 4 пары. В тундре на левобережье Анадыря редок: 24.06 на 5 км маршрута отмечены две пары. Несколько пар видели 26.06 в тундре у предгорий хр. Рарыткин; на маршруте Краснено — Осиновая (7 км) 1–2.07 встречены четыре пары. Самец с наседными пятнами третьей стадии добыт 26.06, ещё один добыт 11.06 в тундре у р. Осиновой. Масса самцов составила, соответственно, 366 и 303 г.

53. Большой веретенник (*Limosa limosa*). Одна птица дважды протоковала в полёте утром 11.06 над поймой р. Осиновой в районе «базового» лагеря. Л.А. Портенко (1939а) в августе 1931 г. наблюдал трёх одиночных молодых больших веретенников в устье Танюера и на озерах с северо-западной стороны оз. Красного.

54. Малый веретенник (*Limosa lapponica*). По-видимому, гнездится в тундре на левобережье Анадыря. Одна птица отмечена в низовьях р. Берёзовая 18.06. В сильно увлажнённой пушицевой тундре на левобережье Анадыря на 5 км маршрута 24.06 отмечены две территориальные пары, примерно в 1 км одна от другой, и одиночный самец. Два самца добыты, один из самцов имел наседные пятна первой стадии. Масса самцов составила, соответственно, 237 и 257 г.

55. Американский бекасовидный веретенник (*Limnodromus scolopaceus*). Отмечали его в тундре на левобережье Анадыря 24.06. На заболоченных берегах большого озера насчитали примерно 10 пар. Ещё 2 пары держались на болоте неподалёку. Птицы токовали. Добыты две самки и самец. У самок в яичниках найдены лопнувшие фолликулы. Масса самок — 118.5 и 128 г, масса самца — 113.5 г.

56. Средний поморник (*Stercorarius pomarinus*). Отдыхающая на воде взрослая птица отмечена в центре оз. Красного 18.06.

57. Короткохвостый поморник (*Stercorarius parasiticus*). В ближайших окрестностях посёлка территориальных пар не отмечали, одна пара постоянно держалась среди чаек в посёлке, подбирая отходы. Вид явно избегает лесотундровых участков. Несколько территориальных пар наблюдали в кочкарниковой пушицевой тундре на левобережье Анадыря 24.06.

58. Длиннохвостый поморник (*Stercorarius longicaudus*). Встречается чаще, чем предыдущий вид. Территориальные пары наблюдали повсеместно как в левобережной тундре, так и на открытых тундровых участках среди кедрово-стланиковых зарослей. Одну волнующуюся пару обнаружили на вершине сопки на хр. Рарыткин. Гнёзд не найдено, но этот вид в районе исследований несомненно гнездится.

59. Озёрная чайка (*Larus ridibundus*). Дважды отмечали их на протоке у посёлка: одну птицу 6.06 и две 22.06.

60. Халей (*Larus heuglini vegae*). Обычный гнездящийся вид. Летующие птицы обычны у посёлка. Подбирают рыбы потроха за местным населением. Одинокое гнездо было найдено на кочке в центре небольшого болота в левобережной тундре 24.06. В гнезде было 2 сильно насиженных яйца. Гнездовая колония найдена 1.07 на острове на Анадыре в 40 км выше Краснено (64°45'08.0'' с.ш., 174°56'21.7'' в.д.). Остров песчаный, с небольшой порослью ив до 1.5 м высотой. Всего найдены 16 гнёзд и ещё примерно 40 пустых лунок. В гнёздах от 1 до 3 слабо насиженных яиц. Все гнездовые лунки располагались в основании ивовых кустов и были богато выстланы прошлогодней травой и ивовыми листьями. На острове найдены следы медведя и человека, так что ранние кладки, возможно, были разорены.

61. Бургомистр (*Larus hyperboreus*). Три летующих неполовозрелых молодых (в промежуточных летних нарядах) держались весь срок экспедиции в стае халеев в посёлке, подбирая рыбу и отбросы за рыбаками.

62. Сизая чайка (*Larus canus*). Немногочисленна, но встречалась повсеместно по рекам Берёзовой и Анадырь, везде возможно гнездование, но гнёзда не найдены. Пролётная стая из 30 особей отмечена над озером 15.06. После этой даты чайки стали отмечаться регулярно. Волновавшиеся сизые чайки обнаружены на р. Берёзовая (1 добыта) и на островах Анадыря в 40 км выше Краснено 1.07.

63. Речная крачка (*Sterna hirundo*). В окрестностях Краснено многочисленна, довольно обычны речные крачки были в низовьях малых рек Осиновая и Берёзовая, а также 1.07 на Анадыре, на пойменных островах в 40 км выше посёлка. В устье Берёзовой 16–18.06 наблюдали спаривание.

64. Полярная крачка (*Sterna paradisaea*). В окрестностях Краснено обычна, как и на пляжах малых рек Осиновая и Берёзовая, а также на Анадыре на песчаных пойменных островах в 40 км выше посёлка 1.07. У «нижнего» лагеря на Берёзовой на галечнике 16.06 найдено гнездо с кладкой из двух сильно насиженных яиц.

65. Обыкновенная кукушка (*Cuculus canorus*). На р. Берёзовая 17.06 и утром 18.06 четыре раза отмечали по голосу у «лесного» и «нижнего» лагерей (20 и 15 км от устья).

66. Глухая кукушка (*Cuculus (saturatus) optatus*). Встречается в тополёво-чозениевых лесах вдоль рек. На р. Осиновой от устья до «базового» лагеря насчитали не менее 5 самцов. На р. Берёзовая в районе «лесного» и «нижнего» лагерей 17.06 и утром 18.06 отмечено до 3 птиц. Один самец токовал у посёлка 16.06 в тундре среди зарослей кедрового стланика; два токующих самца обнаружены 1.07 в тальниках на пойменном острове на Анадыре, 40 км выше посёлка. На р. Берёзовой добыты самка рыжей морфы с лопнувшими фолликулами в яйцевом и самец серой морфы. Масса самца 119 г, самки 80 г.

67. Болотная сова (*Asio flammeus*). Обычна в окрестностях Краснено, охотящиеся птицы отмечены во всех посещённых точках. Регистривали от 1 до 3 птиц за экскурсию.

68. Бородатая неясыть (*Strix nebulosa*). Одиночная неясыть, спугивая уток, летала над водой в устье Осиновой поздно вечером 10.06.

69. Вертишейка (*Jynx torquilla*). Токующие птицы обнаружены в ивово-тополёвых лесах. Пять пар токовали 11–12.06 около «базового» лагеря на р. Осиновая. Не менее двух токующих птиц отмечены 17.06 и утром 18.06 недалеко от «лесного» лагеря на р. Берёзовой на большом пойменном лугу (бывшая гарь) с отдельными крупными тополями. Прежде на Анадыре вертишейку не находили. Считается, что восточная граница ареала проходит по бассейну Колымы (Иванчев, 2005а).

70. Желна (*Dryocopus martius*). По сообщению жителей пос. Краснено, в том числе и А.А. Берёзкина, регулярно встречается в приречных пойменных лесах в окрестностях оз. Красного. Восточные границы ареала по В.П. Иванчеву (2005б) проходят по Колым-

скому хр. и бассейнам рек Малый и Большой Анной, однако неоднократные наблюдения на верхнем Анадыре (Томкович, наст. сборник) свидетельствуют, что границы видового ареала следуют, видимо, проводить восточнее.

71. Большой пёстрый дятел (*Dendrocopos major kamtschaticus*). В период наших исследований был обычен или немногочислен в ивово-тополёвых приречных лесах. В районе «базового» лагеря на р. Осиновая 11.06 отмечены четыре птицы, из них добыта пара. У самки из добытой пары обнаружено яйцо в яйцевом без известковой оболочки, наиболее крупные фолликулы в яичнике составляли в диаметре 8, 6 и 4 мм. Несколько выше по реке 12.06 наблюдали ещё одного самца. Две территориальные пары регистрировались в высокоствольном пойменном лесу у «лесного» лагеря на р. Берёзовой 17 и 18.06. У добытой 17.06 самки в яйцевом было найдено яйцо в пергаментной оболочке. Важно отметить, что добытые птицы относились к подвиду *kamtschaticus*, обитающему на Камчатке. Бассейн Анадыря лежит вне пределов известного ареала вида (Бутьев, Фридман, 2005). Однако А.В. Кречмаром с соавторами (1991) описаны случаи многочисленных встреч больших пёстрых дятлов в 1975 г. на Среднем Анадыре, что, как предполагают авторы, было вызвано инвазией вида. Гнездование большого пёстрого дятла зарегистрировано также на верхнем Анадыре (Томкович, наст. сборник).

72. Трёхпалый дятел (*Picoides tridactylus*). В течение двух дней 17 и 18.06 пара отмечалась в пойменном лесу у «лесного» лагеря на р. Берёзовой. Самец постоянно издавал брачную дробь на сухом тополе. В этом же лесу 18.06 добыта самка, в увеличенном зернистом яичнике найдены 4 лопнувших фолликула.

73. Береговушка (*Riparia riparia*). Большая (не менее 100 гнезд) совместная с воронками колония найдена 11.06 на р. Осиновой, в глинистом обрыве. На р. Берёзовая гнездится по всем обрывам отдельными парами и небольшими, до 10 гнезд, колониями. Две–три пары гнездились в обрыве на Анадыре ниже Краснено (64°43'18.2" с.ш., 174°59'27.9" в.д.). Колония из примерно 10 жилых гнезд найдена 1.07 на Анадыре в 40 км выше Краснено, на острове в песчаном обрыве.

74. Деревенская ласточка (*Hirundo rustica*). Одна особь в Краснено снята Ю.А. Березкиным на видеокамеру 14.06, затем отмечалась нами 15–16.06. В том же году деревенские ласточки встречены нами и в другом районе Чукотки (Архипов и др., 2006).

75. Воронок (*Delichon (urbica) lagopoda*). Одиночная птица пыталась найти место для гнезда в поселке 6 и 10.06. По сообщению

местных жителей, в прежние годы гнездились. Воронки найдены в совместной колонии с береговушками на р. Осиновой в глинистом обрыве. Насчитали не менее 80 птиц, 11–12.06 отмечено пение и активное строительство гнёзд, 1–2.07 — насиживание; несколько птиц добыты.

76. Сибирский конёк (*Anthus gustavi*). Два территориальных самца пели у посёлка на лугах в устье Могильного ручья 9–23.06. На левобережье Анадыря по аласным котловинам с высокотравьем и зарослями ивы 24.06 мы насчитали не менее 10 поющих самцов. Одиночный поющий самец зарегистрирован 1.07 у зарастающей протоки на острове на Анадыре в 40 км выше Краснено.

77. Краснозобый конёк (*Anthus cervinus*). Одиночная птица в кочкарниковой тундре у р. Осиновой 12.06 (определён с некоторыми сомнениями). Л.А. Портенко (1939а) в августе 1931 г. отмечал краснозобых коньков у устья Танюрера и в июле одну гнездовую пару у «мыса Телеграфического» (Телеграфного?).

78. Гольцовый конёк (*Anthus rubescens*). Территориальные пары отмечены нами 25–26.06 на вершинах небольших сопок хр. Рарыткин ($64^{\circ}39'50''$ с.ш., $175^{\circ}26'04''$ в.д.). Добыт один самец.

79. Берингийская жёлтая трясогузка (*Motacilla tschutschensis*). Фоновый вид кустарниковых тундр и кедрово-стланиковых зарослей в районе Краснено. Найдены гнезда: кладка из 5 насиженных яиц 16.06 на берегу протоки у посёлка и кладка из 2 сильно насиженных яиц 24.06 в тундре на левобережье Анадыря.

80. Горная трясогузка (*Motacilla cinerea*). Обычна по берегам малых рек Осиновой и Берёзовой, где мы наблюдали поющих самцов и беспокоящиеся пары. Одиночный самец отмечен 6.06 в посёлке.

81. Белая трясогузка (*Motacilla alba*). Обычна. Территориальные самцы и беспокоящиеся пары встречались весь период исследований в посёлке и по берегам рек Анадыря, Осиновой и Берёзовой. На галечнике р. Берёзовая у «лесного» лагеря 17.06 добыты 2 самки. У одной из них в яйцеводе найдено яйцо в мягкой оболочке, самка имела насадное пятно четвёртой стадии с сухой, шелушащейся кожей, диаметр наибольшего фолликула в яичнике составил 10 мм. Другая самка имела развитое насадное пятно третьей стадии, в яичнике не менее 10 лопнувших фолликулов.

82. Сибирский жулан (*Lanius cristatus*). Немногочислен, но встречается повсеместно в окрестностях оз. Красного; видимо, гнездится, отмечены беспокоящиеся пары. В паутинную сеть в ивово-ольховых зарослях у посёлка 7.06 отловлена самка с зернистым яич-

ником, диаметр фолликулов до 2 мм. В районе «базового» лагеря на р. Осиновой 2.07 добыт самец, со стрекозой в клюве. Л.А. Портенко (1939а) в августе 1931 г. добыл молодую птицу из выводка, встреченного у оз. Красного.

83. Серый сорокопут (*Lanius excubitor*). Мы этот вид не встречали. Выводок серых сорокопутов найден Л.А. Портенко в августе 1931 г. в устье Танюера, в сентябре 1931 г. он наблюдал одиночную птицу у оз. Красного (1939а).

84. Сорока (*Pica pica*). В окрестностях Краснено обычна, но многочисленна. Севернее и южнее посёлка в приречных тальниках на берегу протоки найдены 2 жилых гнезда, одно из них в начале июня было разорено. Мы встречали сорок и вдали от посёлка. В низовьях Берёзовой в тальниках найдены два жилых гнезда. Несколько особей отмечены в пойменных ивниках и ольшаниках 1.07 во время поездки к островам вверх по Анадырю.

85. Кедровка (*Nucifraga caryocatactes*). Одна птица зарегистрирована по крику в пойменном тополельнике р. Берёзовой у «лесного» лагеря 17.06; ещё одна пролетала над р. Берёзовой 18.06 примерно в 15 км ниже от места первой встречи.

86. Восточная чёрная ворона (*Corvus (corone) orientalis*). Одиночная взрослая ворона держалась в пос. Краснено 21 и 22.06. Затем видимо улетела, так как в последующие дни не отмечалась. Нам удалось записать её крики.

87. Ворон (*Corvus corax*). Обычен, в окрестностях Краснено ежедневно отмечали по 2–6 птиц. Три гнезда найдены в приречных лесах. На р. Осиновой 11.06 найдено гнездо на тополе на высоте 10 м, взрослая птица сидела в гнезде. Ещё одно гнездо найдено 16.06 на р. Берёзовой, в устье в тальниках на молодой иве на высоте приблизительно 5 м, взрослая птица на гнезде. Третье гнездо с большими птенцами найдено 17.06 также на р. Берёзовой у «лесного» лагеря в лесу на тополе на высоте примерно 18 м.

88. Свиристель (*Bombycilla garrulus*). В разреженном тополёво-чозениевом лесу в районе «базового» лагеря на р. Осиновой 2.07 добыта самка из пары с наседным пятном четвёртой стадии с сухой, шелушащейся кожей. Самка, видимо, готовилась к повторной кладке. Максимальные фолликулы в яичнике достигали 7 мм в диаметре. Данная регистрация — самая восточная находка свиристелей на Анадыре и первая, указывающая на возможность размножения вида в регионе.

89. Сибирская завирушка (*Prunella montanella*). Редка, у посёлка в первой половине июня нами отмечены поющие самцы. Самец

отловлен 8.06 в паутинную сеть у посёлка. У «базового» лагеря на Осиновой ежедневно 10–12.06 наблюдали одну–две птицы, в том числе поющих самцов. Две-три птицы отмечены в «нижнем» лагере на р. Берёзовой 17.06.

90. Пятнистый сверчок (*Locustella lanceolata*). Один поющий самец отмечался на большом пойменном лугу у р. Берёзовой вечером 17.06 и утром 18.06. Песня записана.

91. Пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilus*). Фоновый вид кустарниковых тундр и кедрово-стланиковых зарослей в районе Краснено. Нами добыты 6 самок. У двух самок, добытых 7.06, обнаружены яйца в яйцеводе. У самки, собранной 16.06, в яйцеводе обнаружены фолликулы размером 6–10 мм. В тундре на левобережье Анадыря 24.06 найдены два гнезда: кладка из 7 насиженных яиц, и слабо насиженная кладка из 4 яиц. Оба гнезда находились на берегу озера среди кочкарниковой тундры с редкими кустами кедрового стланика.

92. Пеночка-галовка (*Phylloscopus borealis*). Немногочисленный вид ольховников на склонах сопок или по берегам рек в районе Краснено. Обычна или немногочисленна в приречных тополёвниках по малым рекам. Первые поющие самцы отмечены в ольховниках у посёлка 8.06.

93. Пеночка-зарничка (*Phylloscopus inornatus*). В течение двух дней 17–18.06 в пойменном тополёво-чозениевом лесу у «лесного» лагеря на р. Берёзовой регистрировали поющих самцов и беспокоящиеся пары. Два самца добыты.

94. Бурая пеночка (*Phylloscopus fuscatus*). Обычный или немногочисленный вид ольховых и кедрово-стланиковых зарослей в районе Краснено. Самка с фолликулами диаметром до 4 мм в яичнике и следами от лопнувших фолликулов добыта 26.06.

95. Восточная малая мухоловка (*Ficedula (parva) albicilla*). Немногочисленна в приречных тополёвниках по малым рекам. В разреженном тополёво-чозениевом лесу в районе «базового» лагеря на р. Осиновой отмечены 3 пары; из одной пары добыт самец. Самка, пойманная в паутинную сеть 16.06 в невысоких ивово-ольховых зарослях на окраине посёлка, имела увеличенный яичник с фолликулами диаметром до 8 мм. У самки, добытой в районе «лесного» лагеря в пойме р. Берёзовая 18.06, в яйцеводе обнаружено сформированное яйцо в пергаментной оболочке. Одиночная птица отмечена в тальниках на пойменных островах на Анадыре в 40 км выше посёлка 1.07.

96. Черноголовый чекан (*Saxicola torquata*). Редок, пара отмечена в кедрово-стланиковой тундре у посёлка. Не менее трёх пар

держались на лугах в долине Осиновой в районе «базового» лагеря 10–12.06, один самец пел на лугу в устье Осиновой.

97. Обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe*). Нами не отмечена. Две особи встречены Л.А. Портенко (1939а) в августе-сентябре 1931 г. в устье Танюрера и в сопках у оз. Красного.

98. Соловей-красношейка (*Luscinia calliope*). Фоновый вид кедрово-стланиковых зарослей и приречных тальников и особенно ольховников в районе Краснено. Единичен у озёр в тундре на левобережье Анадыря. Самка с увеличенным яичником и несформировавшимся (8 мм) желтком в яйцеводе поймана в паутинную сеть 7.06 на окраине посёлка в невысоких ивово-ольховых зарослях. Самцы сильно сократили песенную активность к 2.07.

99. Варакушка (*Luscinia svecica*). Нами не отмечена, Л.А. Портенко (1939а) приводит варакушку, как редкий гнездящийся вид для устья Танюрера.

100. Малый дрозд (*Catharus minimus*). Обычен в ивово-тополёвых лесах в поймах малых рек и по тальникам на островах на Анадыре в 40 км выше посёлка. У самки, добытой 17.06 в районе «лесного» лагеря в пойме р. Берёзовая, в увеличенном яичнике максимальные фолликулы достигали диаметра 5 мм.

101. Бурый дрозд (*Turdus eunomus*). Обычен или немногочислен в ивово-тополёвых приречных лесах, а также в тундре в высоких кедрово-стланиковых зарослях. В районе «базового» лагеря в пойме р. Осиновая 11 и 12.06 найдены 2 гнезда с сильно насиженными кладками, обе кладки содержали по 5 яиц. Одно гнездо располагалось на ветви кедрового стланика, другое — в центре рябинового куста. На опушке пойменного леса у «лесного» лагеря на р. Берёзовой 17.06 на молодой чозении найдено гнездо с сильно насиженной кладкой из 5 яиц. У хр. Рарыткин 26.06 добыт самец бурого дрозда, перья на груди которого были сильно испачканы соком прошлогодних ягод вороники (*Empetrum nigrum*).

102. Пухляк (*Parus montanus*). Обычен в ивово-тополёвых приречных лесах. В районе «базового» лагеря на р. Осиновая 11 и 12.06 учтены 5 или 6 пар, одна пара добыта. У добытой самки в яйцеводе обнаружено почти сформированное яйцо. В яичнике 3 лопнувших фолликула, что свидетельствует о начале откладки яиц. Семь поющих самцов учтены в пойменном лесу у «лесного» лагеря на р. Берёзовой 17–18.06.

103. Обыкновенный (якутский) поползень (*Sitta (europaea) arctica*). Пара отмечена в пойменном тополёво-чозениевом лесу у

«лесного» лагеря на р. Берёзовой 17.06. У добытой из пары самки обнаружено наседное пятно четвертой стадии и лопнувшие фолликулы в яичнике.

104. Домовый воробей (*Passer domesticus*). В старой части посёлка со старыми деревянными домами постоянно держалась пара воробьев. По сообщению местных жителей, до реконструкции посёлка, прошедшей в 2005 г., численность воробьёв была выше.

105. Юрок (*Fringilla montifringilla*). Обычен в ивово-тополёвых лесах в поймах малых рек и по тальникам на островах на Анадыре в 40 км выше посёлка. У самки, добытой 11.06 в районе «базового» лагеря в пойме р. Осиновая, в увеличенном яичнике найдены лопнувшие фолликулы, что свидетельствует о начале откладки яиц, однако наседное пятно было не развито. У другой самки, добытой там же 2.07, обнаружено наседное пятно четвёртой стадии с сухой, шелушащейся кожей, а в яичнике — не менее 5 лопнувших фолликулов. Гнездо с насиживающей самкой найдено 18.06 на чозении в пойменном лесу у «лесного» лагеря на р. Берёзовой.

106. Обыкновенная чечётка (*Acanthis flammea*). Одна птица поймана в паутинную сеть на окраине посёлка в невысоких ивово-ольховых зарослях. Неоднократно отмечали её в ивово-тополевых лесах в поймах малых рек. Гнездо с кладкой из 3 слабо насиженных яиц найдено 17.06 на чозении в пойменном лесу у «лесного» лагеря на р. Берёзовой. Около гнезда отмечено спаривание.

107. Пепельная чечётка (*Acanthis hornemann*). Обычна или многочисленна в кедрово-стланиковой тундре, немногочисленна в пушицевой тундре. На ветви кедрового стланика 15.06 найдено гнездо с 5 сильно насиженными яйцами.

108. Обыкновенная чечевица (*Carpodacus erythrinus*). В окрестностях Краснено встречается повсеместно, но с небольшой численностью. Самцы активно пели весь июнь, после 2.07 песен не отмечали. У единственной добытой у посёлка самки 16.06 был увеличенный яичник с фолликулами до 3 мм, наседное пятно отсутствовало.

109. Щур (*Pinicola enucleator*). Обычный вид кедрово-стланиковых зарослей в районе Краснено. В начале июня у добытых птиц в пищевode находили ядра кедровых орешков прошлогоднего урожая. У всех пяти добытых самок отмечены наседные пятна, у двух самок, добытых 8 и 26.06, обнаружены сформированные яйца в яйцеводах.

110. Обыкновенный снегирь (*Pyrrhula pyrrhula*). По сообщению А.А. Берёзкина, снегيري в последние годы неоднократно встре-

чались в пос. Краснено во время зимних кочёвок. В устном описании были упомянуты розовое брюшко и чёрная шапочка на голове. Л.А. Портенко (1939а) наблюдал пару снегирей на протоке Анадыря между устьем Танюрера и оз. Красным, однако сомневался в определении и не включил список снегирей в список птиц Анадырского края. Ближайшие известные места гнездования — долины Корякского нагорья (Кищинский, 1980)

111. Полярная овсянка (*Schoeniclus pallasii*). Обычна или немногочисленна в разреженной кедрово-стланиковой пушицевой тундре, а также в кустарниковой тундре. Пары и поющих самцов отмечали повсеместно, за исключением пойменных лесов. В окрестностях Краснено добыты 5 самок, у всех был развитый зернистый яичник. У самки, добытой у посёлка 8.06, максимальные фолликулы в яичнике имели диаметр от 2 до 5 мм.

112. Овсянка-ремез (*Ocyris rusticus*). Найдена только в пойменном тополёво-чозениевых рощах у «лесного» лагеря на р. Берёзовой, где 17 и 18.06 учтены не менее 10 поющих самцов. Там же 18.06 у опушки высокоствольного чозениевого леса на высокотравной поляне у реки на земле найдено гнездо с кладкой из 5 слабо насиженных яиц.

113. Овсянка-крошка (*Ocyris pusillus*). Обычна в кедрово-стланиковой тундре и пойменных лесах, немногочисленна в пушицевой тундре. В пойменных лесах р. Берёзовой 17–18.06 найдены 4 гнезда с кладками из 3, 5, 5 и 7 яиц, все кладки слабо насиженные. Первый слётот отмечен в тундре 1.07.

114. Дубровник (*Ocyris aureolus*). Мы наблюдали территориальных поющих самцов на вейниковых лугах в поймах рек Осиновой и Берёзовой. Два самца пели 11–12.06 на закустаренном пойменном лугу на р. Осиновой; до 10 самцов держались на большом пойменном лугу (бывшая гарь) у р. Берёзовой вечером 17.06 и утром 18.06.

115. Лапландский подорожник (*Calcarius lapponicus*). В окрестностях Краснено немногочислен из-за отсутствия поблизости больших открытых пространств. Отмечали его только на озёрно-тундровых участках с пушицевой тундрой на левобережье Анадыря 24.06: встречены несколько (5–7) птиц на 5 км маршрута.

Заключение

В 2006 г. в окрестностях оз. Красного нами отмечены 108 видов, 2 вида мы включили в список местных птиц на основании опрощенных сведений. Ещё 5 видов были зарегистрированы Л.А. Портенко в 1931 г., эти виды вполне могут быть встречены на указанной тер-

ритории и в настоящее время. Таким образом, список видов птиц окрестностей оз. Красного составляет 115 видов. Несомненно, что при дальнейших исследованиях список будет пополняться, особенно за счёт регистраций мигрантов.

Благодаря разнообразию местообитаний и наличию краевых лесных сообществ нам удалось зарегистрировать ряд видов, которые прежде не были отмечены так далеко к северо-востоку, либо для которых имелись отдельные регистрации птиц, однако не было информации о гнездовании. Такими видами, прежде всего, являются гоголь, обыкновенная кукушка, вертишейка, большой пёстрый дятел, трёхпалый дятел, горная трясогузка, кедровка, свиристель, пятнистый сверчок, пеночка-зарничка, пухляк, обыкновенный поползень, шур и дубровник. Из них вертишейка впервые отмечена в бассейне Анадыря. Ещё два вида, которые встречены за северо-восточной границей известного ареала, — желна и снегирь — отмечены в Краснонено местными жителями. Для гоголя, большого пёстрого дятла, трёхпалого дятла, пухляка, шура доказано гнездование, с высокой степенью вероятности гнездящимися также являются горная трясогузка, свиристель, пеночка-зарничка и обыкновенный поползень. Желна и снегирь отмечены на кочёвках. Статус остальных видов остался невыясненным. Кроме того, доказано гнездование восточной малой мухоловки, юрка и овсянки-ремеза, северо-восточнее на гнездовании они найдены только в бассейне Канчалана (Кищинский и др., 1983; Якушев, 2007). Нами также зарегистрированы залёты деревенской ласточки и восточной чёрной вороны.

С другой стороны, отмечены виды, у которых в районе оз. Красного проходит южная или юго-западная граница ареала: белоклювая гагара, дутыш, малый веретенник. Гнездование доказано для дутыша, гнездование в районе исследований малого веретенника представляется весьма вероятным.

Благодарности

Полевые исследования на юге Чукотки проводились Зоологическим музеем МГУ совместно с Арктической экспедицией ИПЭЭ РАН. Финансирование работ в 2006 г. частично осуществлялось за счёт средств Арктической экспедиции ИПЭЭ РАН, частично — за счёт средств музея Бурка (Burke Museum, University of Washington, Seattle, USA) в рамках международного проекта «Изучение межконтинентальной генетической дифференциации популяций широкоареальных птиц Евразии и Северной Америки».

Мы искренне благодарим начальника Арктической экспедиции ИПЭЭ РАН Е.Е. Сыроечковского-младшего за поддержку наших полевых исследований.

Особую благодарность мы выражаем всем жителям пос. Красно-но и отдельно главе администрации посёлка Анатолию Алексеевичу Берёзкину за внимание к нашим исследованиям, за помощь в организации и участие в полевых выездах, а также Наталье Владимировне Рутькай — за гостеприимство.

Список литературы

- Архипов В.Ю., Коблик Е.А., Редькин Я.А. 2006. Некоторые орнитологические наблюдения на южной Чукотке в 2006 году // Рус. орнитол. журн. Экспресс-вып. № 333. С. 957–958.
- Архипов В.Ю., Коблик Е.А., Редькин Я.А., Кондрашов Ф.А. 2007. Условия размножения птиц в Арктике, 2006 г.: оз. Красное, Анадырский район, Чукотка, Россия // М.Ю. Соловьёв, П.С. Томкович (сост.) / Птицы Арктики: информ. бюл. № 9. С. 27.
- Беликович А.В., Галанин А.В., Афонина О.М., Макарова И.И. 2006. Растительный мир особо охраняемых территорий Чукотки. Владивосток: БСИ ДВО РАН. 260 с.
- Бутьев В.Т., Фридман В.С. 2005. Большой пёстрый дятел *Dendrocopos major* (Linnaeus, 1758) // Птицы России и сопредельных регионов: Совообразные — Дятлообразные. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 328–353.
- Вепринцев Б.Н., Вепринцева О.Д., Рябицев В.К., Дмитренко М.Г., Букреев С.А., Гашков С.И. (сост.) 2007. Голоса птиц России. Часть 1: Европейская Россия, Урал и Западная Сибирь: Звуковой справочник-определитель. МРЗ-CD. Екатеринбург: изд-во Уральского ун-та.
- Виноградова Н.В., Дольник В.Р., Ефремов В.Д., Паевский В.А. 1976. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. Справочник. М.: Наука. 191 с.
- Иванчев В.П. 2005а. Вертишейка *Jynx torquilla* // Птицы России и сопредельных регионов: Совообразные — Дятлообразные. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 284–297.
- Иванчев В.П. 2005б. Желна *Dryocopus martius* (Linnaeus, 1758) // Птицы России и сопредельных регионов: Совообразные — Дятлообразные. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 318–327.
- Кищинский А.А. 1980. Птицы Корякского нагорья. М.: Наука. 336 с.
- Кищинский А.А., Томкович П.С., Флинт В.Е. 1983. Птицы бассейна

- Канчалана (Чукотский национальный округ) // Распространение и систематика птиц. Сб. тр. Зоол. муз. МГУ, т. 21. С. 3–76.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. 2006. Список птиц Российской Федерации. М.: Т-во научных изданий КМК. 287 с.
- Кречмар А.В., Андреев А.В., Кондратьев А.Я. 1991. Птицы северных равнин. Л.: Наука: 228 с.
- Кречмар А.В., Кондратьев А.В. 2006. Пластинчатоклювые птицы Северо-Востока Азии. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 456 с.
- Портенко Л.А. 1939а. Фауна Анадырского края. Птицы. Часть I. // Тр. Научно-исслед. ин-та полярного земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. Серия «Промысловое хозяйство», вып. 5. Л.: изд-во Главсевморпути. 211 с.
- Портенко Л.А. 1939б. Фауна Анадырского края. Птицы. Часть II. // Тр. Научно-исслед. ин-та полярного земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. Серия «Промысловое хозяйство», вып. 6. Л.: изд-во Главсевморпути. 198 с.
- Томкович П.С. 2008. Птицы верхнего течения р. Анадырь (Чукотка) // (наст. сборник)
- Хохряков А.П. 1985. Флора Магаданской области. М.: Наука. 398 с.
- Якушев Н.Н. 2007. Условия размножения птиц в Арктике, 2006 г.: Река Канчалан, Анадырский район, Чукотка // Сост. М.Ю. Соловьёв, П.С. Томкович / Птицы Арктики: информ. бюл. № 9. С. 25–26.

**СТРОЕНИЕ ТВЁРДОГО НЁБА ПОЛЁВОЧЬИХ
(RODENTIA: ARVICOLINAE)
С ЗАМЕЧАНИЯМИ ПО
СИСТЕМАТИКЕ И НОМЕНКЛАТУРЕ**

А. А. Поздняков

Институт систематики и экологии животных СО РАН

e-mail: mammal@eco.nsc.ru

**The bony palate morphology in Arvicolinae
(Rodentia: Cricetidae), with comments on
taxonomy and nomenclature**

A. A. Pozdnyakov

Institute of of Animal Systematics and Ecology

Siberian Branch of RAS

Analysis of the palate morphology of muroid rodents indicates that most of the species are characterized by absence of postpalatine and parapterigoid fossae. Derived traits are characterized by different degree of reduction of pterigoid and palatine bones, with formation of postpalatine and parapterigoid fossae. The arvicolines are characterized by two types of the bony palate: “microtoid” и “clethrionomyiod”, which are distinguished by degree of reduction of those bones. A version of arvicoline classification is represented, which takes into account this trait. It is shown that the name *Cseria* Kretzoi, 1959 is to be regard as a junior synonym of *Promimomys* Kretzoi, 1955, and the name *Cromeromys* Zazhigin, 1980 is to be regard as a junior synonym of *Microtomys* Mehely, 1914. Known morphological differential traits are shown to be insufficient for clear-cut description of supergeneric taxa in Arvicolinae, which makes them just fuzzily recognizable. Several classifications differing in some details could be compatible with such a morphological pattern.

A new classification of suprageneric groups is suggested. A new subtribe *Mimomyina* Pozdnyakov, subtrib. nov.

(= Phenacomyini Zagorodnjuk, 1990 = Phenacomyini Martin, 2003, both nomina nuda) is described to include the vole genera with rooted molars with cementum, namely *Mimomys*, *Pusillomimus*, *Pitymimomys*, *Kislangia*, *Microtomys*, *Phenacomys*, *Arborimus*.

Строению поверхности твёрдого нёба полёвочьих часто придается высокий таксономический вес (Miller, 1896; Hinton, 1926; Огнев, 1948; Громов, Поляков, 1977; Зажигин, 1980), однако эта морфологическая структура ещё плохо исследована. Так, С.И. Огнев (1948, с. 385), следуя традиционным взглядам (Miller, 1896; Hinton, 1926), выделил два варианта в строении костного нёба: «Большое значение в систематике Microtinae имеют форма и строение костного нёба. У некоторых родов костное нёбо в его заднем отделе имеет облик поперечно расположенного мостика с глубокой ямкой позади этого мостика (например, у *Clethrionomys*, *Lemmus*, *Prometheomys*). У других от задней стенки костного нёба назад выступает срединный покатый край нёба (*protuberantia marginalis descendens*), к которому снизу же подходит продольное возвышение (*nasale spine*, по терминологии Хинтона), разделяющее задненёбную ямку на две заднебоковые ямки (*postero-lateral pit*, или *postpalatine fossa* английских авторов)».

Однако позже типология строения заднего края твёрдого нёба усложнилась: «1. Тип *Clethrionomys–Alticola*: тонкая горизонтальная пластинка нёбной кости резко нависает над хоанальными отверстиями и задними частями вертикальных пластинок (пирамидальными отростками). 2. Тип *Microtus–Arvicola*: горизонтальная пластинка нёбной кости плавно соединяется с внутренними краями пирамидальных отростков, на которых имеются хорошо выраженные ямки, разделенные продольным возвышением — костным мостом. Однако этот мост выражен в разной степени не только в разных родах (*Arvicola*, *Lagurus*, *Eolagurus*), но и в под родах *Microtus*. 3. Тип *Dinaromys* (*D. bogdanovi* Martino): горизонтальная пластинка нёбной кости толстая, нависает над хоанальными отверстиями не так резко, как у *Clethrionomys* и *Alticola*, но плавного соединения с пирамидальными отростками и костного моста между задненёбными ямками не образует» (Зажигин, 1980, с. 83).

Как видно из приведенной цитаты, различия между третьим и первым типом несущественны по сравнению со вторым и его введением, видимо, понадобилось для того, чтобы вывести первый и второй типы из некоего промежуточного между ними: «Эволюционно

меняется также и форма заднего края твёрдого нёба. Обнаружить зависимость эволюции нёбной кости с увеличением гипсодонтности пока не представляется возможным, так как даже у современных некорнезубых полёвок форма заднего края нёбной кости бывает различной (*Microtus*, *Alticola*). Эволюция твёрдого нёба мимомисных полёвок достаточно подробно не изучена. Однако ясно, что из мимомисного типа сформировался тип твёрдого нёба некорнезубых форм триб *Microtini* и *Lagurini*» (Зажигин, 1980, с. 85). К сожалению, работы, в которых достаточно подробно анализировалась бы данная структура, причём в сравнении с характером строения твёрдого нёба в других группах мышевидных грызунов, практически отсутствуют, поэтому введение промежуточного типа, предполагаемого в качестве исходного для остальных двух, является спорным.

Целью настоящей работы является описание поверхности твёрдого нёба полёвочьих с привлечением литературных данных по строению этого признака у хомякообразных грызунов, оценка его таксономического значения, а также совершенствование классификации полёвочьих с учетом полученных данных.

Строение твёрдого нёба хомякообразных грызунов

Поверхность твёрдого нёба большинства мышевидных грызунов прободена задненёбными отверстиями; у особой некоторых видов выражены нёбные желобки; нёбные ямки отсутствуют, также отсутствуют боковые птеригоидные ямки (рис. 1а). Таким типом поверхности твёрдого нёба характеризуются хомяковые подсемейств *Cricetopinae*, *Calomyscinae* и *Cricetinae*, а также большинство родов хомяковых подсемейства *Sigmodontinae* (Godwin, 1961; Воронцов, 1982; Hinojosa et al., 1987; Anderson, Olds, 1989; Carrasco, Wahlert, 1999; Emmons, 1999; Voss et al., 2002; Bradley et al., 2004; D'Elia, Pardinias, 2004; Pardinias et al., 2005). Но у некоторых неарктических хомяковых, относящихся к трибам *Oryzomyini*, *Phyllotini*, *Sigmodontini* имеются нёбные ямки разной степени развития (Воронцов, 1982; Carleton, Musser, 1989; Voss, 1991; Voss, Carleton, 1993; Musser et al., 1998; Anderson, Yates, 2000; Bonvicino et al., 2003; Gomez-Laverde et al., 2004; Emmons, Patton, 2005), хотя и не достигающие такой дифференциации, как у полёвочьих.

Учитывая, что по различным данным (Chaline, Mein, 1979; Robinson et al., 1997; Martin et al., 2000; Norris et al., 2004; Steppan et al., 2004) полёвочьи наиболее близки к хомяковым подсемейства *Cricetinae*, наиболее правдоподобно утверждение, что для крицетидных

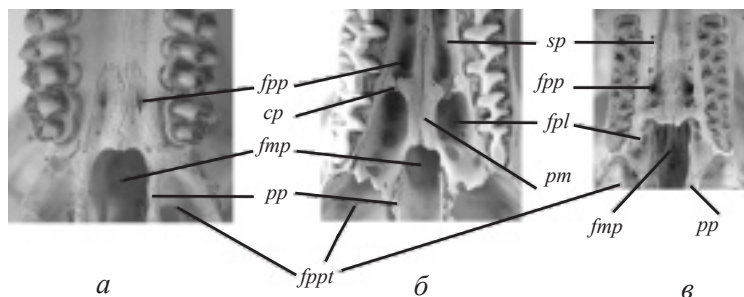


Рис. 1. Строение поверхности твёрдого нёба хомяковых: *а* — *Cricetus cricetus* СЗМ 20778; *б* — *Eolagurus luteus* СЗМ 21205; *в* — *Alticola tuvinicus* СЗМ 30135. Обозначения: *cp* — перемычка между небным желобком и боковой нёбной ямкой; *fmp* — fossa mesopterygoidea; *fpl* — fossa palatina lateralis; *fpp* — foramen palatinum posterior; *fppt* — fossa parapterygoidea; *pm* — protuberantia marginalis descendens; *pp* — processus pterygoideus; *sp* — нёбный желобок.

Fig. 1. Morphology of the cricetid bony palate: *a* — *Cricetus cricetus* СЗМ 20778; *б* — *Eolagurus luteus* СЗМ 21205; *в* — *Alticola tuvinicus* СЗМ 30135. Abbreviations: *cp* — a bridgelet between palate groove and lateral palate fossa; *fmp* — fossa mesopterygoidea; *fpl* — fossa palatina lateralis; *fpp* — foramen palatinum posterior; *fppt* — fossa parapterygoidea; *pm* — protuberantia marginalis descendens; *pp* — processus pterygoideus; *sp* — palate groove.

грызунов примитивной является почти плоская поверхность твёрдого нёба, с плохо выраженными нёбными желобками, начинающимися от задненёбных отверстий, и отсутствующими нёбными и боковыми пteryгоидными ямками. Такое состояние сохранилось также у большинства родов мышеобразных грызунов (Аргиропуло, 1940; Musser, 1981a,b; Musser, Newcomb, 1983; Musser, Heaney, 1992; Lopez-Martinez et al., 1998; Chimimba et al., 1999; Musser et al., 2005; Rickart et al., 2005; Carleton, Goodman, 2007). Производные состояния данного признака обусловлены редукцией пteryгоида и нёбной кости с образованием боковых пteryгоидных и нёбных ямок. Эта редукция наиболее сильно выражена у полёвочьих. С этой же точки зрения для полёвочьих исходным является «микротусный» тип строения нёбной поверхности как наименее редуцированный.

Наиболее сложное строение поверхности твёрдого нёба имеют полёвки родов *Lagurus* Gloger, *Microtus* s. lato, *Arvicola* Lacépède и некоторых других, которое можно обозначить как «микротус-

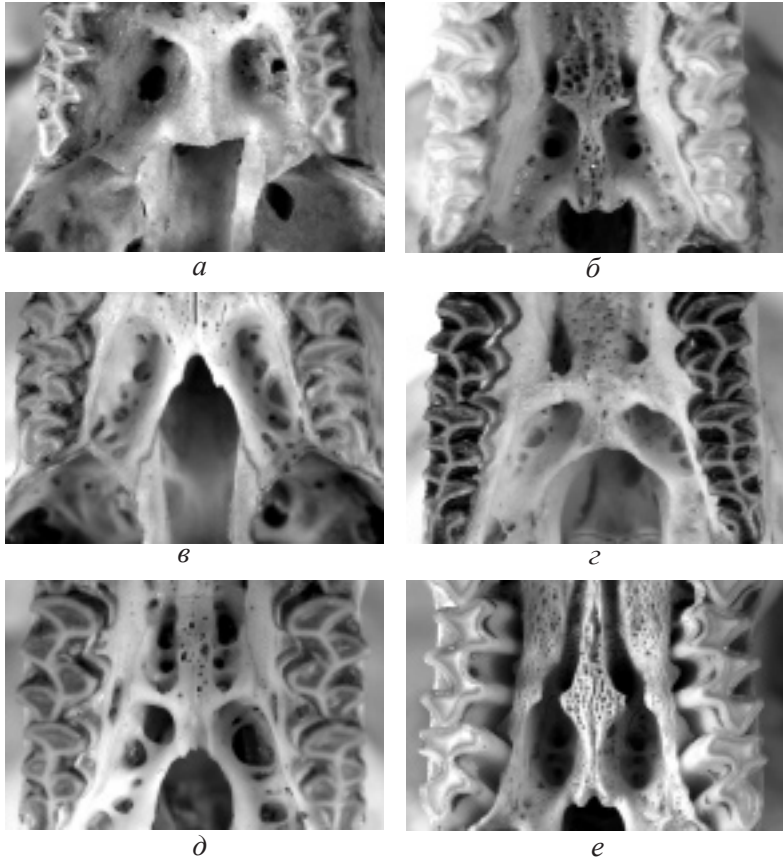


Рис. 2. Строение твёрдого нёба полевок с «микротусным» типом:

Fig 2. Morphology of the vole palate of the «Microtus» type:

a — *Lagurus lagurus* СЗМ 21169, *б* — *Lasiopodomys brandti* СЗМ 50939, *в* — *Microtus maximowiczi* СЗМ 15918, *г* — *Chionomys roberti* СЗМ 51667, *д* — *Arvicola terrestris* СЗМ 37387, *е* — *Afganomys fuscocapillus* СЗМ 42179.

ный» тип. В этом случае можно выделить следующие структуры (рис. 1б): парный нёбный желобок, у большинства полёвок начинающийся от задненёбных отверстий; желобки отделяются перемычкой от боковых нёбных ямок *fossa palatina lateralis*; нёбные ямки спереди соединены между собой срединным выступом *protuberantia marginalis descendens*, а медиально сзади контактируют

с птеригоидным отростком *processus pterygoideus*; птеригоидные отростки разделяют межптеригоидную ямку *fossa mesopterygoidea*, расположенную между ними, от боковых птеригоидных ямок *fossa parapterygoidea* (*fossa pterygoidea lateralis*), расположенных латерально от них.

Наиболее полный вариант исходного состояния этого признака сохранился у лагурин (рис. 1б, 2а). У собственно арвиколин (*Lasiopodomys* Lataste, *Microtus* Schrank, *Chionomys* Miller) срединный выступ имеет разную длину (рис. 2б–г), причём различия в его длине отмечаются в пределах внутривидовой изменчивости. У водяной полёвки *Arvicola* Lacerpede, в сравнении с полёвками родов *Lagurus* Gloger, *Eolagurus* Argyropulo, *Lasiopodomys* Lataste, *Microtus* Schrank, редукция срединного выступа выражена ещё сильнее (рис. 2д). Короткий срединный выступ характерен также для болотного лемминга *Synaptomys* Baird (Linzey, 1983). У афганской слепушонки *Afganomys* Topachevski проявляется тенденция к углублению нёбных ямок и их слиянию с нёбными желобками путем редукции костной перемычки (рис. 2е).

У полёвок с «клетриономисным» типом твёрдого нёба срединный выступ редуцирован так, что боковые нёбные ямки медиально открываются в межптеригоидную ямку (рис. 1в), так что фактически образуется одна задненёбная ямка (Огнев, 1948). Однако редукция срединного выступа у большинства родов полёвочьих с «клетриономисным» типом является неполной, т.е. нижняя поверхность заднего края твёрдого нёба заканчивается не прямой линией, а посередине имеется вырост, причём у некоторых видов довольно далеко простирающийся назад (рис. 3а–д). У лесных полёвок *Myodes* Pallas этот вырост ярче выражен в подроде *Craseomys* (рис. 3е), тогда как в номинальном подроде задний край твёрдого нёба более выпрямлен (рис. 3ж). нёбная кость сильно редуцирована у полёвок рода *Prothemomys* Satunin (рис. 3з).

Для установления поляризации трансформационной серии данного признака очень желательно привлечение палеонтологических данных. Однако остатки ископаемых полёвок представлены главным образом зубами; костный материал, особенно из более древних отложений, встречается крайне редко. Понятно, что особый интерес представляют остатки полёвок, предположительно ведущих к современным формам.

Большинство европейских «мимомисных» полёвок с сохранившимся черепом характеризуется «микротусным» типом строения

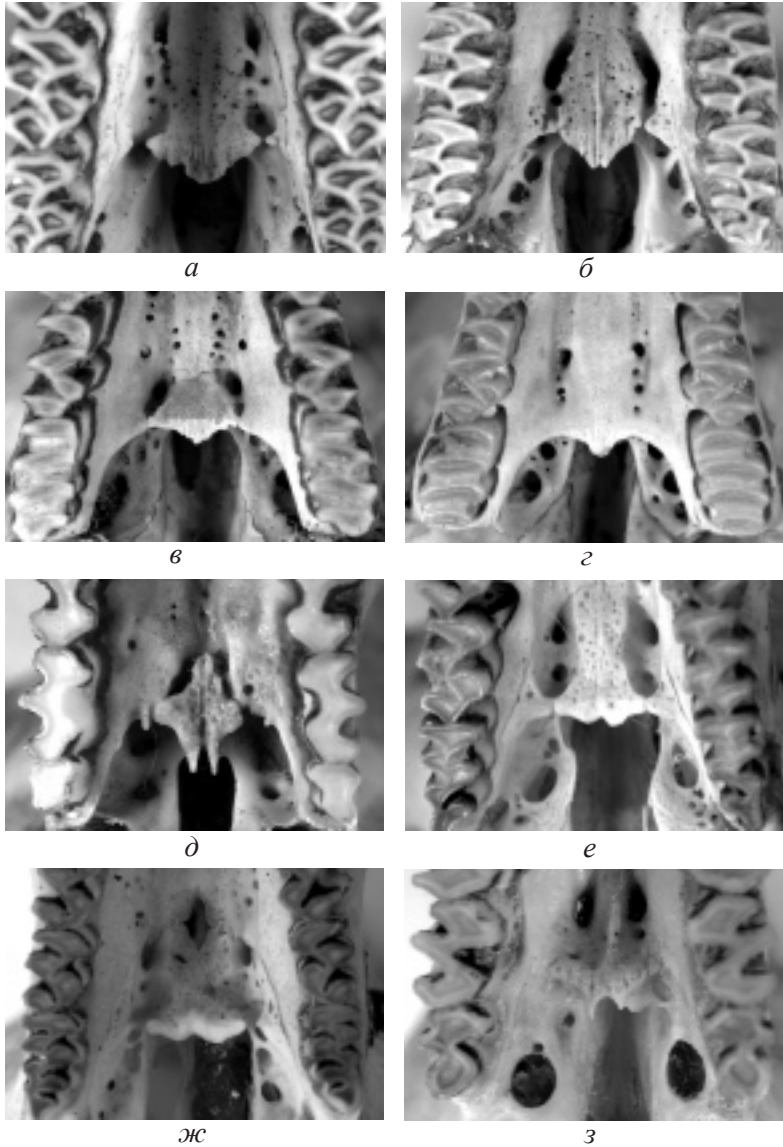


Рис. 3. Строение твёрдого нёба полевок с «клетриономисным» типом:

Fig. 3. Morphology of the vole palate of the «Clethrionomys» type:

a — *Ondatra zibethicus* СЗМ 20975, *б* — *Dicrostonyx torquatus* СЗМ 11091,
в — *Lemmus sibiricus* СЗМ 47806, *г* — *Myopus schisticolor* СЗМ 47298, *д* —

твёрдого нёба. Это касается *Mimomys polonicus* (Kowalski, 1960a, рис. 21, 2), *M. pliocaenicus* F. Major из Беременда (Громов, Поляков, 1977), *M. intermedius* Newton (Hinton, 1926, табл. XIV, рис. 1), рода *Microtomys* (Mehely, 1914; Зажигин, 1980). Но экземпляр с неопределённым таксономическим статусом (*Dolomys hungaricus* Kormos или *Mimomys cf. stehlini* Kormos) характеризуется «клетриономисным» типом нёба (Kowalski, 1960b, рис. 63, 2). По современным представлениям его относят к роду *Pliomys* Mehely (Tesakov, 2005).

Азиатские «мимомисные» полёвки гораздо хуже изучены; последняя ревизия была проведена свыше двадцати лет назад (Zheng, Li, 1986). На рисунке полёвки рода «*Villanyia*» из Бетеке (Западная Сибирь) видно, что задний край у этого экземпляра обломан (Зажигин, 1980, рис. 15d), но даже по такому фрагменту выявляется «микротусный» тип нёба, что отмечает сам В.С. Зажигин, который также сближает его по данному признаку с *Eo-lagurus*. Полёвка из местонахождения Шамар, определенная как *Villanyia* ex gr. *chinensis*, характеризуется «клетриономисным» типом (Зажигин, 1980, рис. 15e), однако таксономическое положение этого таксона неясно. Так, по морфологии зубов отмечается большее сходство этого таксона с полёвками рода *Myodes*, чем *Borsodia* (Zhang, 2004). Также с этим таксоном сходна *Alticola simplicidentata* Zheng et Cai из плейстоценовых отложений провинции Хэбэй (Zheng, Cai, 1991). Вполне возможно, что этот таксон представляет собой переходную ступень от рода *Pliomys* к роду *Alticola*. Также экземпляр из местонахождения Шамар (Северная Монголия), определенный как *Mimomys* ex gr. *hintoni-coelodus*, характеризуется скорее «клетриономисным» типом, причём этот признак обнаруживает варибельность (Зажигин, 1980, рис. 15a), однако, как уже говорилось, материал требует ревизии.

Итак, имеющийся палеонтологический материал не позволяет выделить вариант, промежуточный между «микротусным» и «клетриономисным», т.е. «плиомисный» тип. Так как изменчивость данного признака достаточно велика, то при большом желании ряд состояний внутри каждого типа можно разделить ещё на несколько подтипов, например, в первом типе выделить «лагурусный» и «арвикольный». Однако если в качестве основного признака, выделяющего разные

Ellobius talpinus СЗМ 57238, e — *Myodes rufocanus* СЗМ 81258, ж — *M. rutilus* СЗМ 44450, з — *Prometheomys schaposchnikovi* СЗМ 1880.

типы, принять наличие срединного выступа, разделяющего боковые нёбные ямки хотя бы на небольшом участке, то придется согласиться с мнением С.И. Огнева (1948) о наличии всего двух модусов у полёвок: «микротусного» и производного из него «клетриономисного».

Следует также заметить, что производное состояние этого признака возникло независимо как минимум в четырех линиях полёвочьих: в трибах *Prometheomyini* и *Ondatrini*, в трибе *Lemmini* у предка родов *Lemmus* и *Myopus*, а также в роде *Ellobius*. Таким образом, редукция твёрдого нёба приводит к сходным результатам в разных линиях полёвочьих.

В большинстве случаев модусы этого признака дифференцируют таксоны ранга не ниже подтрибы (Громов, Поляков, 1977; Павлинов и др., 1995). Однако в трибе *Lemmini* род *Synaptomys* характеризуется «микротусным» типом строения твёрдого нёба, а роды *Lemmus* и *Myopus* — «клетриономисным». Аналогично, в трибе *Ellobiusini* род *Afganomys* характеризуется «микротусным» типом строения твёрдого нёба, а род *Ellobius* — «клетриономисным». В целом можно сказать, что чем более эволюционно продвинута группа полёвок, тем более высокий таксономический ранг имеет этот признак.

Заметки по систематике и номенклатуре полёвочьих

Более ста лет назад И.С. Поляков (1881) отметил, что полёвки являются «камнем преткновения» для систематиков. Пожалуй, в настоящее время ситуация не изменилась, только фокус проблемы сместился с видового уровня на родовой. В отношении классификации полёвок преобладает тенденция к её дробности (Громов, 1972; Громов, Поляков, 1977; Rabeder, 1981; Загороднюк, 1990; Martin, 2003), что несомненно отражает степень изученности данной группы. Однако выделяемые таксоны нередко плохо диагностируемы, а для некоторых групп различающий диагноз вообще нельзя дать. С учетом данных, приведенных в предыдущем разделе, классификацию полёвочьих можно представить в следующем виде.

Триба *Arvicolini* Gray, 1821

Типовой род *Arvicola* Lacerpede, 1799. Твёрдое нёбо «микротусного» типа; подглазничное отверстие треугольной формы; резцовые отверстия обычных размеров. Отличается от трибы *Ellobiusini* подглазничными отверстиями треугольной формы и резцовыми отверстиями обычных размеров, от триб *Prometheomyini* и *Ondatrini* — «микротусным» типом твёрдого нёба, от трибы *Lemmini* — ти-

пичным рисунком жевательной поверхности коренных зубов. Эта группа, включающая так называемых мимомисных полёвок и давшая начало большинству, если не всем, современным родам полёвочьих, представляет значительные трудности для систематики как на родовом, так и на надродовом уровне.

Подтриба *Promimomyina* Martin, 2002

Типовой род *Promimomys* Kretzoi, 1955. Коренные зубы с корнями и без отложений цемента. Отличается от подтриб *Mimomyina* и *Arvicolina* отсутствием цемента на коренных зубах, от подтрибы *Lagurina* — наличием корней на молярах.

Секция *Promimomyi* s. str.

Типовой род *Promimomys* Kretzoi, 1955. Первый треугольник M^3 изолирован от передней непарной петли. Отличается от секции *Pliorhencasomyi* изолированностью первого треугольника M^3 . В состав секции включают следующие таксоны, различия между которыми не совсем ясны: *Promimomys* Kretzoi, 1955; *Dolomys* Nehring, 1898; *Kilarcola* Kotlia, 1985; *Ogmodontomys* Hibbard, 1941; *Cosomys* Wilson, 1932; *Ophiomys* Hibbard et Zakrewski, 1967; *Nebraskomys* Hibbard, 1957; *Atopomys* Patton, 1965; *Villanyia* Kretzoi, 1956; *Borsodia* Janossy et van der Meulen, 1975.

Вокруг рода *Promimomys* сложилась запутанная номенклатурная ситуация, которая не разрешена до настоящего времени. Этот род описан М. Крецом по единственному сильно стертому M_1 и, строго говоря, это родовое название может быть применено только к этому экземпляру. Позже он описал новый род *Cseria* с типом *Cseria gracilis* Kretzoi, 1959. На основе анализа материала, описанного М. Крецом и другими палеонтологами, И.М. Громов пришел к выводу, что различия между *Promimomys cor*, *Mimomys moldavicus* Kormos, 1932 и *Cseria gracilis* не выходят за рамки возрастной изменчивости и на этом основании объединил роды *Promimomys* и *Cseria* (Громов, Поляков, 1977). Тогда типовая номенклатура рода *Promimomys* Kretzoi, 1955 должна выглядеть так: типовой вид *Promimomys cor* Kretzoi, 1955, старший синоним *Cseria gracilis* Kretzoi, 1959, младший синоним *Mimomys moldavicus* Kormos, 1932. Соответственно, *Cseria* Kretzoi, 1959 является младшим синонимом *Promimomys* Kretzoi, 1955.

В этом роде были выделены две группы полёвок, различающихся размерами: группа *stehlini* (крупные формы) и «черийная» группа (мелкие формы), которым сначала не придавалось так-

сономического ранга (Громов, Поляков, 1977). Эту точку зрения разделял В.С. Зажигин (1980), объединяя все виды данного рода в две группы: *stehlini* и *gracilis*. Однако позже И.М. Громов стал рассматривать эти группы в качестве таксонов подродового ранга: *Promimomys* с видом *P. stehlini* и *Cseria* с формами *P. moldavicus*, *P. antis*, *P. antiquus* (Громов, Баранова, 1981). Эта точка зрения поддержана В.А. Топачевским и В.А. Несиным (1989), которые в подрод *Promimomys* включают *P. stehlini* Kormos, 1931; *P. occitanus* Thaler, 1955 и *P. constantinovaе* Alexandrova, 1966 — виды с длиной M_1 , превышающей 3.0 мм, а в подрод *Cseria* — более мелкие виды: *P. moldavicus* Kormos, 1932; *P. baschkirica* Suchov, 1970; *P. antiquus* Zazhigin, 1980 и *P. praeglacialis* Kretzoi, 1969. В качестве отдельного рода *Cseria* Kretzoi, 1959 рассматривается немногими исследователями (Александрова, 1976; Rabeder, 1981), иногда включается в качестве подрода в род *Villanyia* (Топачевский, Скорик, 1977; Дема, Рековец, 2004). По номенклатурным правилам (статья 23 МКЗН) название *Cseria* Kretzoi, 1959 должно считаться младшим синонимом *Promimomys* Kretzoi, 1955, поэтому оно не может быть действительным в любом случае, тем более предлагаться в качестве названия подрода в рамках рода *Promimomys* или *Villanyia*.

Секция *Pliophenacomys* Repenning, Fejfar et Heinrich, 1990

Типовой род *Pliophenacomys* Hibbard, 1937. Первый треугольник M^3 слит с передней непарной петлёй. Эндемичная американская группа. Отличается от секции *Promimomys* слитостью первого треугольника M^3 и передней непарной петли. В состав секции включают следующие вымершие таксоны: *Protopliophenacomys* L. Martin, 1995; *Pliophenacomys* Hibbard, 1937; *Pliolemmus* Hibbard, 1937; *Guildayomys* Zakrzewski, 1984.

Подтриба *Lagurina* Kretzoi, 1955

Типовой род *Lagurus* Gloger, 1841. Коренные зубы без корней и отложений цемента. Отличается от подтриб *Mimomyina* и *Arvicolina* отсутствием цемента на коренных зубах, от подтрибы *Promimomyina* — отсутствием корней на молярах. Включается в качестве подтрибы в трибу *Prometheomyini* Kretzoi, 1955 (Павлинов и др., 1995), однако эта версия не обосновывается ни диагностическими признаками, ни палеонтологическими данными. Состав: *Lagurus* Gloger, 1841; *Eo-lagurus* Argyropulo, 1946. Приданию родового ранга таким таксонам как *Prolagurus* Kormos, 1938; *Lagurodon* Kretzoi, 1956; *Jordanomys*

Haas, 1966; *Kalymnomys* W. von Koenigswald, Fejfar et Tchernov, 1992 нет оснований.

Подтриба *Mimomyina* Pozdnyakov, subtrib. nov.

(= Phenacomyini Zagorodnjuk, 1990, nomen nudum; = Phenacomyini Martin, 2003 nom. nudum). Типовой род *Mimomys* Forsyth Major, 1902. Коренные зубы с корнями и отложениями цемента. Отличается от подтрибы *Promimomyina* и *Lagurina* наличием цемента на коренных зубах, от подтрибы *Arvicolina* — наличием корней на молярах. В состав подтрибы включают следующие таксоны, причём родовой ранг некоторых из них требует дополнительного обоснования: *Mimomys* Forsyth Major, 1902; *Pusillomimus* Rabeder, 1981; *Pitymimomys* Tesakov, 1998; *Kislangia* Kretzoi, 1954; *Microtomys* von Mehely, 1914; *Phenacomys* Merriam, 1889; *Arborimus* Taylor, 1915.

В.С. Зажигин (1980) описал новый вид мимомисных полёвок из позднего плиоцена юга Западной Сибири и учредил для него новый род *Cromeromys* с типовым видом *Cromeromys irtyshensis* Zazhigin, 1980. В этот род он включил ещё два вида: «*Cromeromys*» *intermedius* (Newton, 1881), являющийся типовым видом рода *Microtomys* Mehely, 1914, и «*Cromeromys*» *newtoni* (Forsyth Major, 1902). В настоящее время выяснено (Тесаков, 2004), что тип вида *Mimomys newtoni* Forsyth Major, 1902 принадлежит роду *Borsodia*, а похожие зубы с отложениями цемента идентифицируются как принадлежащие виду *Mimomys (Tcharinomys) tigliensis* Tesakov, 1988. Помимо описания нового рода В.С. Зажигин также ревизовал род *Mimomys*, разделив его на два подрода, дав «исправленный» диагноз. Для подрода *Mimomys* s. stricto с типовым видом *Mimomys pliocaenicus* F. Major, 1902 дается следующий диагноз: «Горизонтальная пластинка нёбной кости более или менее резко нависает над хоанальным отверстием и пирамидальными отростками и не образует костного моста между задне-боковыми нёбными ямками (мимомисный тип строения заднего края твёрдого нёба)» (Зажигин, 1980, с. 114). В данном случае было проигнорировано однозначное указание И.М. Громова, что *M. pliocaenicus* характеризуется микротусным типом строения твёрдого нёба (Громов, Поляков, 1977, с. 229) и тем самым диагноз является неверным. Для подрода *Microtomys* Mehely, 1914 он приводит новый типовой вид *Microtomys pusillus* Mehely, 1914 и дает следующий диагноз: «Горизонтальная пластинка нёбной кости плавно соединяется с пирамидальными отростками и образует костный мост между задне-боковыми костными ямками (микротусный тип строения заднего края твёрдого нёба)» (Зажигин, 1980, с. 114). В данном случае нарушено

положение статьи 61.1.3 «Международного кодекса...» (2000), запрещающей замену номенклатурного типа, или статьи 61 кодекса прежней редакции (1966), действовавшего до момента публикации работы В.С. Зажигина. Так как остатки костных элементов черепа полёвочных представляют собою исключительную редкость, то диагноз, основанный на особенностях строения нёбной кости, является попросту нерабочим, а для *Mimomys s. stricto* — неверным. В соответствии со статьей 23 «Международного кодекса...» (2000) *Cromeromys Zazhigin, 1980* является младшим синонимом *Microtomys Mehely, 1914*.

Подтриба *Arvicolina s. str.*

Типовой род *Arvicola* Lacépède, 1799. Коренные зубы без корней и с отложениями цемента. Отличается от подтриб *Protimomysina* и *Lagurina* наличием цемента на коренных зубах, от подтрибы *Mimomysina* — отсутствием корней на молярах. Представления о количестве современных родов слишком неустойчивы. Традиционно подтриба включает следующие таксоны: *Arvicola* Lacépède, 1799; *Lasiopodomys* Lataste, 1887 (вкл. *Proedromys* Thomas, 1911); *Microtus* Schrank, 1798 (вкл. *Neodon* Hodgson, 1849; *Phaiomys* Blyth, 1863; *Blanfordimys* Arguotopulo, 1933; *Volemys* Zagorodnyuk, 1990); *Chionomys* Miller; *Lemmiscus* Thomas, 1912.

Единственный экземпляр серой полёвки, коллектированный М.П. Андерсоном в 1910 г. в окрестностях Минчоу (провинция Ганьсу) и описанный под названием *Proedromys bedfordii* Thomas, по мнению Г.М. Аллена является ненормальным индивидом китайской полёвки *Lasiopodomys mandarinus* (Allen, 1940). Плейстоценовые ископаемые остатки из Гонванлина (Шаньси), отнесенные к этому виду (Zheng, Li, 1990), не были сопоставлены с китайской полёвкой. Серия серых полёвок, отловленная в 2003 г. в Национальном природном заповеднике Джиужайгоу (Сычуань) и определенная как *P. bedfordii* Thomas, была сравнена по признакам нижней челюсти с *Microtus oeconomus*, *Volemys musseri* и *Eothenomys chinensis*, но только не с *L. mandarinus* (Liu et al., 2005). При сравнении промеров указанной серии полёвок (Liu et al., 2005) с аналогичными промерами *L. mandarinus mandarinus* (Allen, 1940) оказывается, что по краниометрическим параметрам они не различаются, хотя китайская полёвка имеет менее длинный хвост и уши. Китайская полёвка распространена спорадически (Allen, 1940; Пантелеев, 1998), редка и плохо изучена. В частности, китайская полёвка из Забайкалья (Ковальская, Орлов,

1974) отличается по количеству хромосом от таковой из провинций Шандонг (Wang et al., 2003) и Хенан (Zhu et al., 2003). Вполне возможно, что под названием *Lasiopomys mandarinus* скрывается комплекс видов, поэтому необходима ревизия данного таксона с привлечением как морфологических, так и цитологических и молекулярных данных. Пока не сделано сравнение экземпляров, диагностируемых как *P. bedfordii*, с китайской полёвкой, нет оснований рассматривать первый таксон в качестве отдельного рода.

Триба Ellobiusini Gill, 1872

Типовой род *Ellobius* Fischer, 1814. Подглазничное отверстие овальной формы; резцовые отверстия очень малы; зубы с корнями, без цемента. Отличается от всех остальных триб по первым двум признакам. Состав: *Ungaromys* Kormos, 1932; *Germanomys* Heller, 1936; *Ellobius* Fischer von Waldheim, 1814; *Afganomys* W. Topačevski, 1965. Современные рода хорошо различаются по некоторым краниологическим признакам: характеру строения твёрдого нёба и наличию/отсутствию межтеменной кости. Группа очень хорошо очерченная, хотя относительно её таксономического положения нет однозначного мнения. её относят либо к хомяковым (Repenning, 1968; Громов, Баранова, 1981; Громов, Ербаева, 1995), либо к полёвочьим (Огнев, 1948; Соколов, 1977; Rabeder, 1981; Топачевский, Рековец, 1982). Однако по строению твёрдого нёба и паттерну кариотипической изменчивости слепушонки несомненно относятся к полёвочьим.

Триба Lemmini Gray, 1825

Типовой род *Lemmus* Link, 1795. Подглазничное отверстие треугольной формы; резцовые отверстия обычных размеров; коренные зубы без корней, с обильными отложениями цемента; твёрдое нёбо у *Synaptomys* «микротусного» типа, у остальных таксонов «клетриономисного». Отличается от трибы Ellobiusini подглазничными отверстиями треугольной формы и резцовыми отверстиями обычных размеров, от остальных триб — своеобразным рисунком жевательной поверхности коренных зубов: сильной вытянутостью замкнутых петель в поперечном направлении. Состав: *Synaptomys* Baird, 1858; *Lemmus* Link, 1795; *Myopus* Miller, 1910.

Триба Prometheomyini Kretzoi, 1955

Типовой род *Prometheomys* Satunin, 1901. Нижняя поверхность нёбной кости «клетриономисного» типа; подглазничное отверстие треугольной формы; резцовые отверстия обычных размеров. Отли-

чается от трибы Ellobiusini подглазничными отверстиями треугольной формы и резцовыми отверстиями обычных размеров, от трибы Arvicolini — «клетриономисным» типом твёрдого нёба, от трибы Lemmini — типичным рисунком жевательной поверхности коренных зубов. Структура трибы не совсем ясна. Возможно, в её состав следует включить ондатрин в качестве подтрибы.

Подтриба *Prometheomyina* s. str.

Типовой род *Prometheomys* Satunin, 1901. Коренные зубы без цемента, с корнями; передняя непарная петля M^3 слита с первым наружным треугольником. Отличается от подтрибы *Myodina* и современного рода подтрибы *Pliomyina* отсутствием отложений цемента на коренных зубах, от подтрибы *Dicrostonychina* — наличием корней на молярах. Состав: *Stachomys* Kowalski, 1960; *Prometheomys* Satunin, 1901.

Подтриба *Pliomyina* *Kretzoi*, 1969

Типовой род *Pliomys* von Mehely, 1914. Зубы с корнями; передняя непарная петля M^3 слита с первым наружным треугольником. Современные представители данной подтрибы отличается от полёвок подтрибы *Prometheomyina* наличием цемента на коренных зубах, а от полёвок подтрибы *Dicrostonychina* — наличием корней на молярах. Состав: *Pliomys* Mehely, 1914; *Dinaromys* Kretzoi, 1955. Возможно, в эту подтрибу следует относить род *Shamaromys* Zazhigin, а также роды секции *Alticoli*.

Подтриба *Myodina* *Kretzoi*, 1955

Типовой род *Myodes* Pallas, 1811 (= *Clethrionomys* Tilesius, 1850). Коренные зубы с отложениями цемента. Отличается от подтриб *Prometheomyina* и *Dicrostonychina* указанным признаком.

Секция *Myodi* s. str.

Типовой род *Myodes* Pallas, 1811. Первый треугольник M^3 изолирован от передней непарной петли. Состав: *Myodes* Pallas, 1811; *Aschizomys* Miller, 1899; *Eothenomys* Miller, 1896; *Caryomys* Thomas, 1911.

Секция *Alticoli* *Gromov*, 1977

Типовой род *Alticola* Blandford, 1881. Передняя непарная петля M^3 слита с первым наружным треугольником; коренные зубы без корней. Состав: *Anteliomys* Miller, 1896; *Alticola* Blandford, 1881. Если будет доказано, что *Shamaromys* Zazhigin имеет связи с плиомисами

и скальными полёвками, то роды этой секции следует поместить в подтрибу Pliomyina.

Подтриба *Dicrostonychina* Kretzoi, 1955

Типовой род *Dicrostonyx* Gloger, 1841. Коренные зубы без корней и отложений цемента. Отличается от трибы Prometheomyina отсутствием корней на коренных зубах, от подтриб Pliomyina и Myodina – отсутствием цемента на молярах. Состав: *Praedicrostonyx* Guthrie et Matthews, 1971; *Dicrostonyx* Gloger, 1841.

Триба *Ondatrini* Gray, 1825.

Типовой род *Ondatra* Link, 1795. нёбо «клетриономисного» типа; подглазничное отверстие треугольной формы; резцовые отверстия обычных размеров. Эндемичная американская группа. Продвинутые черты («клетриономисный» тип нёба, наличие цемента на коренных зубах) сформировались параллельно другим группам полёвочных. Состав: *Pliopotamys* Hibbard, 1938; *Ondatra* Link, 1795; *Proneofiber* Hibbard et Dalquest, 1973; *Neofiber* True, 1884. Иногда включают в трибу Arvicolini в качестве подтрибы (Павлинов и др., 1995; Павлинов, 2006).

Трибы *insertae sedis*

***Hyperacrius* Miller, 1896.** Типовой вид *Arvicola fertilis* True, 1884. Коренные зубы без корней; цемент, видимо, отсутствует; передняя непарная петля M³ слита с первым наружным треугольником. В настоящее время известны два вида, распространенные в Зап. Гималаях. Отнесение к этому роду одного первого коренного зуба из пещерных отложений раннего плейстоцена окрестностей Пекина (Huang, Guan, 1983) явно преждевременно. Если это действительно бесцементная форма, то её включение в подтрибу Myodina лишено оснований. Вполне возможно, что этот таксон следует включать в трибу Ellobiusini (Rabeder, 1981).

***Tobienia* Fejfar et Repenning, 1998.** Типовой вид *Tobienia kretzoi* Fejfar et Repenning, 1998. Ранний плиоцен Германии. Включается в трибу Lemmini, однако отличия от *Mimomys* незначительны.

Обсуждение

Для разграничения надродовых таксонов полёвок в качестве диагностических используется всего несколько признаков: форма подглазничного отверстия, сравнительный размер резцовых отверстий, тип строения твёрдого нёба, отсутствие/наличие цемента во входя-

щих углах коренных зубов, наличие/отсутствие корней на коренных зубах, изолированность/слитость первого наружного треугольника М³ с передней непарной петлёй.

Первые два признака отличают слепушонок от остальных полёвочьих, причём второй признак, видимо, отражает специфику образа жизни. Так, сравнительно небольшими размерами этих отверстий характеризуются грызуны, ведущие подземный образ жизни и относящиеся к семействам Bathyergidae и родственным группам (Bryant, McKenna, 1995; Wang, 2001), Octodontidae (Torres-Mura, Contreras, 1998), Geomyidae и родственным группам (Wahlert, 1978, 1985; Wahlert, Souza, 1988), Spalacidae (Топачевский, 1969; Coşcun, 2003; Sözen et al., 2006). Большинство этих грызунов роет землю при помощи резцов, поэтому небольшую величину резцовых отверстий можно объяснить усилением рostrальной части черепа. Следует также заметить, что у некоторых грызунов, ведущих подземный образ жизни, размеры *foramen incisivum* варьируют от небольших до средних, например, у видов рода *Stenomys* (Anderson et al., 1987; Cook et al., 1990). Правда, некоторые грызуны, ведущие наземный образ жизни, также характеризуются небольшими резцовыми отверстиями. Например, грызуны семейства Dasyproctidae имеют мощный череп с маленькими резцовыми отверстиями (Perez, 1992); грызуны семейства Heteromyidae также характеризуются небольшими размерами этих отверстий (Anderson, Jarrin-V., 2002).

Цемент откладывается цементобластами при скапливании их в глубоких боковых складках коронки (Аверьянов, 1991). Известен род вымерших тушканчиков, особи которого имели во входящих углах коренных зубов цементную выстилку (Топачевский, 1971). Цементные формы полёвок являются производными от бесцементных, причём по имеющимся в настоящее время материалам количество независимых филогенетических линий, в которых появились цементные формы, очень трудно определить. Так, палеонтологическим материалом надёжно документировано появление цемента во входящих углах коренных зубов у поздних форм рода *Dolomys*, в частности, *D. ondatroides* (Несин, 1981). У поздних западноевропейских форм рода *Pliomys* (*P. episcopalis*, *P. simplicior*, *P. hollitzeri*) на заключительных стадиях онтогенеза отмечаются отложения цемента (Rabeder, 1981). Цементные формы рода *Dinaromys* происходят от бесцементных форм рода *Pliomys* (Громов, Поляков, 1977; Chaline et al., 1999). **На фоссильном материале выявлено независимое появление цемента в филогенетической линии полёвок рода**

Ondatra (Chaline et al., 1999). Так как цемент ондатры имеет совершенно оригинальную структуру, отсутствующую у других форм полёвок (Агаджанян, 1993), то наличие цемента обычного типа у полёвок близкого рода *Neofiber*, говорит о его независимом появлении в филогенезе. Полёвки рода *Myodes* по одной версии происходят от цементных *Mimomys burgondiae* (Chaline et al., 1999), по другой версии — от бесцементных промимомисных форм (Rabeder, 1981). Все ископаемые формы настоящих леммингов имеют цемент во входящих углах коренных зубов, однако их связи с остальными полёвковыми на фосильном материале достоверно не прослежены, поэтому нельзя сказать, от каких форм — цементных или бесцементных — они происходят.

Утрата корней является конечной стадией преобразования брахиодонтных зубов в гипсодонтные. В этом случае зубы характеризуются постоянным ростом, что позволяет противопоставить их ризодонтным зубам с разной степенью гипсодонтности, характеризующимся ограниченным ростом. По палеонтологическим данным (Громов, Поляков, 1977; Chaline, Mein, 1979; Chaline et al., 1999; Тесаков, 2004) некорнезубые формы появляются как минимум в семи филогенетических линиях: роды *Lagurus*, *Eolagurus*, *Microtus* s. lato, *Arvicola*, *Neofiber*, *Dicrostonyx*, а также некорнезубые виды в трибе Lemmini и подтрибе Myodina, связи между которыми на ископаемом материале выяснены очень плохо, хотя молекулярные данные (Cook et al., 2004; Luo et al., 2004; Lebedev et al., 2007) допускают вероятность независимой утраты корней минимум в трёх линиях подтрибы Myodina.

Также для различения таксонов родового ранга привлекают такие признаки, как окраска, общий размер, длина хвоста, длина ушных раковин, длина вибрисс, опушенность подошв, характер дифференциации когтей передних и задних конечностей, особенности строения коренных зубов, особенности строения черепа, в частности, его конфигурацию и размер слуховых барабанов (Allen, 1940; Hall, Kelson, 1959; Громов, Поляков, 1977; Громов, Ербаева, 1995; Павлинов и др., 1995). Перечисленные признаки вполне пригодны в случае попарного различения родов, однако для диагностики таксонов надродового ранга они совершенно непригодны. Таким образом, надежных диагностических признаков для выделения таксонов надродового ранга среди полёвочьих явно недостаточно. Эту ситуацию можно объяснить уменьшением частоты появления новых состояний признаков в филогенезе (Wagner, 2000).

Более того, состояния таких важных признаков как тип строения твёрдого нёба, наличие/отсутствие корней на коренных зубах, наличие цемента во входящих углах моляров демонстрируют высокий уровень гомоплазии. Наличие гомоплазии известно для многих таксонов (Sanchez-Villagra, Williams, 1998) и чаще всего оно обусловлено конструкцией и характером развития самих признаков (Wake, 1991; Donoghue, Ree, 2000; Hall, 2003). Такая ситуация обуславливает нечёткую разграниченность надродовых таксонов полёвочьих и, соответственно, возможность применения нескольких вариантов классификации.

Ниже приведён разработанный автором вариант надродовой классификации полёвочьих, который по сравнению с другими вариантами (Громов, Поляков, 1977; Павлинов и др., 1995; Павлинов, 2006), лучше отражает упорядоченность таксономического разнообразия полёвочьих, а также более обоснован в отношении диагностируемости таксонов:

- Триба **Arvicolini** Gray, 1821
 - Подтриба **Promimomyina** Martin, 2002
 - Секция **Promimomyi** s. stricto
 - Секция **Pliophenacomyi** Repenning, Fejfar et Heinrich, 1990
 - Подтриба **Lagurina** Kretzoi, 1955
 - Подтриба **Mimomyina** Pozdnyakov, subtrib. nov.
 - Подтриба **Arvicolina** s. stricto
- Триба **Ellobiusini** Gill, 1872
- Триба **Lemmini** Gray, 1825
- Триба **Prometheomyini** Kretzoi, 1955
 - Подтриба **Prometheomyina** s. stricto
 - Подтриба **Pliomyina** Kretzoi, 1969
 - Подтриба **Myodina** Kretzoi, 1955
 - Секция **Myodi** s. stricto
 - Секция **Alticoli** Gromov, 1977
 - Подтриба **Dicrostonychina** Kretzoi, 1955
- Триба **Ondatrini** Gray, 1825

Благодарности

Автор приносит искреннюю благодарность А.С. Тесакову за плодотворное обсуждение филогенетических отношений среди полёвочьих, А.К. Агаджаняну за помощь в поиске редкой литературы, Р.Ю. Дудко и Е.В. Чабаненко за помощь при фотографировании черепов.

Список литературы

- Аверьянов А.О. 1991. О некоторых морфогенетических причинах параллелизмов в зубной системе грызунов // Журн. общ. биологии. Т. 52. № 5. С. 722–727.
- Агаджанян А.К. 1993. Происхождение и эволюция ондатры // Под ред. В.Е. Соколова, Н.П. Лаврова / Ондатра. Морфология, систематика, экология. М.: Наука. С. 7–19.
- Александрова Л.П. 1976. Грызуны антропогена европейской части СССР. М.: Наука. 99 с.
- Аргиропуло А.И. 1940. Сем. Muridae — мыши // Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 5. М., Л.: АН СССР. 170 с.
- Воронцов Н.Н. 1982. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Часть I. Морфология и экология // Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 6. Л.: Наука. 451 с.
- Громов И.М. 1972. Надвидовые систематические категории в подсемействе полёвок (Microtinae) и их вероятные родственные связи // Исследования по фауне Советского Союза. Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 13. С. 8–32.
- Громов И.М., Баранова Г.И. (ред.) 1981. Каталог млекопитающих СССР. Плиоцен—современность. Л.: Наука. 456 с.
- Громов И.М., Ербаева М.А. 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: Зоол. ин-т РАН. 522 с.
- Громов И.М., Поляков И.Я. 1977. Полёвки фауны СССР // Млекопитающие. Т. 3. Вып. 8. Л.: Наука. 504 с.
- Дема Л., Рековець Л. 2004. Морфосистематичні основи еволюції роду *Villanyia* (Arvicolidae, Rodentia) // Вісник Львів. ун-ту, сер. біол. Вип. 38. С. 152–156.
- Загороднюк И.В. 1990. Кариотипическая изменчивость и систематика серых полёвок (Rodentia, Arvicolini). Сообщение I. Видовой состав и хромосомные числа // Вестн. зоол. № 2. С. 26–37.
- Зажигин В.С. 1980. Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири. М.: Наука. 156 с.
- Ковальская Ю.М., Орлов В.Н. 1974. Необычные половые хромосомы и внутривидовой хромосомный полиморфизм китайской полёвки // Цитология. Т. 16. № 4. С. 497–503.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры, 1966. 2-е изд. М., Л.: Наука. 100 с.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры, 2000. 4-е изд. СПб.: Зоол. ин-т РАН. 221 с.

- Несин В.А. 1981. Новый вид полёвки *Dolomys ondatroides* sp. n. (Rodentia, Microtidae) из котловинского местонахождения // Вестн. зоол. № 4. С. 5–7.
- Огнев С.И. 1948. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 6. Грызуны (продолжение). М., Л.: АН СССР. 559 с.
- Павлинов И.Я. 2006. Систематика современных млекопитающих. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ. 297 с.
- Павлинов И.Я., Яхонтов Е.Л., Агаджанян А.К. 1995. Млекопитающие Евразии. Т. 1. Rodentia // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 22. 240 с.
- Пантелеев П.А. 1998. Грызуны палеарктической фауны: состав и ареалы. М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. 117 с.
- Поляков И.С. 1881. Систематический обзор полёвок, водящихся в Сибири // Зап. Имп. акад. наук. Т. 39. Прил. № 2. 91 с.
- Соколов В.Е. 1977. Систематика млекопитающих (Отряды: зайцеобразных, грызунов). М.: Высш. школа. 494 с.
- Тесаков А.С. 2004. Биостратиграфия среднего плиоцена—эоплейстоцена Восточной Европы (по мелким млекопитающим). М.: Наука. 247 с.
- Топачевский В.А. 1969. Слепышовые // Млекопитающие. Т. 3. Вып. 3. Л.: Наука. 248 с.
- Топачевський В.О. 1971. *Pseudoalactaga minuta* gen. et sp. nov. своєрідний п'ятипалий тушканчик (Rodentia, Dipodidae) з пізнього пліоцену півдня України // Доп. АН УРСР, сер. Б. № 2. С. 175–177.
- Топачевский В.А., Несин В.А. 1989. Грызуны молдавского и хяпровского фаунистических комплексов котловинского разреза. Киев: Наук. думка. 136 с.
- Топачевский В.А., Рековец Л.И. 1982. Новые материалы к систематике и эволюции слепушонок номинативного подрода рода *Ellobius* (Rodentia, Cricetidae) // Вестн. зоол. № 5. С. 47–54.
- Топачевский В.А., Скорик А.Ф. 1977. Грызуны раннетаманской фауны тилигульского разреза. Киев: Наукова думка. 252 с.
- Allen G.M. 1940. The mammals of China and Mongolia // Nat. Hist. Centr. Asia. Vol. 11. Pt. 2. P. 621–1350 p.
- Anderson R.P., Jarrin-V. P. 2002. A new species of spiny pocket mouse (Heteromyidae: Heteromys) endemic to Western Ecuador // Amer. Mus. Novit. № 3382. 26 p.
- Anderson S., Olds N. 1989. Notes on Bolivian mammals. 5. Taxonomy and distribution of *Bolomys* (Muridae, Rodentia) // Amer. Mus. Novit. № 2935. 22 p.

- Anderson S., Yates T.L. 2000. A new genus and species of phyllotine rodent from Bolivia // *J. Mamm.* Vol. 81. № 1. P. 18–36.
- Anderson S., Yates T.L., Cook J.A. 1987. Notes on Bolivian mammals 4. The genus *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae) in the Eastern Lowlands // *Amer. Mus. Novit.* № 2891. 20 p.
- Bonvicino C.R., Lima J.F.S., Almeida F.C. 2003. A new species of *Calomys* Waterhouse (Rodentia, Sigmodontinae) from the Cerrado of Central Brazil // *Rev. Bras. Zool.* Vol. 20. № 2. P. 301–307.
- Bradley R.D., Carroll D.S., Haynie M.L., Martinez R.M., Hamilton M.J., Kilpatrick C.W. 2004. A new species of *Peromyscus* from Western Mexico // *J. Mammal.* Vol. 85. № 6. P. 1184–1193.
- Bryant J.D., McKenna M.C. 1995. Cranial anatomy and phylogenetic position of *Tsaganomys altaicus* (Mammalia, Rodentia) from the Hsanda Gol Formation (Oligocene), Mongolia // *Amer. Mus. Novit.* № 3156. 42 p.
- Carleton M.D., Goodman S.M. 2007. A new species of the *Eliurus majori* complex (Rodentia: Muroidea: Nesomyidae) from South-central Madagascar, with remarks on emergent species grouping in the genus *Eliurus* // *Amer. Mus. Nov.* № 3547. 21 p.
- Carleton M.D., Musser G.G. 1989. Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): a synopsis of *Microryzomys* // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* Vol. 191. 83 p.
- Carrasco M.A., Wahlert J.H. 1999. The cranial anatomy of *Cricetops dormitor* an Oligocene fossil rodent from Mongolia // *Amer. Mus. Nov.* № 3275. 14 p.
- Chaline J., Brunet-Lecomte P., Montuire S., Viriot L., Courant F. 1999. Anatomy of the arvicoline radiation (Rodentia): palaeogeographical, palaeoecological history and evolutionary data // *Ann. zool. Fennici.* Vol. 36. P. 239–267.
- Chaline J., Mein P. 1979. *Les rongeurs et l'évolution.* Paris: Doin. 235 p.
- Chimimba Ch.T., Dippenaar N.J., Robinson T.J. 1999. Morphometric and morphological delineation of southern African species of *Aethomys* (Rodentia: Muridae) // *Biol. J. Linn. Soc.* Vol. 67. P. 501–527.
- Cook J.A., Anderson S., Yates T.L. 1990. Notes on Bolivian mammals 6. The genus *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae) in the Highlands // *Amer. Mus. Nov.* № 2980. 27 p.
- Cook J.A., Runck A.M., Conroy Ch.J. 2004. Historical biogeography at the crossroad of the northern continents: molecular phylogenetics of the red-backed voles (Rodentia, Arvicolinae) // *Mol. Phyl. Evol.* Vol. 30. P. 767–777.

- Coşçun Y. 2003. A study on the morphology and karyology of *Nannospalax nehringi* (Satunin, 1898) (Rodentia: Spalacidae) from Northeast Anatolia, Turkey // Turk. J. Zool. Vol. 27. P. 171–176.
- D'Elia G., Pardinás U.F.J. 2004. Systematics of Argentinean, Paraguayan and Uruguayan swamp rats of the genus *Scapteromys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae) // J. Mamm. Vol. 85. № 5. P. 897–910.
- Donoghue M.J., Ree R.H. 2000. Homoplasy and developmental constraint: a model and an example from plants // Amer. Zool. Vol. 40. P. 759–769.
- Emmons L.H., Patton J.L. 2005. A new species of *Oryzomys* (Rodentia: Muridae) from Eastern Bolivia // Amer. Mus. Nov. № 3478. 26 p.
- Gomez-Laverde M., Anderson R.P., Garcia L.F. 2004. Integrated systematic reevaluation of the Amazonian genus *Scolomys* (Rodentia: Sigmodontinae) // Mamm. Biol. Vol. 69. № 2. P. 119–139.
- Goodwin G.G. 1961. The murine opossums (genus *Marmosa*) of the West Indies, and the description of a new subspecies of *Rhipidomys* from Little Tobago // Amer. Mus. Novit. № 2070. 20 p.
- Hall B.K. 2003. Descent with modification: the unity underlying homology and homoplasy as seen through an analysis of development and evolution // Biol. Rev. Vol. 78. P. 409–433.
- Hall E.R., Kelson K.R. 1959. The mammals of North America. N.-Y.: The Ronald Press. Vol. 1–2. 1083 p.
- Hinojosa F., Anderson S., Patton J.L. 1987. Two new species of *Oxymycterus* (Rodentia) from Peru and Bolivia // Amer. Mus. Nov. № 2898. 17 p.
- Hinton M.A.C. 1926. Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct. London: Brit. Mus. (Nat. Hist.). 488 p.
- Huang W., Guan J. 1983. Mammalian fossils from Early Pleistocene cave deposits of Yanshan Mountain, Peking Vicinity // Vert. PalAsiat. Vol. 21. № 1. P. 69–76.
- Kowalski K. 1960a. Pliocene insectivores and rodents from Rebielice Krolewskie (Poland) // Acta Zool. Cracov. Vol. 5. № 5. P. 155–202.
- Kowalski K. 1960b. Cricetidae and Microtidae (Rodentia) from the Pliocene of Weze (Poland) // Acta Zool. Cracov. Vol. 5. № 11. P. 447–481.
- Lebedev V.S., Bannikova A.A., Tesakov A.S., Abramson N.I. 2007. Molecular phylogeny of the genus *Alticola* (Cricetidae, Rodentia) as inferred from the sequence of the cytochrome *b* gene // Zool. Scripta. Vol. 36. P. 547–563.
- Linzey A.V. 1983. *Synaptomys cooperi* // Mammalian Species. № 210. 5 p.
- Liu S., Liu Y., Sun Zh., Fu J., Cai Y., Lei K. 2005. Morphological information and taxonomy of Berford's vole // Acta Theriol. Sin. Vol. 25. № 4. P. 373–378.

- Lopez-Martinez N., Michaux J., Hutterer R. 1998. The skull of *Stephanomys* and review of *Malpaisomys* relationships (Rodentia: Muridae): taxonomic incongruence in murids // J. Mamm. Evol. Vol. 5. № 3. P. 185–215.
- Luo J., Yang D., Suzuki H., Wang Y., Chen W.-J., Campbell K.L., Zhang Y. 2004. Molecular phylogeny and biogeography of oriental voles: genus *Eothenomys* (Muridae, Mammalia) // Mol. Phyl. Evol. Vol. 33. P. 349–362.
- Martin R.A. 2003. Biochronology of Latest Miocene through Pleistocene arvicolid rodents from the Central Great Plains of North America // Coloq. Paleont. Vol. Ext. 1. P. 373–383.
- Martin Y., Gerlach G., Christian Schlotterer Ch., Meyer A. 2000. Molecular phylogeny of european murid rodents based on complete cytochrome b sequences // Mol. Phyl. Evol. Vol. 16. № 1. P. 37–47.
- Mehely L. 1914. Fibrinae Hungariae. Die ternären und quaternären wurzelzähnigen Wühlmäuse Ungarns // Ann. Hist. Natur. Mus. Nat. Hung. T. 12. S. 155–243.
- Miller S.S. 1896. Genera and subgenera of voles and lemmings // North Amer. Fauna. № 12. P. 1–85.
- Musser G.G. 1981a. Results of the Archbold expeditions. No 105. Notes on systematics of Indo-Malayan murid rodents, and description of new genera and species from Ceylon, Sulawesi and the Philippines // Bul. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. 168. Art. 3. P. 255–334.
- Musser G.G. 1981b. The giant rat of Flores and its relatives East of Borneo and Bali // Bul. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. 169. Art. 2. P. 67–176.
- Musser G.G., Carleton M.D., Brothers E.M., Gardner A.L. 1998. Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): diagnoses and distributions of species formerly assigned to *Oryzomys* «capito» // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. 236. 376 p.
- Musser G.G., Heaney L.R. 1992. Philippine rodents: definitions of *Tarsomys* and *Limnomys* plus a preliminary assessment of phylogenetic patterns among native Philippine murines (Murinae, Muridae) // Bul. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. 211. 138 p.
- Musser G.G., Newcomb C. 1983. Malaysian murids and the giant rat of Sumatra // Bul. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. 174. Art. 4. P. 327–598.
- Musser G.G., Smith A.L., Robinson M.F., Lunde D.P. 2005. Description of a new genus and species of rodent (Murinae, Muridae, Rodentia) from the Khammouan Limestone National biodiversity conservation area in Lao PDR // Amer. Mus. Nov. № 3497. 31 p.
- Norris R.W., Zhou K., Zhou C., Yang G., Kilpatrick C.W., Honeycutt R.L.

2004. The phylogenetic position of the zokors (Myospalacinae) and comments on the families of muroids (Rodentia) // *Mol. Phyl. Evol.* Vol. 31. P. 972–978.
- Pardinas U.F.J., D'Elia G., Cirignoli S., Suarez P. 2005. A new species of *Akodon* (Rodentia, Cricetidae) from the northern campos grasslands of Argentina // *J. Mamm.* Vol. 86. № 3. P. 462–474.
- Perez E.M. 1992. *Agouti paca* // *Mammalian species.* № 404. 7 p.
- Rabeder G. 1981. Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich // *Beitr. Paläont. Österr.* Bd 8. S. 1–373.
- Repening C.A. 1968. Mandibular musculature and the origin of the subfamily Arvicolinae (Rodentia) // *Acta Zool. Cracov.* Vol. 13. P. 29–71.
- Rickart E.A., Heaney L.R., Goodman S.M., Jansa Sh. 2005. Review of the Philippine genera *Chrotomys* and *Celaenomys* (Murinae) and description of a new species // *J. Mamm.* Vol. 86. № 2. P. 415–428.
- Robinson M., Catzeflis F., Briolay J., Mouchiroud D. 1997. Molecular phylogeny of rodents, with special emphasis on murids: evidence from nuclear gene LCAT // *Mol. Phyl. Evol.* Vol. 8. № 3. P. 423–434.
- Sanchez-Villagra M.R., Williams B.A. 1998. Levels of homoplasy in the evolution of the mammalian skeleton // *J. Mamm. Evol.* Vol. 5. № 2. P. 113–126.
- Sözen M., Sevindik M., Matur F. 2006. Karyological and some morphological characteristics of *Spalax leucodon* Nordmann, 1840 (Mammalia: Rodentia) superspecies around Kastamonu Province, Turkey // *Turk. J. Zool.* Vol. 30. P. 205–219.
- Steppan S.J., Adkins R.M., Anderson J. 2004. Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes // *Syst. Biol.* Vol. 53. № 4. P. 533–553.
- Tesakov A.S. 2005. Pliocene voles (*Pliomys*, Arvicolinae, Rodentia) from Odessa catacombs // *Russian J. Theriol.* Vol. 4. № 2. P. 123–135.
- Torres-Mura J.C., Contreras L.C. 1998. *Spalacopus cyanus* // *Mammalian Species.* № 594. 5 p.
- Voss R.S. 1991. An introduction to the neotropical muroid rodent genus *Zygodontomys* // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* Vol. 210. 113 p.
- Voss R.S., Carleton M.D. 1993. A new genus for *Hesperomys molitor* Wigne and *Holochilulus magnus* Hershkovitz (Mammalia, Muridae) with an analysis of its phylogenetic relationships // *Amer. Mus. Novit.* № 3085. 39 p.
- Voss R.S., Gomez-Laverde M., Pacheco V. 2002. A new genus for *Aepeomys fuscatus* Allen, 1912, and *Oryzomys intectus* Thomas, 1921: enig-

- matic murid rodents from Andean cloud forests // Amer. Mus. Novit. № 3373. 42 p.
- Wagner P.J. 2000. Exhaustion of morphologic character states among fossil taxa // Evolution. Vol. 54. № 2. P. 365–386.
- Wahlert J.H. 1978. Cranial foramina and relationships of the Eomyoidea (Rodentia, Geomorpha). Skull and upper teeth of *Kansamys* // Amer. Mus. Novit. № 2645. 16 p.
- Wahlert J.H. 1985. Skull morphology and relationships of geomyid rodents // Amer. Mus. Novit. № 2812. 20 p.
- Wahlert J.H., Souza R.A. 1988. Skull morphology of *Gregorymys* and relationships of the Entoptychinae (Rodentia, Geomyidae) // Amer. Mus. Novit. № 2922. 13 p.
- Wake D.B. 1991. Homoplasy: the result of natural selection, or evidence of design limitations? // Amer. Nat. Vol. 138. № 3. P. 543–567.
- Wang B. 2001. On Tsaganomyidae (Rodentia, Mammalia) of Asia // Amer. Mus. Nov. № 3317. 50 p.
- Wang J.X., Zhao X.F., Deng Y., Qi H.Y., Wang Z.J. 2003. Chromosomal polymorphism of mandarin vole, *Microtus mandarinus* (Rodentia) // Hereditas. Vol. 138. P. 47–53.
- Zhang Y. 2004. Morphological variation of molars of *Villanyia* from Renzidong, Fanchang, Anhui // Proc. 9th Ann. Meet. Chinese Soc. Vertebr. Paleont. Beijing: China Ocean Press. P. 93–100.
- Zheng S., Cai B. 1991. Fossil micromammals from the Donggou section of Dongyaozitou, Yuxian County, Hebei Province // Contrib. INQUA XIII. P. 100–131.
- Zheng S., Li C. 1986. A review of *Mimomys* of China // Vert. PalAsiat. Vol. 24. № 2. P. 81–109.
- Zheng S., Li C. 1990. Comments on fossil arvicolids of China // Int. Symp. Evol. Phyl. Biostr. Arvicolids. Praha. P. 431–442.
- Zhu B., Gao H., Wang H., Gao J., Zhang Y., Dong Y., Hou J., Nan X. 2003. The origin of the genetical diversity of *Microtus mandarinus* chromosomes // Hereditas. Vol. 139. P. 90–95.

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ
СКАЛЬНЫХ ПОЛЁВОК ПОДРОДА
ASCHIZOMYS (RODENTIA, CRICETIDAE)**

И. А. Васильева, А. Г. Васильев, В. Н. Большаков
Институт экологии растений и животных УрО РАН

**Morphological divergence among rock voles of
the subgenus *Aschizomys* (Rodentia, Cricetidae)**

I. A. Vasilyeva, A. G. Vasilyev, V. N. Bolshakov
Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Department of RAS

Complex analysis of morphological disparity in rock voles of the subgenus *Aschizomys* from 13 localities in southern and north-eastern Siberia representing three nominal species: *A. macrotis*, *A. lemminus* and *A. fetisovi*, was carried out. Variability of external dimensions, craniometrical and non-metric characters as well as shape of dental crown patterns by means of geometric morphometrics methods was examined. The most significant morphological divergence is revealed between species *A. macrotis* and *A. lemminus*, this result agrees with modern molecular-phylogenetic data on the genus *Alticola*. Lemming voles from the populations of northern Yakutia and Chukotka Peninsula are morphologically distinct enough to be ranked as full species. Population from southern Yakutia should be allocated to the subspecies *A. lemminus vicina* Portenko, 1963. The taxon *A. fetisovi* Galkina et Epifantseva, 1988 described from Sohondo Ridge (northern Khentei) differs from other forms of southern Siberia by both its size and shape of the skull and dental crown patterns. However, its divergence by a complex of non-metric traits (phenes) corresponds to subspecies rank only within the limits of the species *A. macrotis*.

В качестве яркого примера неоднозначной ситуации в видовой систематике грызунов может служить род азиатских горных, или скальных, полёвок *Alticola* Blanford 1881, состав которого и таксономический ранг входящих в него форм непрерывно пересматри-

вается. Поскольку все представители рода живут в труднодоступных местах и относительно слабо и неравномерно представлены в коллекциях, сведения об их распространении, экологии и изменчивости основных таксономических признаков отрывочны и часто противоречивы. Ревизия номинативного подрода *Alticola* s.str. проведена О.Л. Россолимо с соавторами (Россолимо, Павлинов, 1986; Россолимо и др., 1988; Россолимо, 1989а,б; Rossolimo, Pavlinov, 1992). Из двух других подродов скальных полёвок наименее изучен подрод *Aschizomys* Miller, 1898: представления о его таксономическом положении и составе трактуются крайне противоречиво уже на протяжении столетия.

Коротко рассмотрим историю описания и трактовки таксономических отношений между формами, включаемыми в настоящее время в подрод *Aschizomys*. Исторически, первой из них была описана большеухая полёвка *Alticola macrotis* (Radde, 1861) из Восточных Саян. Лемминговидная полёвка *Alticola lemminus* Miller, 1898 с побережья Залива Креста (Чукотский п-ов), при описании была выделена Миллером в отдельный род *Aschizomys*. М. Хинтон (Hinton, 1926) склонялся к включению *Aschizomys* в качестве подрода в род лесных полёвок *Evotomys* (ныне рассматривается как младший синоним *Clethrionomys* или *Myodes*), однако Б.С. Виноградов (1927) пришел к выводу о большей близости *Aschizomys* со скальными полёвками *Alticola*. После описания алтайской полёвки *Alticola vinogradovi* Rasnitsyn, 1933 с Теректинского хребта таксон *Aschizomys* был включен в качестве подрода в род *Alticola* (Виноградов, Аргиропуло, 1941), что принимается до настоящего времени. При этом сначала к нему относили только лемминговидную полёвку, рассматривая алтайскую и большеухую полёвок как самостоятельные виды номинативного подрода (Огнев, 1950; Виноградов, Громов, 1952). В последующем приверженцами концепции «укрупненных» видов все три формы стали рассматриваться в ранге подвидов единого политипического вида *Alticola macrotis*, который был отнесен к подроду *Aschizomys* (Млекопитающие фауны СССР, 1963; Гептнер, Россолимо, 1968; Громов, Поляков, 1977; Каталог млекопитающих СССР, 1981; Громов, Ербаева, 1995).

Видовая общность *A. vinogradovi* и *A. macrotis* была подтверждена цитогенетическими исследованиями и гибридологическими экспериментами (Большаков и др., 1982; Bolshakov et al., 1985). Однако предпринимавшиеся попытки экспериментального скрещивания лемминговидной полёвки с южносибирскими формами не достигли

успеха (Большаков и др., 1980) и в более поздних публикациях за ней по-прежнему сохраняется видовая самостоятельность (Павлинов, Россоломо, 1987; Васильева, Васильев, 1992). В новейших таксономических сводках считается, что подрод включает два аллопатрических вида *Alticola (Aschizomys) lemminus* и *A. (Aschizomys) macrotis* (Musser, Carleton, 2005) и ряд «спорных» форм неясного ранга (Павлинов, 2003).

В самое последнее время мнение, отрицающее конспецифичность большеухой и лемминговидной полёвок, получило поддержку по данным молекулярно-филогенетического анализа (Lebedev et al., 2007). На основе секвенирования митохондриального гена цитохрома *b* в пределах трибы *Clethrionomyini* обнаружено, что *A. macrotis* и *A. lemminus* не образуют монофилетической группы, так как выявлена хорошо поддерживаемая связь *A. lemminus* (типовой вид подрода *Aschizomys*) с представителями *Clethrionomys*, который имеет базальное положение внутри общей клады. На этом основании делается вывод о возможности исключения *Aschizomys* s.str. из рода *Alticola* и включения его либо в качестве валидного подрода в состав *Clethrionomys*, либо даже выделения в отдельный род. Легко заметить, что в данном случае наблюдается возврат на исходные позиции столетней давности: описание отдельного рода *Aschizomys* Миллером и сближение его с *Evotomys* Хинтоном. Наиболее спорным при этом оказывается таксономический статус *A. macrotis*, который, по мнению указанных авторов, должен быть исключен из подрода *Aschizomys*. Подчеркнём при этом, что в качестве представителя *A. macrotis* авторы использовали только экземпляры из географических точек, входящих в ареал алтайского подвида *A. m. vinogradovi*. Последнее обстоятельство затрудняет возможность экстраполяции высказанных предположений на весь вид *A. macrotis* в целом. Имеющиеся в нашем распоряжении данные о межпопуляционной изменчивости морфологических и цитогенетических характеристик позволяют предполагать возможность более сложной картины внутривидовой дифференциации как большеухой, так и лемминговидной полёвок.

Неоднократно отмечалась дифференциация географических популяций внутри ареала лемминговидных полёвок. Так, преимущественно по особенностям окраски, группа якутско-колымских популяций лемминговидной полёвки была описана в качестве особого подвида *A. macrotis vicina* Portenko 1963 (Портенко и др., 1963), что в последствии подтвердилось многомерным краниометрическим анализом (Епифанцева, Фалеев, 2000; Реализация морфологическо-

го разнообразия..., 2003). Выяснилось также, что североякутские популяции лемминговидной полёвки отличаются от чукотских по характеристикам хромосомных наборов, особенностям строения щёчных зубов (Вукова et al., 1978; Большаков и др., 1980) и частотам неметрических признаков черепа (Васильева, Васильев, 1992; Vasil'eva, 1999). С другой стороны, одна из южносибирских форм большеухой полёвки, изолированно обитающая на гольце Сохондо (Северный Хэнтэй), относительно недавно описана в качестве самостоятельного вида *A. fetisovi* Galkina et Epifantzeva, 1988 (Галкина, Епифанцева, 1988). Остается невыясненным и таксономическое положение островной формы, выделяемой в последнее время также в отдельный вид — *A. olchonensis* Litvinov, 1960 (Павлинов, Россолимо, 1998; Литвинов и др., 2000), ранее описанной в качестве подвида *Alticola argentatus*, а позднее включённой в *A. tuvinicus* (Rossolimo, Pavlinov, 1992). По мнению И.Я. Павлинова (2003) именно *A. olchonensis* может представлять третий вид подрода, а *A. fetisovi* относится к спорным формам. Таким образом, число «спорных» географических форм *Aschizomys* на настоящий момент значительно возросло.

Обнаружение значительной межпопуляционной изменчивости кранио- и одонтологических признаков, кариотипических и некоторых молекулярно-генетических характеристик, не всегда сопровождающейся репродуктивной изоляцией, как это было экспериментально показано для алтайской и забайкальской форм большеухой полёвки (Большаков и др., 1982), вскрыло объективные причины трудностей в определении таксономической структуры подрода *Aschizomys*, которые вполне могут быть связаны с незавершенностью самих формообразовательных процессов. Остается по-прежнему актуальным поиск новых признаков и применение новых методов для анализа географических форм большеухой и лемминговидной полёвок. При этом ведущую роль на наш взгляд должны играть методы, позволяющие прямо или косвенно судить о генетической дивергенции близких форм. Наибольший интерес в этом отношении представляют молекулярно-генетические исследования, которые до настоящего времени проводились лишь на ограниченном наборе форм *Aschizomys* и не охватывали всего возможного их разнообразия. Другим перспективным подходом по нашему мнению может служить фенетический анализ (Яблоков, Ларина, 1985; Васильев и др., 2000), основанный на использовании частот фенотипических признаков (Berry, 1964, 1986; Sjøvold, 1977; Hartman, 1980). Показано, что при использовании гомологичных фенотипических признаков

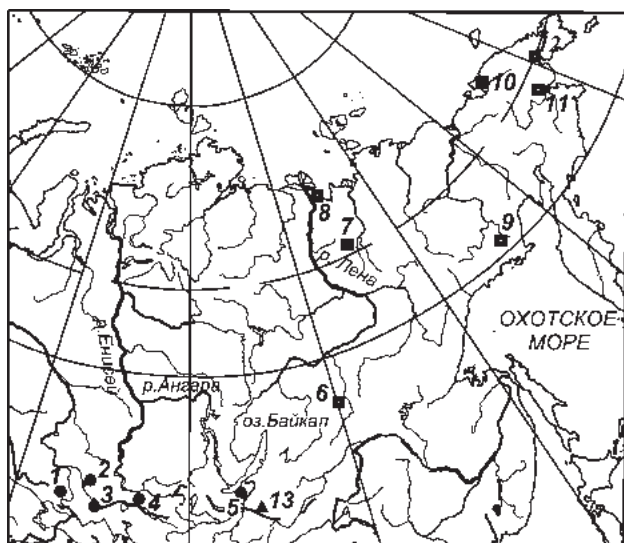


Рис. 1. Расположение мест сбора основных выборок *Alticola macrotis* (1–5) и *A. lemminus* (6–12) на юге и северо-востоке Сибири: 1 — Теректинский хр., 2 — оз. Телецкое, 3 — хр. Чихачева, 4 — Тува (хр. Цаган-Шибэту), 5 — хр. Хамар-Дабан (Байкальский запов.), 6 — р. Олекма, 7 — Верхоянский хр., 8 — окр. г. Тикси, 9 — р. Кулу (Колымское нагорье), 10 — окр. г. Певек, 11 — окр. г. Анадырь, 12 — окр. пос. Эгвекинот. 13 — голец Сохондо, Читинская обл. (*A. fetisovi*).

Fig. 1. Locations of principal samples of *Alticola macrotis* (1–5) and *A. lemminus* (6–12) in S and NE Siberia: 1 — Terekhtinsky Ridge, 2 — Teletskoye Lake, 3 — Chikhacheva Ridge, 4 — Tsagan Shibetu Ridge, Tuva, 5 — Kamar-Daban Ridge, 6 — Olekma River, 7 — Verlhojansk Ridge, 8 — Tiksi, 9 — Kulu River, Kolyma Range, 10 — Pevk, 11 — Anadyr, 12 — Egvekinot, 13 — Sokhondo Mt., Chitinskaya Obl. (*A. fetisovi*).

признаков его можно применять и для оценки уровня эпигенетической дивергенции близких видов (Васильева, 2006). К числу несомненных достоинств метода относится возможность генетической интерпретации результатов (Grüneberg, 1963; Васильев и др., 2000), а также их эволюционной трактовки (Яблоков, Ларина, 1985; Berry, 1986). Кроме того, применение метода возможно на коллекционном материале, а исключение признаков, связанных с полом и возрастом, позволяет полнее использовать материал.

Целью данного исследования является изучение морфологического разнообразия большинства номинальных форм, включаемых в на-

стоящее время в подрод *Aschizomys*, на основе комплексного анализа изменчивости традиционных морфологических признаков, включая общие размеры и основные пропорции тела, особенности строения черепа и зубной системы. Особое внимание уделено изучению изменчивости рисунка жевательной поверхности третьего верхнего щёчного зуба как важнейшего таксономического признака для всех *Alticola*, а также встречаемости гомологичных фенотипических признаков.

Материалы и методы

Географическое расположение мест сбора изученного материала приведено на карте (рис. 1). Изучены природные выборки разных форм подрода *Aschizomys* из 13 географических точек Алтая, Забайкалья, Чукотки, Южной и Северной Якутии, включая недавно описанный вид *A. fetisovi*, а также 4 лабораторные колонии, содержащиеся в виварии ИЭРиЖ УрО РАН. К большому сожалению, авторы не располагали материалом по *A. olchonensis*. Наряду с собственными сборами использовали коллекционные материалы зоологического музея Института экологии растений и животных УрО РАН и ряда других музеев, а также материалы, любезно предоставленные для исследования коллегами из разных научных учреждений (Приложение, табл. П1). Общий объём изученного материала по *Aschizomys* составил 994 экз. Дополнительно при фенетическом анализе в качестве «внешней» группы использована выборка 14 (34 экз.) серебрястой полёвки (*A. argentatus* Severtzov, 1879) из Западного Тянь-Шаня (Заилийский Алатау).

Относительный возраст полёвок, отловленных в природных условиях, определяли по комплексу признаков, учитывая степень стертости жевательной поверхности зубов, скульптурированность черепа, его размеры и пропорции. При краниометрическом анализе для сравнения использованы в природных выборках перезимовавшие зверьки, в виварных колониях — животные старше 9 месяцев, сопоставимые по возрасту с зимовавшими. На виварном материале специально изучали возрастные изменения формы эмалевого контура жевательной поверхности третьего щёчного зуба верхней челюсти. При фенетическом анализе допускали более широкий возрастной диапазон, исключая лишь самых молодых зверьков. Из лабораторных колоний в выборки включали зверьков не моложе 3 месяцев. При статистической обработке данных использовали сопоставимые группы животных одного и того же относительного возраста, учитывали связь признаков с полом зверьков.

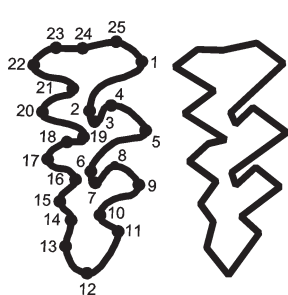


Рис. 2. Коронка M^3 с метками (1–25, слева) и его модельная конфигурация (справа) у забайкальской формы *Alticola macrotis*.

Fig. 2. Toothcrown of M^3 with landmarks (1–25, left) and its model shape (right) in Transbaikalian form of *Alticola macrotis*.

Стандартные экстернальные признаки (масса тела, длина тела, хвоста и уха) полёвок сравнивали на основе собственных измерений и данных, которые сопровождали коллекционные музейные серии. К сожалению, не во всех случаях имелась полная информация, поэтому сравнение проводили по тем данным, которые были доступны.

Для оценки краниометрических различий с помощью штангенциркуля (с точностью 0.05 мм) выполнены 7 стандартных промеров черепа: кондилобазальная длина (КБД), длина диастемы (ДД), альвеолярная длина верхнего зубного ряда (ДВЗР), межглазничная (МГШ), скуловая (СКШ) и заглазничная ширина (ЗГШ), а также высота черепа в области барабанных камер (ВЧ) (Виноградов, Громов, 1952). При многомерном сравнении промеры черепа предварительно логарифмировали и нормировали. Сравнительную оценку межгрупповых краниометрических различий провели на основе метода главных компонент и дальнейшего дискриминантного анализа на ограниченном наборе выборок. Мелкие выборки при этом не использовали и не объединяли.

При сравнении изменчивости формы зубов применили методы геометрической морфометрии (Rohlf, Slace, 1990; Павлинов, Микешина, 2002; Zelditch et al., 2004). Рисунки внешнего контура жевательной поверхности третьего верхнего щёчного зуба (M^3), выполненные с помощью рисовального аппарата РА-6, сканировали с помощью планшетного сканера при разрешении 600 dpi, оцифрованные изображения описывали с помощью 25 меток (рис. 2). Метки маркируют вершины гомологичных входящих и выступающих углов на жевательной поверхности, а также характеризуют форму последней непарной петли. Использовали только правые конфигурации зубов, при этом изображения левых зубов разворачивали горизонтально на 180° в программе GIMP 2.4.4. Расстановку меток и запись их

координат проводили с помощью экранного дигитайзера с использованием программы TPSdig 1.40 (Rohlf, 2004a).

Методами Прокрустового наложения на основе программы TPSSuper 1.14 (Rohlf, 2004b) получали выборочные усреднённые (консенсусные) изображения зубов и их двумерные координаты по 25 меткам. Процедуру наложения сравниваемых объектов относительно консенсусной конфигурации меток проводили методом Прокрустова анализа на основе обобщенных наименьших квадратов (GLS). Затем консенсусные данные по всем выборкам объединяли в общую серию и методом главных компонент (PCS) с помощью программы APS 2.42 (Penin, 2001) проводили ординацию конфигураций зубов у разных географических форм. Координаты главных компонент формы вычисляли при коэффициенте $\alpha=0$, поэтому они соответствуют координатам компонент относительных деформаций.

По значениям частных деформаций и аффинных трансформаций провели канонический анализ. Расчёты выполнили с помощью программы CVAGen60 пакета IMP (Zelditch et al., 2004), включая оценку значимости межгрупповых различий вдоль канонических переменных и корректности групповой идентификации особей. При юстировке метода предварительно соотнесли размах подвидовых, возрастных и половых различий в форме зубов и оценили значимость величины смещения при повторной расстановке меток на основе модели двухфакторного многомерного дисперсионного анализа MANOVA частных прокрустовых дистанций, приняв в качестве первого фактора подвидовую принадлежность, а в качестве второго — повторную расстановку меток. Для оценки соответствующих значений F-критерия в перестановочном (permutation) тесте использовали 100 повторных реплик.

Фены неметрических признаков черепа млекопитающих морфологически представляют собой дискретные вариации в его строении: наличие или отсутствие определённых отверстий для прохождения кровеносных сосудов и нервов, появление дополнительных костных структур, выпадение или редукция определённых элементов и другие (Яблоков, Ларина, 1985; Ларина, Еремина, 1988; Васильев и др., 2000). В работе использовали гомологичные фены по 21 неметрическому признаку черепа (рис. 3). Поиск фенов и дальнейшую классификацию материала проводили с помощью бинокулярного микроскопа МБС-10 при увеличении 4×12.5 . Большая часть признаков являются билатеральными структурами. Обнаруженные фены билатеральных структур подсчитывали на левой и правой сторонах

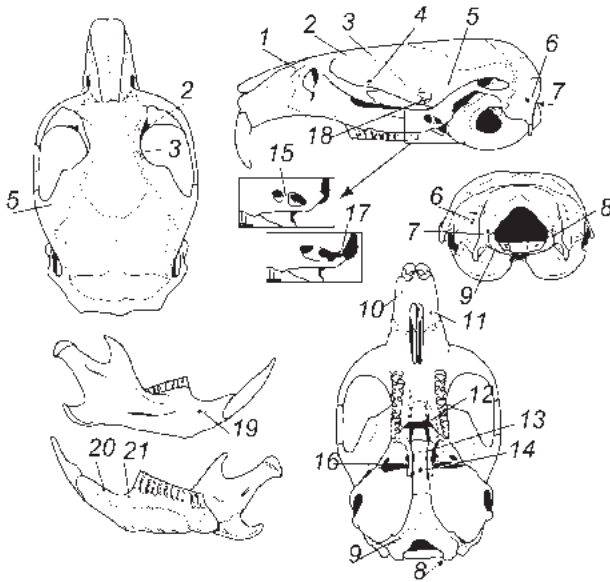


Рис. 3. Расположение фенев (1–21) на черепе *Alticola lemminus* (по Vasil'eva, 1999); * — медиальные признаки:

Fig. 3. Position of fenes of (1–21) on the skull of *Alticola lemminus* (after Vasil'eva, 1999); * — medial traits:

1 — FPodu, 2 — FFrAn, 3 — FFr, 4 — FEtdu, 5 — FTm(-), 6 — FeMs, 7 — FFsOcsi, 8 — FCnsu, 9 — FHgsi, 10 — FPmlaan, 11 — FPmla, 12 — MgPlpolc, 13 — FBsme*, 14 — FeBs*, 15 — StAsla, 16 — TbAsve(-), 17 — LmPtla(-), 18 — PnIo, 19 — FMtacan, 20 — FMtdoan, 21 — FMtlg.

черепу отдельно как «наличие» или «отсутствие», а частоты встречаемости для каждого признака вычисляли на основе общего числа изученных сторон в соответствии с имеющимися рекомендациями (Hartman, 1980).

Перед проведением фенетического межгруппового анализа оценивали связь признаков с возрастом, полом, друг с другом и размерами тела, что позволило, удалив зависимые признаки, избавиться от влияния этих факторов при дальнейших сравнениях. Множественные межгрупповые сравнения выборок по отдельным признакам проводили с помощью *G*-критерия (Sokal, Rohlf, 1995).

Фенетические дистанции *MMD* (**mean measure of divergence**) между выборками и их стандартные отклонения *MSD* рассчитывали по формулам, предложенным Хартманом (Hartman, 1980). Усредненные среднеквадратичные отклонения *MSD* (**mean standard deviation**) рассчитывали по формуле, предложенной Сьевальдом (Sjøvold, 1977). Фенетические *MMD*-дистанции статистически значимы на уровне $p < 0.05$ при $MMD > 2MSD$. Дополнительно по матрицам *MMD*-дистанций вычисляли меры усредненной фенетической уникальности *MMU* (**mean measure of uniqueness**) для каждой выборки как среднюю *MMD* данной выборки со всеми остальными (по Berry, 1964).

По рекомендации Хартмана (Hartman, 1980) проводили многомерное неметрическое шкалирование матрицы фенетических *MMD*-дистанций методом минимального «стресса» Крассела для корректной ординации сравниваемых групп и графической визуализации отношений их сходства. Надёжность оценок и правильность числа выбранных измерений проверяли по величине критерия стресса и линии монотонной регрессии на диаграмме Шепарда.

При построении дендрограммы вероятных филологических отношений между формами подрода *Aschizomys* использовали кластерный анализ методом филогенетического NJ-связывания (Saitou, Nei, 1987). Для укоренения деревьев в качестве внешней группы взята выборка *A. argentatus* — вида, который является представителем другого подрода в составе *Alticola* s.lato. Оценку устойчивости структуры NJ-дендрограмм провели двумя способами: по матрице *MMD*-дистанций без процедуры многомерного неметрического шкалирования по программе MEGA 4.0 и по матрице шкалированных *MMD*-дистанций в метрике хордового расстояния по программе PAST 1.81. В последнем случае оценивали уровни бутстреп-поддержек в узлах деревьев по 100 повторным репликам.

Статистический анализ материала проводили на основе пакетов программ Statistica 5.5 (StatSoft, Inc., 1984–2001), PHEN 3.0 (Васильев, 1995), APS 2.42 (Penin, 2001), TPS (Rohlf, 2004a,b, 2007), IMP (Zelditch et al., 2004), MEGA 4.0 (Tamura et al., 2007) и PAST 1.81 (Hammer et al., 2008).

Результаты и обсуждение

Изменчивость экстернальных и краниометрических признаков

Наиболее крупными, имеющими наибольшую массу и длину тела, являются формы большеухой полёвки. Сравнение средних значений

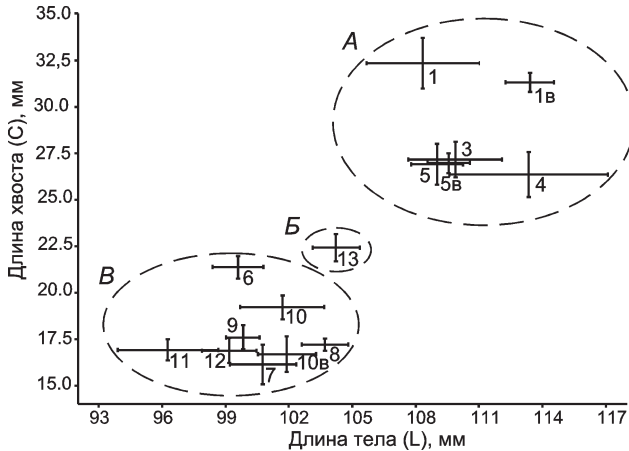


Рис. 4. Соотношение длин тела и хвоста в выборках *Aschizomys*: А — *Aliticola macrotis* (1–5В), Б — *A. fetisovi* (13), В — *A. lemminus* (6–12). Обозначения выборок как на рис. 1 и в табл. П1.

Fig. 4. Ratio of body length and tail length in the samples of *Aschizomys*: А — *Aliticola macrotis* (1–5В), Б — *A. fetisovi* (13), В — *A. lemminus* (6–12). See Fig. 1 and Table П1 for sample designation.

длин тела и хвоста позволило чётко подразделить выборки большеуших и лемминговидных полёвок. У лемминговидных полёвок длина тела и хвоста в целом значительно меньше, чем у большеуших (рис. 4). Из рисунка видно, что полёвка Фетисова занимает промежуточное положение между ними. Лемминговидные полёвки, кроме выборки из окрестностей г. Анадырь, имеют достоверно меньшие размеры длины ступни, чем большеушие, но не отличаются по этому показателю от полёвки Фетисова, также имеющей небольшие размеры ступни. Меньшие размеры тела, хвоста и ступни у лемминговидных полёвок могут быть связаны с общим укорочением времени развития в условиях короткого северного лета. Близость к ним по данным параметрам полёвок Фетисова объяснить сложнее, поскольку это может быть обусловлено и суровыми горными условиями обитания и историческими корнями этой изолированной на гольце Сохондо южной формы.

Результаты стандартной биометрической обработки семи промеров черепа полёвок из 12 географических точек представлены в Приложении (табл. П2). Обращает на себя внимание большое сходство природных и виварных животных как у алтайского, так и у

забайкальского подвидов. Между подвидовыми формами отмечено единственное значимое различие по скуловой ширине, имеющей большее значение у алтайского подвида. В географически промежуточных популяциях (из района оз. Телецкого и с хр. Чихачева) выявлено промежуточное значение данного признака. Большеухие полёвки отличаются от лемминовидных несколько более крупным черепом. Сохондинская форма имеет самые низкие значения промеров среди южносибирских форм и наиболее приближается к лемминговидным полёвкам из южной Якутии. Мелкие размеры черепа имеют также полёвки из Тувы, но возможно, что это связано ограниченным объёмом данной выборки из-за плохой сохранности материала.

По материалам Л.Ю. Епифанцевой и В.И. Фалеева (2000), полученным на основе многомерного анализа комплекса краниометрических и одонтологических признаков методом главных компонент, полёвки из Тувы (хр. Обручева) проявляют большее сходство с забайкальским, чем с алтайским подвидом. Для лемминговидной полёвки авторами была отмечена направленная межпопуляционная изменчивость габитуальных признаков (длины задней ступни и хвоста) и пропорций черепа в градиенте с севера на юг, что справедливо связывается с различиями в скорости роста (Реализация морфологического разнообразия..., 2003). Наши данные отчасти согласуются с этими выводами, однако на нашем материале выявлено резкое различие между североякутскими и чукотскими лемминговидными полёвками по скуловой ширине, которая значимо больше у якутской формы (согласно тесту Ньюмена—Кейлса при попарном сравнении $p = 0.0069$). Следует также заметить, что длина диастемы у полёвки Фетисова значимо меньше, чем у всех сравниваемых форм ($p < 0.0001$).

Предварительный анализ показал, что по большинству промеров черепа природные и виварные выборки статистически не различаются. В виварных колониях алтайского и забайкальского подвидов большеухой полёвки выявлено, однако, значимое и однонаправленное уменьшение длины зубного ряда. Двухфакторный дисперсионный анализ по факторам «подвид» и «условия содержания» обнаружил значимые межгрупповые различия лишь по фактору «условия содержания». Поскольку взаимодействие факторов «подвид × условия содержания» не было значимым, то можно заключить, что изменения длины зубного ряда происходят параллельно у обеих форм и не должны повлиять на их дискриминацию.

Табл. 1. Результаты дискриминантного анализа размеров и формы черепа у пяти форм *Aschizomys*.**Table 1.** Results of discriminant analysis of skull size and shape of five groups of *Aschizomys*.

Формы и показатели	Дискриминантные функции			% ID
	DCF 1	DCF 2	DCF 3	
<i>Alticola m. macrotis</i>	-1.650	-1.261	0.443	79.17
<i>A. m. vinogradovi</i>	-1.759	0.356	-0.123	83.72
<i>A. lemminus</i> (Тикси)	1.140	1.758	-0.445	100.00
<i>A. lemminus</i> (Певек)	2.229	-0.254	0.889	80.00
<i>A. fetisovi</i>	1.962	-4.028	-1.200	100.00
Собственные числа	3.0802	2.3914	0.3520	
Степеней свободы	32	21	12	
Доля дисперсии (%)	51.8	40.3	5.9	
Уровень значимости	< 0.001	< 0.001	< 0.001	

Дискриминантный анализ формы и размеров черепа провели по тем же семи промерам, включив в сравнение пять наиболее крупных выборок: виварные колонии забайкальского и алтайского подвидов большеухой полёвки, певекскую и тиксинскую выборки лемминговидной полёвки, а также меньшую по объёму выборку полёвки Фетисова. К сожалению, серия из Южной Якутии оказалась непригодной для многомерного сравнения из-за плохой сохранности черепов. На первые три дискриминантные функции пришлось 98% межгрупповой дисперсии (табл. 1), что позволяет надежно характеризовать изменчивость размеров и формы (пропорций) черепа у сравниваемых форм полёвок. Из таблицы по значениям и знакам центроидов выборок видно, что вдоль первой дискриминантной оси наблюдаются различия между большеухими полёвками, с одной стороны, и лемминговидными и полёвкой Фетисова, с другой. Коэффициент ранговой корреляции Спирмена между значениями первой дискриминантной канонической функции (DCF 1) и длиной зубного ряда оказался при этом крайне мал и статистически недостоверно отличался от нуля ($r_s = -0.11$; $p = 0.180$; $n = 188$). Поэтому предположение о возможном влиянии изменения размеров зубов полёвок в виварии на результаты сравнения природных и виварных серий не подтвердилось, и этим явлением можно в данном случае пренебречь при сопоставлении сравниваемых форм *Aschizomys* по виварным и природным выборкам.

Табл. 2. Обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) между центроидами выборок пяти форм *Aschizomys*.

Table 2. Generalized Mahalanobis distances (D^2) between sample centroids of five forms of *Aschizomys*.

Формы	2	3	4	5
1	3.85	18.44	17.46	24.72
2	—	11.24	17.97	35.58
3		—	7.51	36.18
4			—	19.40

Примечание. Обозначения: 1. *A. m. macrotis*, 2. *A. m. vinogradovi*, 3. *A. lemminus* (Тикси), 4. *A. lemminus* (Певек), 5. *A. fetisovi*. Различия статистически значимы при $p < 0.001$.

Вдоль второй оси, на которую приходится 40.3% дисперсии, наибольшие различия проявились между полёвкой Фетисова, с одной стороны, и североякутской формой лемминговидной полёвки, с другой. В результате проведённого сравнения оказалось, что в пределах изученного материала безошибочно дискриминируются (100%) именно эти крайние формы (см. табл. 1).

Оценка ранговой корреляции значений дискриминантных канонических функций с полом выявила слабые связи с первой ($r_s = -0.18$; $p = 0.012$; $n = 188$) и третьей осями ($r_s = 0.28$; $p < 0.001$; $n = 188$). Половые различия вдоль первой оси, действительно, невелики, а поскольку на первые две дискриминантные канонические функции приходится 92.1% межгрупповой изменчивости, следует признать, что влияние пола на описанные выше различия по размерам и форме черепа пренебрежимо мало.

Забайкальский и алтайский подвиды большеухой полёвки также заметно различаются по размерам и пропорциям черепа, но в данном случае корректность их дискриминации колеблется от 79.17% для *A. m. macrotis* до 83.72% для *A. m. vinogradovi*. Различия между североякутской и чукотской формами лемминговидной полёвки по краниометрическим характеристикам еще больше (табл. 2). Самой морфометрически своеобразной оказалась полёвка Фетисова. Примечательно, что квадрат обобщенного расстояния Махаланобиса между выборками полёвки Фетисова и североякутской формы лемминговидной является максимальным и составляет 36.18.

Таким образом, наши результаты не согласуются с отдельными выводами, полученными ранее Л.Ю. Епифанцевой и В.И. Фалеевым (Реализация морфологического разнообразия., 2003). Подтверж-

даются своеобразие полёвки Фетисова по краниометрическим характеристикам, а также большие различия между большеухими и лемминговидными полёвками, однако нами выявлены отчётливые различия и между якутской и чукотской формами лемминговидной полёвки. При этом североякутская форма на довольно большом материале по зимовавшим зверькам дискриминируется от всех других в 100% случаев.

Изменчивость рисунка третьего верхнего коренного (M³)

Основным диагностическим признаком, отличающим алтайскую полёвку от большинства других родственных форм и в частности от забайкальской, считается особенность строения третьего верхнего коренного зуба, а именно наличие нескольких замкнутых пространств на его жевательной поверхности (Разоренова, 1933; Огнев, 1950; Виноградов, Громов, 1952). По мнению А.П. Разореновой (1933), этот признак сближает алтайскую высокогорную полёвку с лемминговидной. Тем не менее, ряд авторов, указывая на значительную внутривидовую изменчивость этого признака, оспаривают его диагностическое значение (Фетисов, 1936; Тупикова, Шведов, 1961; Гептнер, Россоломо, 1968).

Ранее мы детально описали морфотипическую изменчивость M³ у алтайского и забайкальского подвидов большеухой полёвки, а также у североякутской и чукотской форм лемминговидной полёвки с учётом проявлений складчатости внутренней и внешней сторон зуба, числа и расположения замкнутых дентиновых пространств на его жевательной поверхности (Большаков и др., 1980).

В виварных колониях у алтайских зверьков наиболее часто встречаются морфотипы, имеющие три замкнутых пространства (табл. 3). Напротив, для забайкальских наиболее типично одно сплошное дентиновое пространство на M³, редко — отделённое второе. Привлечение природного материала показало, что для алтайской формы характерна сильная межпопуляционная изменчивость этого признака, её размах может превышать различие между подвидами большеухой полёвки. Интересно отметить, что в олекминской выборке лемминговидной полёвки из Южной Якутии преобладают 3 замкнутых пространства, но встречаются также 4, 5 и даже 6 замкнутых пространств. Лемминговидная полёвка из окрестностей г. Певека также имеет сложные зубы с большим числом замкнутых пространств, как и в выборке из окрестностей г. Анадырь, однако североякутская форма из окрестностей г. Тикси имеет обычно одно, реже два или

Табл. 3. Изменчивость числа замкнутых пространств на поверхности М³ у *A. lemminus*, *A. m. macrotis*, *A. fetisovi* в лабораторных колониях и природных популяциях.

Table 3. Variation of close spaces on M³ surface in lab colonies and natural populations of *A. lemminus*, *A. macrotis*, *A. fetisovi*.

Выборка	N	С числом замкнутых пространств (%)						Среднее	
		1	2	3	4	5	6	M	± m
Лабораторные колонии									
<i>A. m. vinogađovi</i>	254	2.8	27.2	39.4	23.6	7.0	0	3.05	± 0.06
<i>A. m. macrotis</i>	206	67.5	29.6	2.9	0	0	0	1.35	± 0.04
Природные популяции									
Хамар-Дабан	14	64.3	28.6	7.1	0	0	0	1.43	± 0.17
Хр. Чихачева	38	65.8	10.5	21.1	2.6	0	0	1.61	± 0.15
Оз. Телецкое	10	100	0	0	0	0	0	1.00	
Алтай (данные Туликовой, Шведова (1961))	14	7.1	21.4	43.0	21.4	7.1	0	3.00	± 0.28
Южная Якутия	53	7.5	15.1	39.6	22.6	11.3	3.8	3.26	± 0.16
Кольмское нагорье, р. Кулу	39	5.1	17.9	38.5	15.4	15.4	7.7	3.41	± 0.21
<i>A. lemminus</i> Анадырь	10	20.0	0	0	30.0	50.0	20.0	3.90	± 0.50
<i>A. lemminus</i> Тикси	45	71.1	26.7	2.2	0	0	0	1.31	± 0.08
<i>A. lemminus</i> Певек	33	0	0	9.1	30.3	51.5	9.1	4.61	± 0.14

три дентиновых поля, что сближает её с забайкальской. Однако морфотипы с двумя пространствами у североякутских зверьков отличаются местом разделения дентиновых полей: если у забайкальской и алтайской форм при образовании второго пространства происходит разделение полей первого и второго треугольников, то у североякутской это достигается за счёт обособления передней петли и утраты её сообщения с полем первого внешнего треугольника. Лемминговидные полёвки с Колымского нагорья (р. Кулу) характеризуются, как и чукотские, большим средним числом дентиновых полей. Отметим, что практически у всех изученных зубов полёвок Фетисова имелось лишь одно замкнутое пространство, как и у забайкальской большеухой полёвки.

Таким образом, опираясь на среднее число замкнутых дентиновых полей M^3 , можно отметить три аспекта, полезных для дальнейшего обсуждения. Во-первых, установлена неоднородность лемминговидных полёвок, среди которых резко выделяется североякутская форма из окрестностей г. Тикси. Во-вторых, обнаружена сложная пространственная картина изменчивости данного параметра для выборок, которые территориально близки к месту описания алтайской формы большеухой полёвки. В-третьих, полёвка Фетисова по данному параметру тяготеет к географически близкой, но изолированной от нее забайкальской большеухой полёвке.

Для всех сравниваемых форм характерно варьирование числа выступающих и входящих углов на буккальной и лингвальной сторонах зуба — складчатости (Большаков и др., 1980). Алтайская форма имеет по три хорошо выраженных выступающих угла на обеих сторонах зуба. Напротив, для забайкальской полёвки характерно по четыре выступающих угла с обеих сторон. Однако при наличии сильной межпопуляционной изменчивости этих признаков, показанной нами для алтайской формы, использование их в диагностических целях не эффективно. Наиболее резкие различия в строении третьего верхнего коренного зуба обнаружены между чукотской и североякутской формами лемминговидной полёвки. Чукотская группировка характеризуется наибольшей складчатостью внутренней и внешней сторон зуба. Можно также добавить, что именно для чукотских зверьков характерна особенность общей конфигурации M^3 , отмеченная В.Г. Гептнером и О.Л. Россолимо (1968) для всей северо-восточной группы лемминговидных полёвок: «зуб кажется как бы сдавленным в переднем и заднем направлениях, выступающие углы расположены плотнее друг к другу за счёт более узких входящих углов» (с. 87). Севе-

роякутская лемминговидная полёвка по строению M^3 имеет больше сходства с алтайской и забайкальской формами большеухой полёвки, чем с чукотской лемминговидной. По складчатости внутренней и внешней сторон зуба североякутская форма занимает промежуточное положение между алтайской и забайкальской, но значительно ближе к забайкальской, так как зубы североякутских зверьков обычно имеют в той или иной степени выраженный четвёртый внутренний выступающий угол. Однако на внешней стороне зуба у североякутских полёвок, как правило, только три выступающих угла, а четвёртый выражен лишь у отдельных экземпляров. В целом последняя петля M^3 у них имеет удлинённую форму, а дополнительные выступающие углы на обеих сторонах талона не достигают по величине размеров первых трёх выступающих углов.

Для выявления общей картины морфотипической дивергенции в масштабе подрода *Aschizomys* были применены методы геометрической морфометрии, позволяющие интегрально выявлять тенденции изменения формы объектов независимо от их различий по размерам.

Анализ изменчивости рисунка жевательной поверхности M^3 методами геометрической морфометрии

Целью данного сравнения была попытка изучить изменчивость конфигурации рисунка жевательной поверхности третьего верхнего щёчного зуба (M^3) у форм подрода *Aschizomys* из Южной и Северо-Восточной Сибири, включая *A. fetisovi* с помощью методов геометрической морфометрии.

Предварительно проанализировали возможное смещение оценок за счёт повторной расстановки меток на примере сравнения выборок полёвок двух подвидов большеухой полёвки. Провели двухфакторный многомерный дисперсионный анализ (MANOVA) значений частных прокрустовых дистанций с использованием 100 повторных реплик на основе перестановочного теста (permutation test). Подвидовые различия по форме M^3 оказались статистически достоверными ($F = 20.25$; d.f.1 = 46; d.f.2 = 7498; $p < 0.001$), но ни фактор повторной расстановки меток ($F = 0.63$; d.f.1 = 46; d.f.2 = 7498; $p = 0.910$), ни взаимодействие факторов «подвид × повторная расстановка меток» ($F = 0.38$; d.f.1 = 46; d.f.2 = 7498; $p = 1.000$) не были значимыми. Аналогично было установлено, что различия между изменчивостью левых и правых зубов тоже носят случайный характер. Это позволило при сравнении разных форм *Ashizomys*

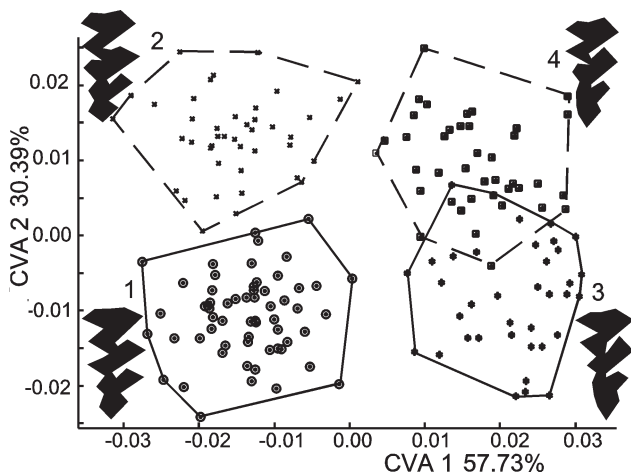


Рис 5. Результаты канонического анализа возрастных изменений формы M^3 у молодых (1,3) и старых (2,4) зверьков забайкальского (1,2) и алтайского (3,4) подвидов *Alticola macrotis*.

Fig. 5. Results of canonical analysis of age variation of shape of M^3 in young (1,3) and adult (2,4) specimens of Transbaicalian (1,2) and Altai (3,4) subspecies of *Alticola macrotis*.

проводить лишь однократную расстановку меток и использовать объединенные серии правых и горизонтально повернутых левых зубов (см. Материалы и методы).

Предварительно также оценили размах возрастной изменчивости рисунка жевательной поверхности. Провели канонический анализ межгрупповой изменчивости формы жевательной поверхности M^3 у 3- и 9-месячных полёвок из виварных колоний забайкальского и алтайского подвидов *A. macrotis*. Межгрупповые различия вдоль всех трёх первых канонических переменных оказались статистически значимыми. На долю межгрупповой дисперсии вдоль первой канонической переменной приходится 57.73%. Наибольшие различия вдоль этой оси проявились между сравниваемыми подвидами большеухой полёвки (рис. 5). Вдоль второй канонической переменной, на которую приходится 30.39% дисперсии, проявились исключительно возрастные различия. Из рисунка видно, что в нижней части графика располагаются полигоны изменчивости молодых зверьков обоих подвидов, а в верхней части — старых животных. Приведенные на рисунке консенсусные конфигурации зубов четырех сравниваемых групп полёвок выявляют общие тен-

денции возрастных изменений формы зуба. С возрастом у обоих подвидов происходит характерное относительное уменьшение величины талона и ширины передней непарной петли. Вдоль третьей оси (11.88% дисперсии) наблюдается взаимодействие факторов «подвид × возраст», то есть оказывается, что некоторые черты формы зубов молодых полёвок одного подвида соответствуют чертам старых полёвок другого, и наоборот. Двухфакторный MANOVA с использованием перестановочного теста (100 повторных реплик) подтвердил статистическую значимость влияния обоих факторов и их взаимодействия.

Аналогичное сравнение было проведено и для определения величины возможных смещений оценок из-за проявления половых различий по форме зуба. Двухфакторный MANOVA частных прокрустовых дистанций по факторам «подвид» и «пол» при использовании 100 повторных перестановок (permutation test) выявил значимость влияния первого фактора ($F = 19.743$; d.f.1 = 46; d.f.2 = 8234; $p \ll 0.001$), но не подтвердил достоверность межгрупповых различий как по фактору «пол» ($F = 1.148$; d.f.1 = 46; d.f.2 = 8234; $p = 0.250$), так и при взаимодействии обоих факторов ($F = 0.979$; d.f.1 = 46; d.f.2 = 8234; $p = 0.410$).

Таким образом, если половыми различиями по форме зубов можно пренебречь и объединить данные по самцам и самкам, то возрастная изменчивость оказывается существенной и может повлиять на оценку дивергенции разных форм *Aschizomys*. По этой причине основной анализ материала проводили по животным старшей возрастной группы.

Поскольку в нашем распоряжении, наряду с достаточно большими выборками, имелись небольшие локальные серии зубов по малым выборкам, было принято решение провести два варианта сравнения географических форм и видов. В первом случае мы попытались изучить и описать общие направления межгрупповой изменчивости формы M^3 у разных форм *Aschizomys*, включая малые выборки. Для этой цели методом наложения получали усредненные (консенсусные) двумерные координаты по 25 меткам (см. рис. 2), характеризующие изображения зубов в каждой из 11 элементарных выборок (выборки из окрестностей Анадыря и Эгвекинота не были включены из-за сильной возрастной деградации зубов). Затем консенсусные данные по всем изученным выборкам объединили и провели их ординацию методом главных компонент (PCS) для разных географических форм большеухих и лемминговидных полёвок, а также полёвки Фетисова. Во втором варианте, исполь-

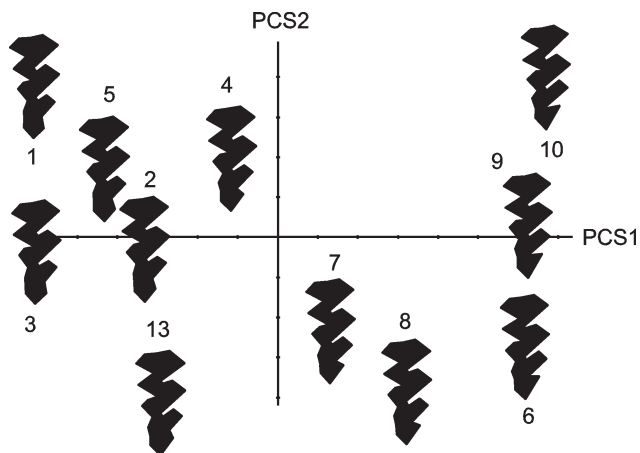


Рис. 6. Многомерная ординация различий в строения M^3 у 11 аллопатрических групп *Aschizomys* после Прокрустова выравнивания на основе главных компонент формы (PCS1, PCS2). Выборки 1–13 как на рис. 1.

Fig. 6. Multidimensional ordination of M^3 shapes in eleven allopatric forms of *Aschizomys* after Procrustes alignment based on shape principal components (PCS1, PCS2). The samples 1–13 as in Fig. 1.

зую сравнительно большие выборки, провели канонический анализ конфигураций зубов у шести географически удалённых друг от друга основных географических форм и видов: забайкальской и алтайской большеухих полёвок, полёвки Фетисова, лемминговидных полёвок из Южной Якутии (бассейн р. Олекмы), Северной Якутии (Хараулахский хр., окрестности г. Тикси), а также с Чукотки (окрестности г. Певек).

В первом варианте расчётов основная изменчивость конфигурации M^3 описана первыми тремя главными компонентами формы (рис. 6). Исходя из конфигурации расположения центроидов выборок, первая из них PCS1, объясняющая 56.04% (бутстреп-интервал: 47.3–73.5%) общей дисперсии, характеризует различия между южно-сибирскими и северо-восточными формами, традиционно относимыми к собственно большеухим и лемминговидным полёвкам. полёвка Фетисова в плоскости двух первых PCS несколько сближается с формой из окрестностей г. Тикси, а полёвки из Южной Якутии (р. Олекма) и Колымского нагорья (р. Кулу) размещены на графике

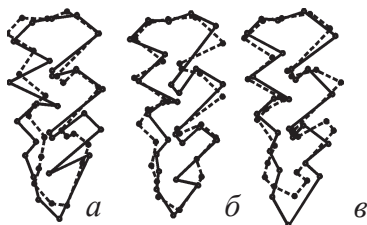


Рис. 7. Сравнение экстремальных контуров M^3 для первых трех главных компонент формы (PCS), характеризующих направления географической изменчивости зуба у таксонов *Aschizomys* вдоль: *a* — PCS1, *б* — PCS2, *в* — PCS3; штриховой контур — минимальное, сплошная линия — максимальное значения PCS.

Fig. 7. Comparison of M^3 extremal outlines for the first three principal components of shape (PCS) reflecting directions of the tooth geographic variation in *Aschizomys* taxa along: *a* — PCS1, *б* — PCS2, *в* — PCS3. Broken line is minimal and solid line is maximal PCS values.

между североякутскими и чукотскими выборками лемминговидной полёвки.

Для содержательной интерпретации географических различий в конфигурации M^3 использовали программу APS 2.41 (Penin, 2001), позволяющую динамически визуализировать изменения главных компонент формы и интерпретировать деформации M^3 , используя модельные конфигурации зубов. Программа позволяет построить комбинированное парное изображение крайних (экстремальных) значений соответствующей главной компоненты формы, которые на приведенном рисунке нанесены сплошной и штриховой линиями (рис. 7). Хорошо видно, что штриховой контур (минимальное значение PCS1) соответствует M^3 , который имеет относительно простое строение талона, с тремя лингвальными выступающими углами, а также имеет отчетливый просвет между передней непарной петлей и первым наружным треугольником. Этот вариант слияния характерен для всех южных форм и наиболее четко проявляется у большеухой полёвки и полёвки Фетисова. Противоположное, то есть максимальное значение PCS1 обозначено сплошным контуром. При данной структуре зуба наблюдается сжатие стенок эмали между передней непарной петлей и первым наружным треугольником, которое приводит к исчезновению слияния и отшнуровке передней непарной петли. Параллельно усложняется структура талона, что проявляется

в формировании четвёртого лингвального выступающего угла. Такие варианты строения зубов характерны для выборок лемминговидной полёвки, включая и географически промежуточные (Южная Якутия и Колымское нагорье). Наиболее сложные зубы (наибольшее значение PCS1) имеют чукотские лемминговидные полёвки (г. Певек).

На второй план вдоль второй главной компоненты формы (15.44% общей дисперсии; бутстреп-интервал 3.2–25.8%) выступили различия по форме M³ между североякутской и чукотской группировками лемминговидных полёвок, и проявилось своеобразие зубов полёвки Фетисова. Минимальное значение PCS2 также обозначено в данном случае штриховым контуром. Зубы с такой конфигурацией типичны для североякутской формы лемминговидной полёвки. При этом наблюдается расширение просветов между первым наружным треугольником и передней непарной петлёй, а также упрощение структуры талона. Данная структура в целом близка к конфигурации зуба, характерной для полёвки Фетисова. Сплошным контуром показано максимальное значение PCS2, при котором образуется характерная перемычка между первым (наружным) и вторым (внутренним) треугольниками, формируется дополнительный четвёртый лингвальный угол, а также начинает закладываться четвёртый буккальный угол. В целом зуб становится более сложным. Такие зубы типичны для чукотской формы лемминговидной полёвки. По третьей компоненте (PCS3, 9.53% дисперсии, бутстреп-интервал 2.6–19.9%) проявились особенности строения зуба у алтайского и забайкальского подвидов большеухой полёвки, которые уже были описаны выше.

Таким образом, по изученным характеристикам полёвка Фетисова, изолированно обитающая на гольце Сохондо, обособляется по форме M³ от южно-сибирских форм *A. macrotis* приблизительно на том же уровне, что и североякутская и чукотская формы лемминговидной полёвки друг от друга.

Во втором варианте сравнения на основе канонического анализа изменчивости конфигурации M³ шести относительно крупных выборок основных форм *Aschizomys* между ними были выявлены значимые межгрупповые различия вдоль всех пяти первых канонических переменных (рис. 8). Вдоль первой оси (52.22% межгрупповой дисперсии) отчётливо проявилось своеобразие большеухой и лемминговидной полёвок. По значениям координат первой канонической переменной полёвка Фетисова относительно близка к забайкальской большеухой полёвке. Вдоль второй оси (16.21% дисперсии) наибольшие различия наблюдаются между североякутской и чукотской фор-

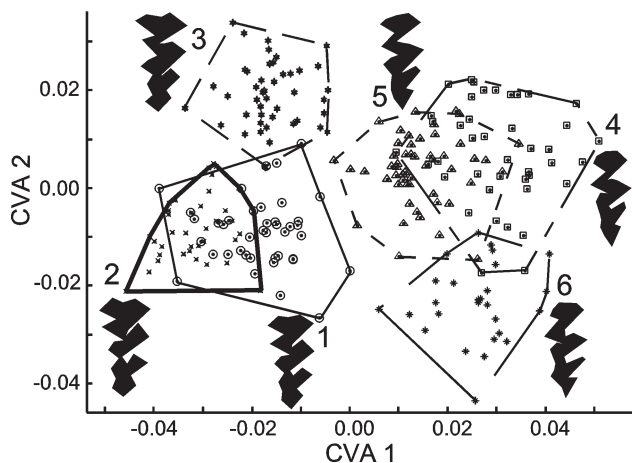


Рис. 8. Результаты канонического анализа изменчивости конфигурации M^3 у шести основных форм *Aschizomys*: 1 — *A. m. macrotis*; 2 — *A. m. vinogradovi*; 3 — *A. fetisovi*; 4 — *A. lemminus* (р. Олекма); 5 — *A. lemminus* (Тикси); 6 — *A. lemminus* (Певек).

Fig. 8. Results of canonical analysis of M^3 shape variation among six principal forms of *Aschizomys*: 1 — *A. m. macrotis*; 2 — *A. m. vinogradovi*; 3 — *A. fetisovi*; 4 — *A. lemminus* (Olekma River); 5 — *A. lemminus* (Tiksi); 6 — *A. lemminus* (Pevек).

мами лемминговидной полёвки. Нанесенные на график усредненные конфигурации M^3 каждой выборки позволяют визуализировать направления межгрупповой изменчивости формы зуба. Хорошо видно, что полученные результаты согласуются с выводами, полученными на основе первого варианта расчётов. Своеобразие североякутской лемминговидной полёвки от всех остальных проявилось и в направлении положительных значений третьей канонической переменной (рисунок не приводится), на которую приходится 12.89% межгрупповой дисперсии.

Канонический анализ позволил почти безошибочно идентифицировать объекты по исходным выборкам (табл. 4), используя вычисленные CVA-дистанции. В среднем уровень корректности идентификации оказался высоким (98.57%). Таким образом, каждая из включённых в сравнение форм *Aschizomys* проявила своеобразие конфигурации M^3 , позволяющее при диагностике зубов лемминговидных полёвок из Северной и Южной Якутии, а также у полёвки Фетисова в 100% случаев правильно определять их групповую

Табл. 4. Корректность (%) групповой идентификации шести форм *Aschizomys* по результатам канонического анализа изменчивости конфигурации M³.

Table 4. Correctness (%) of group identification of six forms of *Aschizomys* resulted from canonical analysis of variation of M³ shape.

Форма	1	2	3	4	5	6	N	%
1	41	0	1	0	0	0	42	97.62
2	1	39	0	0	0	0	40	97.50
3	0	0	44	0	0	0	44	100.00
4	0	0	0	42	0	0	42	100.00
5	0	0	0	0	52	0	52	100.00
6	0	0	0	0	1	26	27	96.30
Итого:							247	98.57

Примечание. Обозначения форм *Aschizomys*: 1 — *A. m. macrotis* (Хамар-Дабан), 2 — *A. m. vinogradovi* (Теректинский хр.), 3 — *A. fetisovi* (Сохондо), 4 — *A. lemminus* (р. Олекма), 5 — *A. lemminus* (Тикси), 6 — *A. lemminus* (Певек).

принадлежность. Характерные черты формы зубов отличают и чукотскую выборку лемминговидной полёвки от всех других (лишь в одном случае, т.е. по одному зубу, наблюдалось ошибочное отнесение его к североякутской форме).

Подводя итоги проведенного сравнения, следует подчеркнуть, что наиболее контрастные различия по конфигурации M³ проявились между формами лемминговидной и большеухой полёвок. *A. fetisovi* оказалась ближе по строению зуба к *A. macrotis*, чем к *A. lemminus*, но в некотором отношении занимает промежуточное положение между ними. Она тяготеет по конфигурации M³ к наиболее географически близко расположенной забайкальской форме, а среди форм лемминговидной полёвки приближается к североякутской. Примечательно, что последняя группа резко выделяется среди других популяций лемминговидной полёвки и её представители могут быть надежно диагностированы по строению третьего верхнего щёчного зуба. Сходную с североякутской формой конфигурацию зубов имеют и зверьки верхоянской популяции лемминговидной полёвки.

Изменчивость неметрических признаков

Для выявления общей картины эпигенетической дивергенции форм подрода *Aschizomys* был применен фенетический подход и проанализирована изменчивость неметрических признаков черепа. Часть ма-

териалов была изучена нами ранее (Васильева, Васильев, 1984, 1992; Vasil'eva, 1999). **Первоначальную фенетическую классификацию** проводили, подразделяя выборки по полу и возрасту (генерации), а также по времени сбора материала. Это позволило проверить возможную связь проявления отдельных признаков с полом, календарным возрастом (в лабораторных колониях), принадлежностью к сезонным генерациям (в природных популяциях) и оценить размах хронографической изменчивости частот признаков там, где это было возможно. Ранее нами было показано, что половые различия выражены слабо и статистически недостоверны (Васильева, Васильев, 1992). Аналогичные результаты получены и при сравнении виварных выборок зверьков разного возраста. Показано также, что в природных популяциях лемминговидной полёвки различия между сезонными генерациями и выборками разных лет в некоторых случаях могут быть значимыми, но существенно меньше размаха межпопуляционных различий (Vasil'eva, 1999). **Относительно невысокий уровень внутрипопуляционных различий**, связанных с полом, возрастом и годом, по сравнению с масштабом межгрупповых дистанций при сравнении разных форм подрода *Aschizomys* позволил объединить самцов и самок, сеголеток и перезимовавших животных, собранных в разные годы, в единые совокупности для каждой географической точки.

Частоты неметрических признаков в изученных выборках полёвок представлены в таблицах 5 и 6. Обращают на себя внимание резкие различия в проявлении отдельных признаков при сравнении разных форм *Aschizomys*. Расчёт фенетических дистанций между выборками по всему комплексу признаков выявил, прежде всего, большое сходство виварных колоний с исходными природными популяциями: во всех четырёх случаях наиболее близкой группой к выборке из виварной колонии, судя по наименьшей величине фенетической дистанции, оказалась выборка из соответствующей природной популяции, откуда были взяты зверьки-основатели (Vasil'eva, 1999). На наш взгляд, это достаточно убедительно свидетельствует о принципиальной возможности использования гомологичных фенетических признаков черепа в качестве маркеров генеалогического родства, а также о перспективности их применения для уточнения и реконструкции филогеографических отношений.

Матрица фенетических дистанций между природными выборками приведена в таблице 7. Из природных выборок фенетически наиболее сходными оказались зверьки с побережья оз. Телецкого, хребта Чихачева и из Тувы (хр. Цаган-Шибэту). Это вполне согла-

Табл. 5. Частоты (%) фенев неметрических признаков черепа в природных выборках и виварных колониях *Alticola macrotis*.**Table 5.** Frequences (%) of fenes of non-metric skull traits in natural populations and lab colonies of *Alticola macrotis*.

Фен	Выборки						
	1 n = 17	1в n = 139	2 n = 17	3 n = 19	4 n = 28	5 n = 22	5в n = 131
1	12.12	5.56	0.00	4.76	1.85	6.82	0.77
2	23.53	4.33	40.63	17.07	27.27	34.88	19.08
3	41.18	41.37	24.24	35.71	26.79	34.88	44.66
4	5.88	9.49	12.90	12.20	5.56	4.65	2.30
5	11.76	8.36	0.00	0.00	14.81	0.00	3.10
6	0.00	0.00	6.67	16.22	10.20	0.00	0.00
7	15.15	10.51	15.15	22.86	12.00	9.52	20.48
8	61.76	39.13	12.50	30.56	35.29	14.29	29.60
9	48.48	47.74	25.00	36.11	22.00	2.44	3.16
10	17.65	57.45	5.88	33.33	40.74	4.55	13.08
11	38.24	38.91	44.12	33.33	55.56	6.82	5.81
12	3.70	14.29	11.54	18.92	21.43	5.41	24.34
13	0.00	3.70	18.75	21.05	28.00	0.00	0.79
14	0.00	0.74	0.00	0.00	4.00	0.00	0.00
15	0.00	0.00	0.00	2.50	16.36	0.00	0.40
16	69.23	71.98	100.00	100.00	100.00	95.35	95.92
17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
18	0.00	0.72	41.18	21.95	16.67	83.72	90.08
19	0.00	7.09	0.00	0.00	0.00	0.00	10.38
20	19.35	22.74	12.12	16.67	33.93	27.27	21.54
21	9.68	1.44	0.00	2.38	0.00	2.27	1.54

Примечание. Выборки: 1 — Теректинский хр. (1в — виварная колония), 2 — оз. Телецкое, 3 — хр. Чихачева, 4 — хр. Цаган-Шибэту, Тува, 5 — Хамар-Дабан, Байкальский запов. (5в — виварная колония)

Табл.6. Частоты (%) фенев неметрических признаков черепа в природных выборках *A. lemminus*, *A. argentatus*, *A. fetisovi*.

Table 6. Frequences (%) of fenes of non-metric skull traits in natural populations of *A. lemminus*, *A. argentatus*, *A. fetisovi*.

Фен	Выборки									
	6 n = 51	7 n = 19	8 n = 205	9 n = 63	10 n = 106	11 n = 11	12 n = 14	13 n = 36	14 n = 34	
1	14.29	12.50	5.47	10.32	4.86	9.52	4.17	8.57	7.35	
2	35.11	11.11	7.87	12.80	27.13	36.36	34.62	79.17	1.47	
3	58.89	38.89	45.34	42.86	40.33	54.55	48.15	63.89	17.65	
4	4.44	2.63	1.58	11.11	10.65	9.09	0.00	26.39	1.47	
5	10.53	14.29	6.10	0.86	2.76	0.00	0.00	6.94	0.00	
6	22.45	57.69	48.05	38.30	90.67	90.91	50.00	1.41	0.00	
7	9.43	12.50	21.98	17.39	46.15	22.73	28.57	45.83	54.41	
8	20.00	0.00	7.21	61.96	29.35	54.55	61.54	20.83	23.53	
9	11.32	16.67	27.44	13.98	4.89	4.55	13.33	0.00	8.82	
10	21.21	55.26	71.46	7.14	6.37	0.00	16.67	69.44	20.59	
11	19.19	34.21	13.51	3.17	1.99	0.00	4.17	26.39	0.00	
12	36.73	22.22	16.84	54.55	0.00	9.09	0.00	35.29	30.30	
13	3.23	0.00	8.62	1.96	8.49	18.18	0.00	28.57	0.00	
14	0.00	0.00	8.72	2.00	0.00	27.27	0.00	0.00	0.00	
15	7.32	41.38	84.13	17.09	5.62	4.55	0.00	0.00	39.71	
16	51.22	55.17	12.93	56.88	27.70	0.00	42.86	100.0	100.0	
17	0.00	0.00	0.26	0.00	0.00	18.18	0.00	0.00	0.00	
18	0.00	0.00	0.00	0.00	7.75	0.00	0.00	91.67	0.00	
19	6.00	0.00	26.89	1.63	0.00	0.00	0.00	18.06	0.00	
20	43.00	50.00	63.46	0.81	4.74	13.64	0.00	25.35	0.00	
21	19.00	52.63	54.17	34.15	67.77	4.55	26.92	1.39	0.00	

Примечание. Выборки: 6 — р. Олекма, 7 — Верхоянский хр., 8 — Тикси, 9 — р. Кулу, Колымское нагорье, 10 — Певек, 11 — Анадырь, 12 — Эгвекинот, 13 — *A. fetisovi*, Сохондинский запов.; 14 — *A. argentatus*, Заилийский Алагау.

Табл. 7. Фенетические *MMD*-дистанции между выборками *Aschizomys* и мера их уникальности (*MMU*).

Table 7. Phenetic *MMD* distance among *Aschizomys* samples and *MMU* measure of their uniqueness.

Выборка	1	2	3	4	5	6	7
1	—	0.267	0.142	0.185	0.441	0.209	0.393
2	0.012	—	0.017	0.079	0.102	0.300	0.511
3	0.010	0.019	—	0.026	0.210	0.215	0.35
4	0.008	0.017	0.015	—	0.301	0.238	0.346
5	0.009	0.018	0.016	0.015	—	0.384	0.642
6	0.006	0.015	0.014	0.011	0.013	—	0.125
7	0.012	0.022	0.020	0.018	0.019	0.016	—
8	0.002	0.011	0.010	0.008	0.009	0.006	0.012
9	0.006	0.015	0.013	0.011	0.012	0.009	0.016
10	0.004	0.013	0.011	0.006	0.011	0.008	0.014
11	0.017	0.026	0.024	0.022	0.023	0.020	0.027
12	0.019	0.028	0.026	0.024	0.025	0.022	0.029
13	0.006	0.015	0.013	0.011	0.013	0.010	0.016
Выборка	8	9	10	11	12	13	<i>MMU</i>
1	0.642	0.347	0.819	0.758	0.301	0.642	0.429
2	0.941	0.423	0.692	0.734	0.385	0.313	0.397
3	0.709	0.300	0.598	0.653	0.279	0.341	0.320
4	0.685	0.439	0.783	0.765	0.412	0.374	0.386
5	1.043	0.506	0.764	0.825	0.458	0.298	0.498
6	0.355	0.135	0.426	0.357	0.151	0.591	0.291
7	0.138	0.331	0.410	0.548	0.296	0.861	0.413
8	—	0.564	0.610	0.640	0.480	1.209	0.668
9	0.005	—	0.314	0.271	0.067	0.876	0.381
10	0.004	0.007	—	0.239	0.147	1.065	0.572
11	0.016	0.02	0.018	—	0.161	1.177	0.594
12	0.019	0.022	0.02	0.033	—	0.777	0.326
13	0.006	0.009	0.008	0.020	0.022	—	0.710

Примечание. Над диагональю значения *MMD*, под диагональю значения *MSD*; номера выборок см. в табл. П1 (Приложение).

суется с наименьшим географическим расстоянием между ними. В то же время при относительно малой географической удалённости этих популяций от Теректинского хребта они довольно сильно отличаются от типичных представителей алтайского подвида и несут ряд промежуточных черт между алтайским и номинативным подвидами большеухой полёвки.

В целом уровень различий возрастает при попарном сопоставлении южных и северо-восточных форм по сравнению с различиями между выборками внутри этих участков ареала. При этом с увеличением географического расстояния возрастают и фенетические дистанции. В то же время, при почти одинаковой географической удалённости тиксинской и верхнеколымской популяций лемминговидной полёвки от большеухих полёвок первая характеризуется максимальным уровнем эпигенетической дивергенции и отличается наибольшей мерой уникальности из всех северо-восточных ($MMU = 0.668$), а вторая проявляет промежуточные черты между северными и южными формами ($MMU = 0.381$). Верхнеколымская популяция по своему географическому положению вполне могла бы быть промежуточным пунктом при освоении предковыми формами *Aschizomys* Северо-Восточной Сибири. Наименее уникальной в фенетическом отношении является выборка из Южной Якутии ($MMU = 0.291$), географически расположенная между формами большеухих и лемминговидных полёвок. Примечательно также, что сравнительно низкой мерой уникальности характеризуются и популяции большеухой полёвки с Алтая и юго-запада Тувы, у которых показатель средней уникальности MMU варьирует от 0.320 до 0.386. Это позволяет предполагать их наибольшую географическую близость к гипотетическому центру формирования и дивергенции подрода *Aschizomys*. В этом отношении наши данные согласуются с представлениями о южносибирском происхождении подрода (Кищинский, 1972).

Фенетическое своеобразие североякутской формы лемминговидной полёвки от всех других изученных групп непропорционально велико даже при коррекции формального географического расстояния и оценке его по наиболее вероятным путям расселения зверьков. Нарушение этой пропорциональности, по-видимому, указывает не только на длительное изолированное существование данной формы, но, возможно, и на её независимое формирование. Выявленное своеобразие забайкальской формы ($MMU = 0.498$) может быть связано с аналогичными причинами. Наиболее уникальной оказалась выборка полёвки Фетисова ($MMU = 0.710$), что соответ-

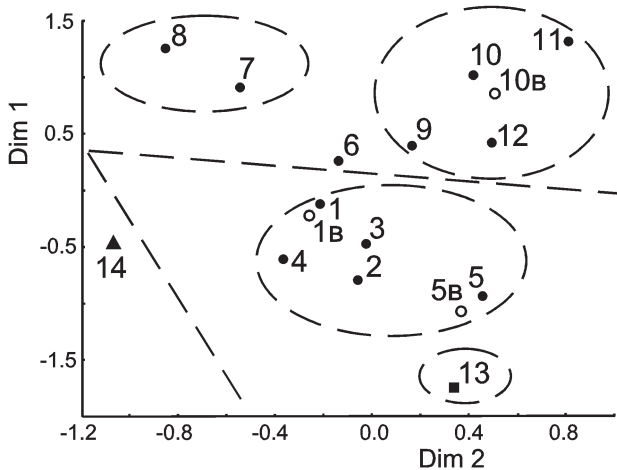


Рис. 9. Многомерное неметрическое шкалирование *MMD*-дистанций между формами *Aschizomys* при введении *A. argentatus*. Выборки: 1 — Теректинский хр., 1в — то же, виварий, 2 — оз. Телецкое, 3 — хр. Чихачева, 4 — Тува (хр. Цаган-Шибэту), 5 — хр. Хамар-Дабан, 5в — то же, виварий, 6 — верховья р. Олекмы, 7 — Верхоянский хребет, 8 — Тикси (Сев. Якутия), 9 — р. Кулу (Кольмское нагорье), 10 — Певек (Чукотка), 10в — то же, виварий, 11 — Анадырь, 12 — Эгвекинот, 13 — Сохондо (*A. fetisovi*), 14 — Зайлийский Алатау (*A. argentatus*).

Fig. 9. Multidimensional scaling *MMD*-distances between forms of *Aschizomys*, with *A. argentatus* included. The samples: 1 — Terektinsky Ridge, 1в — same from lab, 2 — Teletskoye Lake, 3 — Chikhacheva Ridge, 4 — Tsagan Shibetu Ridge, Tuva, 5 — Kamar-Daban Ridge, 5в — same from lab, 6 — Olekma River, 7 — Verlhoyanski Ridge, 8 — Tiksi, 9 — Kulu River, Kolyma Range, 10 — Pevek, 10в — same from lab, 11 — Anadyr, 12 — Egvekinot, 13 — Sokhondo Mt. (*A. fetisovi*), 14 — Zailiysky Alatau (*A. argentatus*).

ствует маргинальному изолированному расположению этой формы на юге Читинской обл.

Дополнительно мы проклассифицировали по тому же набору признаков выборку одного из видов номинативного подрода *Alticola* (*Alticola*) *argentatus*, взятую в качестве внешней группы по отношению к подроду *Aschizomys*, и вычислили *MMD*-дистанции со всеми остальными. По итоговой матрице осуществили процедуру много-

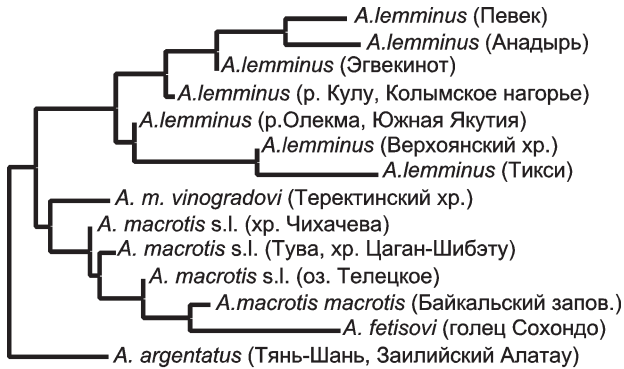


Рис. 10. Кластерный анализ (метод NJ-связывания) *MMD*-расстояний между формами *Aschizomys*.

Fig. 10. Cluster analysis (NJ method) of *MMD*-distances between forms of *Aschizomys*.

мерного неметрического шкалирования (показатель стресса Краскела 0.09). При этом направление и полярность осей изменили так, что на графике ординаты выборок в целом согласуются с их географическим положением (рис. 9). Из рисунка видно, что внешняя группа — выборка серебристой полёвки удалена от остальных приблизительно так же, как выборки североякутских и чукотских лемминговидных полёвок друг от друга. Обращает на себя внимание, что центральное положение занимают выборки из Южной Якутии (р. Олекма), а также алтайских полёвок с Теректинского хр. и хр. Чихачева. Все выборки лемминговидной и большеухой полёвок чётко отделены друг от друга вдоль первого измерения (*Dim 1*), а вдоль второго измерения (*Dim 2*) наблюдаются существенные различия между североякутской и чукотской формами лемминговидной полёвки. Интересно, что полёвка Фетисова сближается с выборкой забайкальской формы большеухой полёвки, однако несколько удалена от всех других вдоль третьего измерения (*Dim 3*), которое не приведено на данном рисунке. Таким образом, полёвка Фетисова в целом фенетически удалена от всех других не больше, чем североякутская форма лемминговидной полёвки.

Примечательно, что ординаты виварных и исходных природных выборок во всех случаях близки друг к другу в пространстве трёх измерений. Заметим, что данные внутрипопуляционные различия по размаху существенно меньше межгрупповых различий при сравне-

нии разных форм *Aschizomys*. Поэтому, интерпретируя фенетические различия между географически разными группировками, можно полагать, что они обусловлены в первую очередь наследственными различиями в протекании морфогенеза.

Кластерный анализ матрицы исходных *MMD*-дистанций природных выборок, включая внешнюю группу *A. argentatus* (рис. 10), был реализован в программе MEGA 4.0 (Tamuro et al., 2007) с использованием NJ-метода связывания. Анализ показал, что на верхнем уровне иерархии разделились два кластера: один включает выборки лемминговидной полёвки, а второй — большеухой полёвки и полёвки Фетисова. В пределах лемминговидных полёвок также формируются два больших кластера: один включает выборки североякутской формы (Тикси, Верхоянский хр.) с примкнувшей выборкой из Южной Якутии, а другой — все остальные (Кулу, Эгвекинот, Анадырь, Певек).

В кластере, объединяющем обе формы большеухой полёвки и полёвку Фетисова, картина связей тоже вполне отчётлива. Выделяется цепочка кластеров, последовательно включающая выборки «восточных» и «западных» форм. «Восточные» выборки представлены забайкальской формой большеухой полёвки и полёвкой Фетисова, которые и географически расположены относительно близко, хотя и полностью изолированы друг от друга в настоящее время. Возможно, что их объединение в общий кластер отражает и общие филогенетические связи в прошлом. Интересно, что уровень иерархии данного кластера сопоставим с таковым между выборкой лемминговидной полёвки из Колымского нагорья и остальными чукотскими выборками вида. В то же время он несколько ниже, чем уровень своеобразия североякутской и чукотской форм. Выборка алтайского подвида с Теректинского хр. разместилась ближе к корню «филогенетического дерева», но к ней последовательно присоединяются географически близкие выборки большеухой полёвки с хр. Чихачева, из Тувы и окрестностей Телецкого оз. Примечательно, что эти географически промежуточные группы последовательно включены в общую цепочку кластеров между крайними формами забайкальского и алтайского подвигов.

С целью выявить устойчивость полученных иерархических отношений между сравниваемыми формами подрода *Aschizomys* мы повторно провели NJ-связывание групп, включив в анализ наряду с природными и виварные выборки, но в качестве исходной матрицы использовали преобразованную матрицу *MMD*-дистанций, получен-

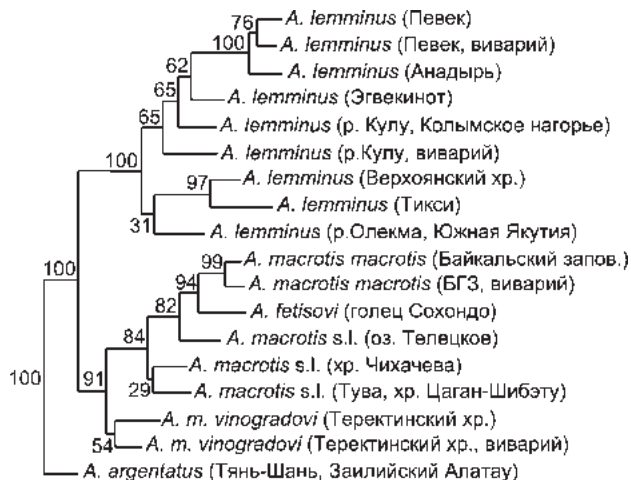


Рис. 11. Кластерный анализ (метод NJ-связывания) *MMD*-дистанций между формами *Aschizomys* (включая выборки из виварных колоний), преобразованных при многомерном неметрическом шкалировании.

Fig. 11. Cluster analysis (NJ method) of *MMD*-distances between forms of *Aschizomys* (lab samples included) transformed by multidimensional scaling.

ную после процедуры многомерного неметрического шкалирования (рис. 11). Формирование преобразованной матрицы дистанций произведено по семи измерениям, при которых была достигнута наименьшая величина стресса Краскела (0.009).

Из полученной NJ-дендрограммы видно, что общая иерархическая структура кластера полностью соответствует предыдущему варианту сравнения. Выборки виварных колоний, как правило, объединяются в общие субкластеры с выборками из исходных природных популяций или образуют смежные кластеры. Высокий уровень бутстреп-поддержек обнаружен при формировании большинства субкластеров разного уровня иерархии. С уровнем бутстреп-поддержки 100% выделяются два кластера, включающих формы большеухих полёвок, с одной стороны, и лемминговидных, с другой. Лемминговидные полёвки также подразделяются на два субкластера. В первый из них входят североякутские и олекминские полёвки, во второй чукотско-колымские. В пределах большеухих полёвок устойчиво (94%) объединяются забайкальский подвид и полёвка Фетисова, а алтайские и тувинские полёвки образуют

цепочку вложенных субкластеров, из которых ближе к корню NJ-дендрограммы расположены выборки с Теректинского хребта, как и в первом варианте кластирования.

В заключение заметим, что включение в сравнение виварных выборок наряду с природными позволяет использовать их в качестве тестирующих «внутренних групп», по устойчивости связей которых друг с другом можно в целом судить об эффективности данного метода оценки эпигенетической дивергенции. По степени безошибочного связывания друг с другом одноименных природных и виварных выборок можно, по-видимому, также судить и об относительной надежности выявляемого при этом «филогенетического сигнала» и для других включённых в анализ таксонов.

Заключение

Проведенный анализ морфологического разнообразия подрода *Aschizomys* выявил по разным системам признаков как общие, так и специфические отношения сходства/различия между сравниваемыми формами. Наиболее отчётливо и практически по всему комплексу признаков проявились морфологические различия между выборками, традиционно относимыми к большеухой и лемминговидной полёвкам, что, несомненно, подтверждает их видовой статус, который долгое время оспаривался (Млекопитающие фауны СССР..., 1963; Громов, Ербаева, 1995). В пределах большеухой полёвки проявилось некоторое своеобразие забайкальского и алтайского подвидов по длине хвоста, скуловой ширине, форме и структуре M^3 и частотам встречаемости гомологичных фенотипических признаков черепа. Поскольку экспериментальное скрещивание не выявило между ними репродуктивной изоляции, мы склоняемся к признанию их конспецифичными. В этом смысле различия между ними могут служить некой мерой подвидового уровня дивергенции в данной группе.

Полученные данные подтверждают также морфологическую неоднородность в пределах лемминговидной полёвки. В целом уровень дивергенции внутри лемминговидных полёвок существенно выше такового между алтайским и забайкальским подвидами большеухой полёвки. По большинству изученных показателей, включая форму M^3 , гомологичные неметрические признаки черепа и краниометрические признаки, североякутская группировка, населяющая Хараулахские горы в окрестностях г. Тикси, вместе с полёвками Верхоянского хребта образуют обособленную географическую форму, отличающуюся от чукотской. Различия по кон-

фигурации зубов, проявившиеся между североякутскими и чукотскими лемминговидными полёвками, настолько велики, что дают основания предполагать видовой уровень обособления северных якутских популяций от чукотских. Следует напомнить, что североякутская и чукотская формы лемминговидной полёвки имеют также кариотипические (Вукова et al., 1978; Bolshakov et al., 1985) и молекулярно-генетические (Рыбников и др., 1986; Гилева и др., 1990) различия. При отсутствии данных о степени их репродуктивной изоляции об их видовом обособлении следует говорить с осторожностью. Однако, если принять видовой уровень дивергенции североякутской и чукотской форм и учесть тот факт, что уровень их эпигенетической дивергенции сопоставим с таковым для *A. argentatus*, использованной в качестве внешней группы, то ранг таксонов *A. macrotis* s.lato и *A. lemminus* s. lato в этом случае мог бы быть повышен, по крайней мере, до подродового. К сожалению, в рамках данного исследования у нас нет оснований обсуждать возможность повышения ранга их дивергенции выше подродового, но обнаруженный высокий уровень молекулярно-филогенетического обособления *A. m. vinogradovi* и *A. lemminus* s.str. (Lebedev et al., 2007) делает и такую возможность вполне реальной.

Поскольку олекминская форма лемминговидной полёвки из Южной Якутии на имеющемся у нас материале достаточно надежно диагностировалась по строению M^3 , то можно предполагать подвидовой ранг её дивергенции. Напомним, что ранее из этого региона в Южной Якутии по особенностям окраски был описан подвид *A.l. vicina* (Портенко, и др., 1963). Наши данные на достаточно большом материале согласуются с этими представлениями. Однако следует заметить, что данная форма по неметрическим признакам черепа проявляет ряд промежуточных черт, занимая в морфологическом пространстве центральное положение между чукотской и североякутской формами с одной стороны, и алтайской формой большеухой полёвки, с другой, выступая в качестве своеобразного связующего звена между *A. macrotis* и *A. lemminus* (см. рис. 9). В этом смысле, наши данные вступают в противоречие с принятием версии парафилиетического происхождения *Aschizomys* (Lebedev et al., 2007).

Наши материалы по краниометрическим и некоторым одонтологическим признакам согласуются с выводами Л.И. Галкиной и Л.Ю. Епифанцевой (1988) о высоком уровне дивергенции полёвки Фетисова, однако по встречаемости гомологичных фенотипических признаков она близка к забайкальскому подвиду большеухой

полёвки. Различия в этом случае меньше, чем при сопоставлении алтайского и забайкальского подвидов *A. macrotis*. Поэтому имеются веские основания рассматривать полёвку Фетисова в качестве третьего сильно дифференцированного подвида большеухой полёвки *A. macrotis fetisovi* Galkina, Epifantseva 1988.

Таким образом, выявление сложной иерархической картины морфологической дивергенции форм в пределах подрода *Aschizomys* позволяет наметить ряд дальнейших перспективных задач для молекулярно-филогенетических исследований. Наиболее важным представляется оценить статус североякутской и южноякутской форм лемминговидной полёвки. Наряду с имеющимися уже данными по *A. m. vinogradovi* (Lebedev et al., 2007) необходимо включить материалы по *A. m. macrotis* и *A. fetisovi* в общую молекулярно-филогенетическую систему трибы *Clethrionomyini*, что может дать дополнительную информацию о филогенетических отношениях *Alticola* и *Clethrionomys*.

Благодарности

Авторы благодарны музею ИЭРиЖ УрО РАН, Зоологическому музею Московского университета, а также всем коллекторам и коллегам, способствовавшим изучению представленных в работе материалов по разным формам подрода *Aschizomys*. Особую благодарность выражаем рано ушедшим от нас А.В. Покровскому и Э.А. Гилевой за неоценимую помощь и поддержку на начальных этапах сбора материала. Работа была выполнена при поддержке грантов РФФИ № 07-04-00161-а и НШ-1022.2008.4.

Список литературы

- Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. 1980. Морфотипическая изменчивость зубов полёвок. М.: Наука. 140 с.
- Большаков В.Н., Кузнецова И.А., Покровский А.В. 1982. Экспериментальные исследования алтайской и забайкальской горных полёвок (размножение, рост, развитие, гибридизация // Бюл. МОИП, Отд. биол. Т. 87. Вып. 5. С. 3–12.
- Васильев А.Г. 1995. ФЕН. Пакет специальных программ по фенетике. Version 3.0. Екатеринбург, 1995.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. 2000. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида: хроно-географический подход. Екатеринбург: Екатеринбург. 132 с.
- Васильева И.А. 2002. Фенетический анализ таксономических отно-

- шений высокогорной полёвки *Alticola fetisovi* с другими представителями подрода *Aschizomys* // Экологические проблемы горных территорий: материалы междунар. науч. конф. (18–20 июня 2002 г.). Екатеринбург. С. 133–139.
- Васильева И.А. 2006. Закономерности гомологической изменчивости морфологических признаков грызунов на разных этапах эволюционной дивергенции. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН. 46 с.
- Васильева И.А., Васильев А.Г. 1984. Опыт фенетического исследования таксономических взаимоотношений между забайкальской и алтайской формами большеухой полёвки (*Alticola macrotis* Radde, 1861) // Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск. С. 53–70.
- Васильева И.А., Васильев А.Г. 1992. Фенетический анализ популяционного разнообразия и дивергенции полёвок группы *Alticola macrotis* // Фенотипическое разнообразие в популяциях млекопитающих. Киев. С. 37–55. (Препринт АН Украины, Ин-т зоологии; 92.2).
- Виноградов Б.С. 1927. Лемминговидные полёвки (род *Aschizomys*) // Заметки о млекопитающих Якутии. Л.: Изд-во АН СССР. С. 1–19.
- Виноградов Б.С., Громов И.М. 1952. Грызуны фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 296 с.
- Виноградов Б.С., Аргиропуло А.И. 1941. Млекопитающие. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 241 с.
- Галкина Л.И., Епифанцева Л.Ю. 1988. Новый вид горной полёвки из Забайкалья (*Rodentia*, *Cricetidae*) // Вестн. зоол. АН УССР. № 2. С. 30–33.
- Гептнер В.Г., Россолимо О.Л. 1969. Видовой состав и географическая изменчивость азиатских горных полёвок рода *Alticola* Blanford 1881 // Исследования по фауне Советского Союза (млекопитающие). М. С. 53–93.
- Гилева Э.А., Рыбников Д.Е., Мирошниченко Г.П. 1990. ДНК—ДНК гибридизация и филогенетические отношения в двух родах полёвок, *Alticola* и *Clethrionomys* (*Microtinae*, *Rodentia*) // Докл. АН СССР. Т. 311. № 2. С. 477–480.
- Громов И.М., Ербаева М.А. 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб. 522 с.
- Громов И.М., Поляков И.Я., 1977. полёвки (*Microtinae*). Фауна СССР. Млекопитающие; Т. 3. Вып. 8. Л.: Наука. 504 с.
- Епифанцева Л.Ю., Фалеев В.И. 2000. Морфологическая дифферен-

- циация популяций горных видов (*Alticola macrotis*, *A. lemminus*) и горных популяций широко распространенного вида (*Arvicola terrestris*) полёвок (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. Т. 79. № 2. С. 210-218.
- Каталог млекопитающих СССР (плиоцен—современность). 1981 / Под ред. И.М. Громова, Г.И. Барановой. Л.: Наука. 456 с.
- Кищинский А.А. 1972. Формирование горной териофауны Северо-Восточной Сибири // Основные проблемы териологии. М. С. 177–198.
- Ларина Н.И., Еремина И.В. 1988. Каталог основных вариаций кра-ниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. М.: Наука. С. 8–52.
- Литвинов Н.И., Литвинов Ю.Н., Поздняков А.А. 2000. Морфологическая изменчивость изолированных популяций ольхонской полёвки *Alticola olchonensis* (Rodentia, Cricetidae) с островов Байкала // Зоол. журн. Т. 79. № 1. С. 73–79.
- Млекопитающие фауны СССР. 1963 / И.М. Громов, А.А. Гуреев, Г.А. Новиков [и др.] М.;Л.: Изд-во АН СССР. Ч. I. 638 с.
- Огнев С.И. 1950. Звери СССР и прилежащих стран. М.;Л.: Изд-во АН СССР Т. 7. 715 с.
- Павлинов И.Я. 2003. Систематика современных млекопитающих. М.: Изд-во МГУ. 297 с.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. 2002. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 6. С. 473–493.
- Павлинов И.Я. Россолимо О.Л. 1987. Систематика млекопитающих СССР // Сб. труд. Зоол. муз. МГУ. Т. 25. 285 с.
- Павлинов И.Я. Россолимо О.Л. 1998. Систематика млекопитающих СССР. Дополнения // Сб. труд. Зоол. муз. МГУ. Т. 38. 190 с.
- Покровский А.В., Большаков В.Н., Кузнецова И.А. 1976. Размножение алтайской высокогорной полёвки (*Alticola vinogradovi* Ras.) в экспериментальных условиях // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 7. С. 67–69.
- Портенко Л.А., Кищинский А.А., Чернявский Ф.Б., 1963. Млекопитающие Коряцкого нагорья: материалы по распространению, численности, биологии и экономическому значению. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 131 с.
- Разоренова А.П. 1933. Материалы к изучению высокогорной фауны грызунов Алтая // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 42. Вып. 1. С. 78–80.
- Реализация морфологического разнообразия в природных популяци-

- ях млекопитающих. 2003 / Под ред. А.Г. Васильева [и др.] Новосибирск: Изд-во СО РАН. 232 с.
- Россолимо О.Л. 1989а. Материалы к ревизии скальных полёвок номинативного подрода *Alticola* s. str.: дифференциация и систематика полёвок группы *stoliczkanus—barakshin* // Биол. Науки. № 4. С. 31–38.
- Россолимо О.Л. 1989б. Ревизия серебристой полёвки *Alticola argentatus* (Mammalia, Cricetidae) // Зоол. журн. Т. 68. № 8. С. 104–113.
- Россолимо О.Л., Павлинов И.Я. 1986. Видовой состав полёвок подрода *Alticola* s. str. (Rodentia, Arvicolidae) // IV съезд Всесоюзн. териол. общ.: тез. докл. М. Т. I. С. 92–93.
- Россолимо О.Л., Павлинов И.Я., Подтяжкин О.И., Скулкин В.С. 1988. Изменчивость и систематика скальных полёвок (*Alticola* s. str.) Монголии, Тувы, Прибайкалья и Алтая // Зоол. журн. Т. 67. № 3. С. 426–437.
- Рыбников Д.Е., Гилева Э.А., Мирошниченко Г.П. 1986. Исследования ДНК азиатских горных полёвок // Биологические проблемы Севера: тез. докл. 11 Всесоюз. симпоз. Якутск. Вып. 3: Териология, орнитология и охрана природы. С. 68–69.
- Тавровский В.А., Егоров О.В., Кривошеев В.Г., Попов М.В., Лабутин Ю.В., 1971. Млекопитающие Якутии. М. 660 с.
- Тупикова Н.В., Шведов А.П. 1961. К вопросу о систематическом положении, распространении и экологии алтайской высокогорной полёвки // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 66. Вып. 6. С. 5–14.
- Фетисов А.С. 1936. Материалы по систематике и географическому распространению млекопитающих Западного Забайкалья // Изв. Гос. противочум. ин-та Сибири и Дал. Востока. Т. 3. С. 86–119.
- Яблоков А.В., Ларина Н.И. 1985. Введение в фенетику популяций: новый подход к изучению природных популяций. М.: Высш. шк. 160 с.
- Berry R.J. 1964. The evolution of an island population of the house mouse // *Evolution*. Vol. 18. № 3. P. 468–483.
- Berry R.J. 1986. Genetics of insular populations of mammals, with particular reference to differentiation and founder effects in British small mammals // *Biol. J. Lin. Soc.* Vol. 28. P. 205–230.
- Bolshakov V.N., Gileva E.A., Bykova G.V. 1985. Chromosome variation in the Asian mountain vole, *Alticola macrotis* Radde, 1861 (Rodentia, Cricetidae) // *Ann.. Zool. Ind.* Vol. 23. Pt 2. P. 53–69.
- Bykova G.V., Vasilyeva I.A., Gileva E.A. 1978. Chromosomal and morphological diversity in 2 populations of Asian mountain vole, *Alticola*

- cola lemminus* Miller (Rodentia, Cricetidae) // *Experientia*. Vol. 34. P. 1146–1148.
- Grüneberg H. 1963. *The Pathology of Development*. Oxford: Blackwell. 309 p.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryaen P.D. 2008. PAST — Palaeontological Statistics, version 1.81. 88 p.
- Hinton M.A.C. 1926. *Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct*. London. Vol. 1. P. 488 p.
- Hartman S.E. 1980. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits // *J. Mammal.* Vol. 6. № 3. P. 436–448.
- Lebedev V.S., Bannikova A.A., Tesakov A.S., Abramson N.I. 2007. Molecular phylogeny of the genus *Alticola* (Cricetidae, Rodentia) as inferred from the sequence of the cytochrome b gene // *Zool. scripta*. Vol. 36. № 6. P. 547–563.
- Musser G.G., Carleton M.D. 2005. Subfamily Arvicolinae // Eds D.E. Wilson, D.M. Reeder / *Mammal Species of the World*. 3d ed. Vol. 2. Washington: Smithsonian Inst. Press. P. 956–1039.
- Penin X. 2001. APS, version 2.41. (program)
- Rohlf F.J. 2004a. TpsDig. Version 1.40. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. (program)
- Rohlf F.J. 2004b. TpsSuper. Version 1.14. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. (program)
- Rohlf F.J. 2007. Relative warps. Version 1.45. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. (program)
- Rohlf F.J., Slice D.E. 1990. Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *Syst. Zool.* Vol. 39. № 1. P. 40–59.
- Rossolimo O.L., Pavlinov I.J. 1992. Species and subspecies of *Alticola* s.str. (Rodentia: Arvicolidae) // Eds I. Horacek, V. Vohralik / *Prague Studies in Mammalogy*. Prague. P. 149–176.
- Saitou N., Nei M. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // *Molec. Biol. Evol.* Vol. 4. P. 406–425.
- Sjøvold T. 1977. Non-metrical divergence between skeletal populations. The theoretical foundation and biological importance of C.A.B. Smith's Mean Measure of Divergence // *Ossa*. Vol. 4. Suppl. 1. 133 p.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3d ed.. New York: Freeman W.H. 877 p.
- Tamura K., Dudley J., Nei M., Kumar S. 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0 // *Mol.*

- Biol. Evol. Vol. 24. P. 1596–1599.
- Vasil'eva I. 1999. Epigenetic divergence of Asian high-mountain voles of the subgenus *Aschizomys* from southern and north-eastern Siberia // Folia zool. Vol. 48. Suppl. 1. P. 105–114.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W. L. 2004. Geometric morphometrics for biologists: a primer. N.Y.: Elsevier. 2004. 443 p.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Табл III. Общие сведения об изученном материале.
Table III. General information on the materials investigated.

Выборка	Таксон	Место и год сбора	N	Место хранения: коллекторы
1	<i>A. macrotis</i>	Теректинский хр., 1974–1975	17	ИЭРиЖ УрО РАН: КИБ, НГЕ
1в	<i>vinogradovi</i>	То же, виварий ИЭРиЖ, 1974–1977	139	Там же: АВП, ИАК, ИАВ
2	<i>A. macrotis</i> s.l.	Оз. Телецкое, 1966–1968	17	Там же: ВНБ, ЛИГ
3		Хр. Чихачева, 1972, 1974	21	Там же: ВНБ, НГЕ
4		Тува, хр. Цаган-Шибэту, 1979	28	Там же: НИП
5	<i>A. m. macrotis</i>	Хр. Хамар-Дабан, Байкальский заповедник, 1975	22	Там же: КИБ, АГВ, ИАК, ОФС
5в		То же, виварий ИЭРиЖ, 1975–1977	131	Там же: АВП, ИАК, ИАВ
6	<i>A. lemmings</i> <i>victima</i>	Юж.Якутия, р. Олекма, Становой хребет, 1961–1978	127	ИБПК СО РАН: ЮВР

Табл. П1. Окончание

7	<i>A. lemmings</i> s.l.	Верхоянский хр., 1987–1989	33	Там же: ЮАЛ, ИМО
8		Окрестности г. Тикси, 1963–1982	211	ИЭРиЖ УрО РАН: ВНБ, НГЕ, ИЕБ, ОФС
9		Кольмское нагорье, р. Кулу, 1982	5	ИБПС ДВО РАН: ВГК, ААЦ
9в		То же, виварий ИБПС, 1983	63	Там же: ААЦ
10	<i>A. l. lemmings</i>	Окрестности г. Певек (Чукотка), 1978–1980, 1982	84	ИЭРиЖ УрО РАН: НГС, ГВБ
10в		То же, виварий ИЭРиЖ, 1974–1978	32	Там же: ЭАГ, АГВ, АВП, ИАК, ИАВ
11		Окрестности г. Анадырь, 1975–1978	113	ИЭРиЖ УрО РАН: НГС, ЗМ МУ: ВАК
12		Окрестности пос. Эвбекинот (Чукотка), 1975	12	ЗМ МУ: ВАК
13	<i>A. feistovi</i>	Читинская обл., голец Сохондо, 1981, 1994, 2002	38	Сохондинский запов.: НСП, ЕАГ, ЛЛВ

Примечание. Коолекторы: КИБ – К.И. Бердогоин, НГЕ – Н.Г. Евдокимов, АВП – А.В. Покровский, ИАК – И.А. Кузнецова, ИАВ – И.А. Васильева, ВНБ – В.Н. Большаков, ЛИП – Л.И. Галкина, НИП – Н.И. Путинцев, АГВ – А.Г. Васильев, ОФС – О.Ф. Садыхов, ЮВР – Ю.В. Ревин, ЮАЛ – Ю.А. Луковцев, ИМО – И.М. Охлопков, ИЕБ – И.Е. Бененсон, ВГК – В.Г. Кривошеев, ААЦ – А.А. Цветкова, НГС – Н.Г. Смирнов, ГВБ – Г.В. Быкова, ЭАГ – Э.А. Гилева, ВАК – В.А. Костенко, НСП – Н.С. Проскурина, ЕАГ – Е.А. Гайворонская, ЛЛВ – Л.Л. Войта. N – число экземпляров.

Табл. П2. Промеры черепа полевок подрода *Aschizomys* в выборках из Ю. и С.-В. Сибири
 Table П2. Skull measurements of *Aschizomys* in the samples from S and NE Siberia

Выборки	N	Промеры черепа (M±SD)							
		КБД	ДЦ	ДВЗР	СКШ	МГШ	ЗГШ	ВЧ	
<i>A. m. vinogradovi</i> , Теректинский хр.	6	26.73±0.19	8.81±0.14	6.19±0.08	14.77±0.16	4.16±0.06	12.99±0.11	9.6±0.15	
То же, виварий	50	26.64±0.08	8.63±0.05	6.11±0.03	14.88±0.04	4.28±0.02	12.91±0.05	9.6±0.04	
<i>A. masrois</i> s.l., оз. Телецкое	5	26.13±0.18	8.03±0.12	6.24±0.09	14.51±0.18	4.03±0.03	12.66±0.17	9.53±0.10	
<i>A. masrois</i> s.l. хр. Чихачева	10	26.03±0.16	8.19±0.08	6.32±0.05	14.28±0.08	4.11±0.03	12.51±0.06	9.37±0.04	
<i>A. masrois</i> s.l. Цаган-Шибегу	4	25.5±0.38	7.93±0.05	6.3±0.11	14.1	3.96±0.06	12.7	—	
<i>A. m. masrois</i> , Хамар-Дабан	5	26.39±0.26	8.28±0.14	6.42±0.05	14.14±0.04	4.25±0.04	12.27±0.09	9.3±0.12	
То же, виварий.	40	26.39±0.09	8.42±0.05	6.2±0.04	14.32±0.06	4.18±0.02	12.58±0.05	9.44±0.06	
<i>A. lemninus</i> , р. Олекма	5	25.0±0.14	8.16±0.1	5.99±0.6	13.14±0.06	4.24±0.03	11.64±0.08	8.69±0.06	

Табл. П2. Окончание

<i>A. lemmings</i> , Верхоянский хр.	4	24.65±0.17	7.61±0.05	5.85±0.07	14.11±0.09	3.99±0.03	12.28±0.15	9.05±0.09
<i>A. lemmings</i> , Тикси	38	25.42±0.09	8.2±0.05	6.05±0.03	14.67±0.04	4.31±0.01	12.5±0.04	9.0±0.05
<i>A. lemmings</i> , р. Кулу	1	25.35	8.1	5.95	13.75	4.15	12.10	8.6
<i>A. lemmings</i> , Певек	26	25.2±0.11	8.06±0.06	6.18±0.04	14.2±0.01	4.06±0.03	12.41±0.07	8.93±0.07
<i>A. lemmings</i> , Анадырь	2	25.65	8.05	5.98	15.22	4.38	12.68	9.3
<i>A. fetisovi</i> , Сохондо	10	25.07±0.1	7.30±0.08	6.09±0.06	13.92±0.10	3.88±0.02	12.45±0.08	9.21±0.07

Примечание. Обозначения признаков см. в разделе «Материалы и методы». N – число экземпляров. В каждой ячейке — средняя и стандартное отклонение.

НАХОДКИ РУКОКРЫЛЫХ (CHIROPTERA, MAMMALIA) НА САЛАИРСКОМ КРЯЖЕ

Д. А. Васеньков, А. А. Томиленко, М. А. Потапов

Институт систематики и экологии животных СО РАН

e-mail: denvas@ngs.ru

Records of bats (Chiroptera, Mammalia) from the Salair Ridge (Southern Siberia)

D. A. Vasenkov, A. A. Tomilenko, M. A. Potapov

Institute of Animal Systematics and Ecology,

Siberian Branch of RAS

Records of bats on Salair ridge and its foot-hills (Southern Siberia) are reviewed, with special attention paid to the museum collections of Institute of Animal Systematics and Ecology (Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences), Kemerovo and Altai State Universities. The major part of the data presented here is original, collected by the authors. No less than ten bat species are now known to occur in the study area: *Myotis brandtii*, *M. petax*, *M. dasycneme*, *M. ikonnikovi*, *Plecotus auritus*, *Nyctalus noctula*, *Eptesicus nilssonii*, *Vespertilio murinus*, *Murina leucogaster*. Presence of *Myotis frater* in the study area is recorded for the first time.

Изученность распространения рукокрылых на территории России в целом имеет «пятнистый» характер и, как правило, определяется интенсивностью работ специалистов в регионах. Недостаток данных, как отметил П.П. Стрелков (1999), наблюдается особенно остро для территорий к востоку от Уральских гор.

Салаирский кряж расположен на юго-востоке Западной Сибири, протягивается почти на 300 км широкой дугой, выпуклой к северо-востоку, от Алтая до нижнего течения р. Ини, впадающей в Обь вблизи Новосибирска (Рихтер, 1963). Кряж представляет собой плато (400–500 м н.у.м.), расчлененное эрозионными долинами рек на отдельные холмы. В растительности проявляются черты высотной поясности (Шумилова, 1962; Лащинский, Лащинская, 1993): лесо-

степь присалаирской равнины с повышением высот сменяется березовыми лесами, а в верхнем ярусе — черневой тайгой.

Ряд авторов (Стуканова, 1975; Юдин и др., 1979; Ботвинкин, Вахрушев, 1982; Каталог коллекций ..., 1989) приводит сведения о хироптерофауне Салаирского края, однако они крайне отрывочны и неполны. На территории региона известно несколько пещер и других убежищ, служащих местом зимовки рукокрылых (Chiroptera), при этом наиболее крупные зимовочные скопления, как нами показано ранее (Томиленко, 2002; Томиленко, Васеньков, 2003), отмечаются в Барсуковской и Верх-Икской (Крохалевской) пещерах.

В настоящей работе приведены сведения о находках рукокрылых на Салаирском крае и ближайших прилегающих территориях, подтвержденные коллекционными экземплярами, хранящимися в зоомузее Института систематики и экологии животных (ИСиЭЖ) СО РАН, в остеологической коллекции млекопитающих Кемеровского госуниверситета (КемГУ) и зоологической коллекции Алтайского госуниверситета (АлтГУ). Коллекционные сборы авторов, переданные на хранение в зоомузей ИСиЭЖ СО РАН, осуществлены в ходе эколого-фаунистических исследований рукокрылых юго-востока Западной Сибири. Большая часть этих исследований проведена без изъятия животных из природной среды, так как практически все известные виды рукокрылых внесены в Красные книги регионов, включающих Салаирский край (Красная книга Алтайского края, 1998; Красная книга Кемеровской области, 2000; Красная книга Новосибирской области, 2000).

История изучения рукокрылых Салаирского края

В начале XX века Н.Ф. Кащенко (1905) уже упоминает об обитании на Салаирском крае и в его предгорьях различных видов рукокрылых. Указанная территория включена в предполагаемые границы обитания следующих видов (указаны названия — русское современное и латинское по первоисточнику): северный кожанок (*Vesperugo borealis* Nilsson), двухцветный кожан (*Vesperugo discolor* Natterer), прудовая ночница (*Vespertilio dasycneme* Boie), водяная ночница (*Vespertilio daubentonii* Leisler), усатая ночница (или ночница Брандта) (*Vespertilio mystacinus* Leisler), а также (для южной половины Салаирского края) рыжая вечерница (*Vesperugo noctula* Schreber). Включение Салаирского края в границы обитания указанных выше видов сделаны Н.Ф. Кащенко (1905) на основе анализа их находок в

соседних регионах. По его мнению, границы ареалов известных в то время из соседних регионов бурого ушана (*Plecotus auritus* L.) и сибирского трубконоса (*Harpiocephalus leucogaster sibiricus* n. subsp.) Салаирский кряж не включали.

В выходящих позже публикациях по фауне рукокрылых юга Западной Сибири регистрации рукокрылых приводятся лишь для соседних с Салаирским кряжем территорий Алтая и равнинных частей Кемеровской, Новосибирской и Томской областей (Иоганзен, 1923; Лаптев, 1958; Стрелков, 1968; Шубин, 1971, 1974, 1977; Оводов, 1972а, б; Стуканова, 1974, 1976а, б, 1980; Малков, 1993). В диссертационной работе, посвященной изучению летучих мышей юго-востока Западной Сибири, Т.Е. Стуканова (1975) для Салаирского кряжа упоминает лишь одну находку двухцветного кожана в пос. Мирный Тогучинского р-на Новосибирской области.

В обобщающей сводке по млекопитающим региона Б.С. Юдин с соавторами (1979, с. 71–85) в число обитающих на Салаире и в его предгорьях включают следующие виды рукокрылых: водяная ночница (*Myotis daubentonii* Kuhl), усатая ночница (*Myotis mystacinus* Kuhl), бурый ушан (*Plecotus auritus* L.), рыжая вечерница (*Nyctalus noctula* Schreb.), двухцветный кожан (*Vespertilio murinus* L.). К сожалению, авторы не приводят ссылок на места находок, на основании которых те или иные виды летучих мышей были включены в число обитающих на Салаирском кряже и в его предгорьях.

Таким образом, в отношении указания конкретных мест находок Салаирский кряж к концу XX века оказался своеобразным «белым пятном» на карте изученности рукокрылых. Скорее всего, причина такого «невнимания» к хироптерофауне Салаирского кряжа и его предгорий обусловлена близким расположением гораздо более высоких, разнообразных и изобилующих пещерами гор Алтая, Саян и Кузнецкого Алатау, привлекавших и «переманивавших» внимание специалистов по рукокрылым (Стрелков, 1968; Оводов, 1972а, б; Стуканова, 1976б, 1980; Малков, 1993; Горетовская и др., 2002).

А.Д. Ботвинкин и А.В. Вахрушев (1982) — первые известные нам авторы, опубликовавшие сведения о находках четырех видов рукокрылых в зимовочной пещере в предгорье Салаирского кряжа: большой трубконос, водяная, усатая и прудовая ночницы. К сожалению, коллекционные экземпляры указанных видов отсутствуют.

Несколькими годами позже был издан «Каталог коллекций зоологического музея Биологического института СО АН СССР» (1989),

где приведены сведения об имеющихся экземплярах рукокрылых, в том числе, пойманных на Салаирском кряже и в его предгорьях.

О видовых названиях рукокрылых Салаирского кряжа

Следует отметить, что к настоящему времени в систематике рукокрылых исследуемого региона произошли изменения, которые необходимо учитывать при анализе и использовании архивных, коллекционных и ранее опубликованных материалов. Так, П.П. Стрелков и Е.Г. Бунтова (1982) в результате переопределения музейных экземпляров ночниц, пойманных в лесной зоне на востоке России и отнесенных в свое время коллекторами к виду «усатой ночницы», показали, что на самом деле все они являются ночницами Брандта (*Myotis brandtii* Eversm.). Поэтому мы считаем, что информация о т.н. «усатых ночницах» из лесной зоны окрестностей Салаирского кряжа, имеющаяся в литературе (Оводов, 1972а, б; Шубин, 1974; Юдин и др., 1979; Ботвинкин, Вахрушев, 1982), относится к ночнице Брандта.

В.А. Матвеев с соавторами (Matveev et al., 2005) пересмотрели таксономический статус ночниц, традиционно относимых к виду *Myotis daubentonii* Kuhl. Согласно этим авторам, обитающих восточнее Омской области ночниц названной группы следует относить к восточной ночнице *Myotis petax* Holl., что нашло отражение в последней сводке И.Я. Павлинова (2006) по систематике млекопитающих. Соответственно, указанную в ранних (до 2006 г. включительно) сборах из окрестностей Салаирского кряжа водяную ночницу *M. daubentonii* следует считать восточной ночницей *M. petax*.

Фауна рукокрылых Салаирского кряжа по коллекционным сборам

Ранее нами были частично опубликованы результаты собственных работ по изучению распространения рукокрылых на Салаирском кряже и в его предгорьях (Томиленко, 2002; Томиленко, Васеньков, 2003). В настоящей работе впервые публикуются сведения о коллекционных экземплярах, отловленных нами в указанном районе. Также приведены сведения о коллекционных экземплярах рукокрылых, собранных ранее коллегами и хранящихся в коллекциях КемГУ (Каталог остеологической ..., 2005), АлтГУ и ИСиЭЖ СО РАН (Каталог коллекций ..., 1989). Последняя коллекция в значительной степени пополнена нами в последние годы и в тексте соответствующие находки приводятся как оригинальные («ориг. дан.»).

Ниже приводится информация о коллекционных экземплярах рукокрылых Салаирского края в следующей последовательности: вид, место хранения, число экземпляров и пол (если известен), место и дата поимки, коллектор (**det.** — **определивший видовую принадлежность**), номер хранения (если имеется). Для некоторых видов приводятся комментарии об условиях сбора или наблюдения.

1. *Myotis brandtii* (Eversmann 1845) — ночница Брандта

ИСиЭЖ СО РАН: 1 самец; Новосибирская обл., Маслянинский р-н, с. Новососедово; 19.12.1976; Б.С. Юдин (**det.** Д.А. Васеньков); № М-1223.

ИСиЭЖ СО РАН (ориг. дан.): 2 экз.; Новосибирская обл., Маслянинский р-н, окр. д. Дубровка; 30.07.2006; Д.А. Васеньков; № М-3386.

2. *Myotis petax* Hollister 1912 — восточная ночница

ИСиЭЖ СО РАН: 1 самка; Кемеровская обл., Гурьевский р-н, окр. г. Гурьевска; 09.08.1950; С.У. Строганов; № 6109.

КемГУ: 1 экз.; Кемеровская обл., Промышленновский р-н, оз. Таево; 1990 г.; Т.Н. Гагина и Е. Цилицина; б/н.

ИСиЭЖ СО РАН (ориг. дан.): 1 самка; Новосибирская обл., Маслянинский р-н, окр. д. Пеньково, пещ. Барсуковская; 03.03.2006; Д.А. Васеньков; № М-3437. 6 самцов; Новосибирская обл., Маслянинский р-н, окр. д. Пеньково, пещ. Барсуковская; 28.07.2006; Д.А. Васеньков; № М-3399. 1 самец; Новосибирская обл., Маслянинский р-н, окр. д. Верх-Ики, пещ. Верх-Икская; 02.08.2006; Д.А. Васеньков; № М-3383. 1 самец и 1 самка; Новосибирская обл., Маслянинский р-н, окр. д. Пеньково, пещ. Барсуковская; 24.04.2008; Д.А. Васеньков; № М-3441.

3. *Myotis dasycneme* (Boie 1825) — прудовая ночница

АлтГУ: 1 самка; Новосибирская обл., Маслянинский р-н, окр. д. Пеньково, пещ. Барсуковская; 26.11.1999; М.В. Бурмистров (**det.** А.А. Томиленко); № 24.

ИСиЭЖ СО РАН (ориг. дан.): 1 самец; Новосибирская обл., Маслянинский р-н, окр. д. Верх-Ики, пещ. Верх-Икская; 02.08.2006; Д.А. Васеньков; № М-3382 (в декабре 2007 г. передан по обмену в БПИ ДВО РАН М.П. Тиуну).

4. *Myotis frater* G. Allen 1823 — длиннохвостая ночница

ИСиЭЖ СО РАН (ориг. дан.): 1 самец; Новосибирская обл., Маслянинский р-н, окр. д. Пеньково, пещ. Барсуковская; 15.12.2004; Д.А. Васеньков; № М-3442.

Самец этого вида найден в нижнем гроте Барсуковской пещеры в группе восточных ночниц. Ближайшее место находок этого вида на Алтае в окрестностях Телецкого озера, которое упоминает Ю.П. Малков (1993), удалено от места данного обнаружения почти на 400 км.

5. *Myotis ikonnikovi* Ognev 1912 — ночница Иконникова

КемГУ: 1 экз.; Кемеровская обл., Промышленновский р-н, оз. Тагнаево; 1990 г.; Т.Н. Гагина и Е. Цилицина; б/н. (Каталог остеологической ..., 2005).

Нами представители этого вида были отловлены в средней части Салаирского кряжа (Томиленко, Васеньков, 2003) и на залете в Верх-Икскую пещеру (Маслянинский р-н Новосибирской обл.) 8.08.2002 г. и 2.08.2006 г., но не заколлектированы.

6. *Plecotus auritus* (Linnaeus 1758) — бурый ушан

ИСиЭЖ СО РАН (ориг. дан.): 1 самец; Новосибирская обл., Маслянинский р-н, окр. д. Верх-Ики, пещ. Верх-Икская; 02.08.2006; Д.А. Васеньков; № М-3391.

7. *Nyctalus noctula* (Schreber 1774) — рыжая вечерница

ИСиЭЖ СО РАН: 1 экз. (juv); Новосибирская обл., Тогучинский р-н, п. Мирный; 17.07.1965; Н.В. Киселева (det. Д.А. Васеньков); № М-2041.

8. *Eptesicus nilssonii* (Keyserling, Blasius 1839) — северный кожанок

КемГУ: 1 экз.; Кемеровская обл., Беловский р-н, пгт. Инской; 2002 г.; сборы студентов (б/н).

ИСиЭЖ СО РАН (ориг. дан.): 1 самец; Новосибирская обл., Маслянинский р-н, окр. д. Дубровка; 30.07.2006; Д.А. Васеньков; № М-3387. 1 самец; Новосибирская обл., Искитимский р-н, окр. с. Тальменка; 02.08.2006; Д.А. Васеньков; № М-3387.

9. *Vespertilio murinus* Linnaeus 1758 — двухцветный кожан

ИСиЭЖ СО РАН: 1 экз.; Новосибирская обл., Тогучинский р-н, ж/д ст. «Отгонка»; 08.05.1960; В.Н. Тимофеев (det. А.М. Хританков); № М-2418.

ИСиЭЖ СО РАН (ориг. дан.): 2 самца; Новосибирская обл., Маслянинский р-н, окр. д. Пеньково, пещ. Барсуковская; 28.07.2006; Д.А. Васеньков; № М-3398. 1 экз.; Новосибирская обл., Маслянинский р-н, окр. д. Верх-Ики, пещ. Верх-Икская; 02.08.2006; Д.А. Васеньков; № М-3389. 1 экз.; Новосибирская обл., Искитимский р-н, окр. с. Тальменка; 03.08.2006; Д.А. Васеньков; № М-3389.

10. *Murina leucogaster* Milne-Edwards 1872 — сибирский трубконос

КемГУ: 1 экз.; Кемеровская обл., Промышленновский р-н, оз. Та-наево; 1990 г.; Т.Н. Гагина и Е. Цилицина; б/н.

АлтГУ: 1 самец; Новосибирская обл., Маслянинский р-н, окр. д. Пеньково, пещ. Барсуковская; 12.02.2000; Д.В. Рыжков; № 22. 1 самец; Алтайский кр., Заринский р-н, ж/д ст. «Тогуленок» (10 км от с. Тягун); 30.04.2001; Д.В. Рыжков; № 25.

ИСиЭЖ СО РАН (ориг. дан.): 1 самка; Новосибирская обл., Маслянинский р-н, окр. д. Дубровка; 30.07.2006; Д.А. Васеньков; № М-3388. 1 самец; Новосибирская обл., Маслянинский р-н, окр. д. Пеньково, пещ. Барсуковская; 24.04.2008; Д.А. Васеньков; № М-3440.

Заключение

Таким образом, по данным наших исследований и сообщениям коллег, подтвержденным коллекционными материалами, на Салаирском кряже обитает не менее десяти видов рукокрылых. Из них шесть видов обнаружены в том числе на зимовке: *Myotis brandtii*, *M. petax*, *M. dasycneme*, *M. frater*, *Plecotus auritus*, *Murina leucogaster*. Впервые для Салаирского кряжа нами обнаружена длиннохвостая ночница (*Myotis frater* Allen).

Благодарности

Авторы выражают благодарность Д.В. Рыжкову за предоставленную информацию об экземплярах рукокрылых из коллекции АлтГУ. Исследования выполнены при поддержке программ Президиума РАН (проекты № 11.10 и 18.12), междисциплинарного проекта СО РАН № 104.

Список литературы

- Ботвинкин А.Д., Вахрушев А.В. 1982. Зимовка большого трубконоса и ночниц в Новосибирской области // Млекопитающие СССР. III съезд Всесоюз. териол. общ-ва. Т. 2. М.: ВТО РАН. С. 308.
- Горетовская О.С., Рыжков Д.В., Бурмистров М.В. 2002. Изучение фауны рукокрылых на территории Алтайского края // *Plecotus et al.*, pars spec. С. 106–108.
- Иоганзен Г.Э. 1923. По Чулыму. Отчет о зоологических экскурсиях, предпринятых в январе 1914 г., летом и осенью 1915 г. в восточной части Томской губ. // Изв. Томск. Гос. Унив. Т. 72. Томск. С. 1–68.
- Каталог коллекций зоологического музея Биологического института СО АН СССР. Млекопитающие: К составлению государственно-

- го кадастра животного мира, 1989. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 161 с.
- Каталог остеологической коллекции млекопитающих (по состоянию на 01.06.2005). Отряд Chiroptera Blumenbach, 1779 — Рукокрылые, 2005 // Зоологическая коллекция. Учебно-научная лаборатория КемГУ. Кафедра зоологии и экологии. URL: <http://museum.kemsu.ru/catalog/cat2part.htm#chiroptera>
- Кашченко Н.Ф. 1905. Обзор млекопитающих Западной Сибири и Туркестана. Вып. 1. Chiroptera и Insectivora // Изв. Томского ун-та. Т. 27. Томск. С. 4–102.
- Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, 1998. Барнаул: Изд-во Алт. унив. 238 с.
- Красная книга Кемеровской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, 2000. Кемерово. 280 с.
- Красная книга Новосибирской области: Млекопитающие, птицы, земноводные, рыбы, черви, насекомые, 2000. Новосибирск: Госкомэкологии НСО. 316 с.
- Лаптев И.П. 1958. Млекопитающие таежной зоны Западной Сибири. Томск: Изд-во ТГУ. С. 26–30.
- Лацинский Н.Н. мл., Лацинская Н.В. 1993. Флора Салаирского края. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 59 с.
- Малков Ю.П. 1993. Рукокрылые Алтая. Горно-Алтайск. 24 с.
- Оводов Н.Д. 1972а. Заметки о зимовках летучих мышей в пещерах Алтая // Териология. Т. 1. Новосибирск. С. 356–358.
- Оводов Н.Д. 1972б. Пещерные зимовки летучих мышей в южных районах Сибири // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск: Наука. С. 439–440.
- Павлинов И.Я. 2006. Систематика современных млекопитающих (2-е изд.) // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 47. 297 с.
- Рихтер Г.Д. 1963. Рельеф и геологическое строение // Западная Сибирь. М.: АН СССР. С. 22–69.
- Стрелков П.П. 1968. Остроухая ночница на Алтае // Природа. № 2. С. 59–61.
- Стрелков П.П. 1999. Об эколого-фаунистических исследованиях рукокрылых // Plescotus et al. № 2. С. 3–9.
- Стрелков П.П., Бунтова Е.Г. 1982. Усатая ночница (*Myotis mystacinus*) и ночница Брандта (*Myotis brandti*) в СССР и взаимоотношения этих видов. Сообщ. 1 // Зоол. журн. Т. 61. Вып. 8. С. 1227–1241.
- Стуканова Т.Е. 1974. Видовой состав и относительная численность

- рукокрылых в Западной Сибири // Мат-лы I Всесоюз. совещ. по рукокрылым. Л. С. 82–84.
- Стуканова Т.Е. 1975. Рукокрылые юго-востока Западной Сибири и особенности их размножения. Дис. ... канд. биол. наук. Томск. 221 с. (Рукопись)
- Стуканова Т.Е. 1976а. К экологии рукокрылых юго-востока Западной Сибири // Проблемы экологии. Т. 4. Томск: Изд-во ТГУ. С. 183–189.
- Стуканова Т.Е. 1976б. Рукокрылые юго-востока Западной Сибири и особенности их размножения. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: БИ СО АН СССР. 23 с.
- Стуканова Т.Е. 1980. Места находок прудовой, водяной и усатой ночниц в Западной и Средней Сибири // Рукокрылые. М.: Наука. С. 98–103.
- Томиленко А.А. 2002. Зимовка рукокрылых (*Vespertilionidae*) в Новосибирской области // *Plecotus et al., pars spec.* С. 99–106.
- Томиленко А.А. Васеньков Д.А. 2003. К изучению рукокрылых Салаирского кряжа // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. общ-ва). М. С. 355.
- Шубин Н.Г. 1971. О рукокрылых Западной Сибири // Зоол. журн. Т. 50. Вып. 8. С. 1262–1264.
- Шубин Н.Г. 1974. О фауне рукокрылых Западной Сибири // Тр. НИИ биологии и биофизики при ТГУ. Т. 4. С. 3–8.
- Шубин Н.Г. 1977. О редких видах рукокрылых Западной Сибири // Редкие виды млекопитающих и их охрана. Мат-лы II Всесоюз. совещ. М.: Наука. С. 64.
- Шумилова Л.В. 1962. Ботаническая география Сибири. Томск. 439 с.
- Юдин Б.С., Галкина Л.И., Потапкина А.Ф. 1979. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука. 296 с.
- Matveev V.A., Kruskop S.V., Kramerov D.A. 2005. Revalidation of *Myotis petax* Hollister, 1912 and its new status in connection with *M. daubentonii* (Kuhl, 1817) (*Vespertilionidae*, *Chiroptera*) // *Acta Chiropter.* Vol. 7. No. 1. P. 23–37.

**ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ
СИБИРСКОГО БУРУНДУКА
(*TAMIAS SIBIRICUS* LAXMANN, 1769)**

Е. В. Оболенская

Зоологический музей МГУ

e-mail: obolenskaya@zmmu.msu.ru

**Distribution patterns of the Siberian chipmunk
(*Tamias sibiricus* Laxmann, 1769)**

E. V. Obolenskaya

Zoological Museum of Moscow University

e-mail: obolenskaya@zmmu.msu.ru

History of investigation of the distribution area of the Siberian chipmunk, *Tamias sibiricus*, is reviewed. Boundaries of the distribution area are characterized in details based on both museum collection records and the published data. All available information on geographic distribution of that species within its natural area limits is summarized, and introduced populations are indicated, as well. Distribution map of all records of the chipmunk distribution within the natural area is compiled.

Многие авторы, занимавшиеся изучением млекопитающих Северной Палеарктики, приводили в своих работах данные по распространению бурундука. Первая информация появилась в конце XVIII века в связи с организованными Академией Наук экспедициями для изучения удаленных восточных земель Российской Империи. Бурундук был описан К.Г. Лаксманном из окрестностей Барнаула (Laxmann, 1769). Позднее П.С. Паллас и И.Ф. Гмелин описали новые формы с Дальнего Востока и Приуралья. В течение XIX и начала XX веков в результате ряда азиатских экспедиций США и Великобритании, а также исследований японских зоологов, был описан еще ряд форм с территории Китая, Кореи и Японии (Allen, Andrews, 1913; Howell, 1927; Kuroda, 1932; Ellerman, Morison-Scott, 1951).

Первое подробное описание ареала бурундука на территории СССР выполнено А.Н. Формозовым (1928), однако южные и юго-восточные границы в работе практически не рассматриваются. Автор высказывает предположение о существовании двух центров, из которых шло расселение бурундука на территорию современного ареала. Это две изолированные области, сохранившие третичные реликтовые леса: Алтай и Маньчжурия. Центром происхождения бурундука А.Н. Формозов считает Берингию. В работе также говорится о том, что граница области распространения бурундука, кроме самой северной части, точно совпадает с границей области, занятой лиственницами (*Larix sibirica* и *L. daurica*), а в европейской части СССР — пихты (*Abies sibirica*).

Подробное описание ареала бурундука, сопровождающее ревизию внутривидовой систематики, выполнил С.И. Огнёв (1940). Карта распространения бурундука на территории Евразии, а также краткое описание вида с выделением тех же, что у Огнёва, пяти подвидов, приводится Б.А. Кузнецовым (Бобринский и др., 1965).

В сводке И.М. Громова с соавторами (1965) говорится о том, что в европейской части СССР бурундук обитает приблизительно в пределах ареала сибирской пихты. Уточняется южная граница, которая по горным лесам доходит до южных районов Китая (Сычуань). По данным этих авторов, бурундук есть на Шантарских о-вах, Сахалине, Южных Курилах, в северной части Монголии, в Корее, Японии, отсутствует на Камчатке, в Сибири по островным березовым и сосновым лесам вдоль рек далеко проникает на север, а на водоразделах граница его распространения совпадает с границей распространения лиственницы.

В.И. Телегин (1980) также приводит описание ареала бурундука. В работе, в частности, говорится о том, что бурундук населяет Финляндию, однако ссылок на источник этих сведений не приводится. Отдельное внимание уделяется распространению бурундука в Западной Сибири. Описание остальной части ареала дано на основе работ других авторов (Флёров, 1933; Наумов, 1934; Огнёв, 1940; Рузский, 1946; Якушевич, 1952; Банников, 1954).

По мнению И.М. Громова и М.А. Ербаевой (1995), область распространения бурундука достигает Среднеколымска и мыса Олюторский, о. Сахалин, Южных Курил, Маньчжурии, Кореи и о. Хоккайдо, на западе захватывая левобережье Северной Двины и Костромского Приволжья, левобережье Камы. Авторы утверждают, что бурундук недавно проник на Камчатку. Констатируется, что граница распро-

странения бурундука совпадает с границей произрастания лиственницы в Сибири и пихты в Европейской части России.

Карта ареала бурундука без дополнительной информации приводится также П.А. Пантелеевым (1998), но использованная картографическая проекция и мелкий масштаб карты не позволяют точно определить конкретное прохождение границы видового ареала.

Распространение сибирского бурундука уточнялось во многих региональных сводках. В Алтае-Саянской горной стране бурундук повсеместно распространен в лесной, лесостепной и горно-таежной зоне (Юдин и др., 1979); в горах вид достигает верхних пределов лесной растительности, заходя в лесотундру. Проникает в Юго-Восточный Алтай по островным лиственничным лесам, широко заселяет леса Кузнецкого Алатау, Салаира, Горной Шории, Саян и Тувы. В Центральном Алтае бурундук живет вплоть до нивального пояса, где в каменистых россыпях и кустарниках встречается среди скал вместе с алтайской пищухой (*Ochotona alpina*) и высокогорными видами полевок. По интразональным лесным участкам проникает далеко в степную зону на юге Тувы.

О.В. Егоров (1971) дает подробную карту области обитания бурундука в Якутии, северная граница ареала проведена на основе оригинальных исследований. Автор утверждает, что вид не доходит до северных пределов древесной растительности.

Б.С. Юдин с соавторами (1976) в своей книге по фауне севера Дальнего Востока отмечает, что ареал бурундука на этой территории связан с таежной древесной растительностью. В долине Колымы северная граница ареала проходит по 67°30' с.ш., не достигая на севере северной границы лиственничного редколесья. Южная граница ареала захватывает верховья р. Алука и выходит к Олюторскому заливу Берингова моря. По мнению этих авторов, бурундук обитает в том числе на северном побережье Охотского моря и не отмечен на Камчатке.

По данным Ф.Б. Чернявского (1984), вид населяет юго-западную часть Северо-восточной Сибири. Северная граница его ареала пересекает р. Омолон и далее проходит до Анадыря, огибает юго-западную часть Корякского нагорья и выходит к Пенжинской губе. В бассейне рек Большой и Малый Анюй бурундук не встречен.

В данной работе я попыталась обобщить все накопленные сведения о географическом распространении сибирского бурундука, по возможности разделяя литературные данные и точки, материал из которых хранится в зоологических собраниях.

Материал и методы

Основу карты ареала бурундука составили точки сборов экземпляров, хранящихся в коллекциях естественнонаучных музеев. Для уточнения границы ареала дополнительно были использованы литературные и опросные сведения. И изучены коллекции Зоологического музея МГУ (ЗМ МГУ), Зоологического института РАН (ЗИН), Музея естественной истории в Лондоне (МЕИ), Музея естественной истории Берлинского университета Александра Гумбольдта (МЕИГ), Королевского музея Онтарио (РОМ), Иркутского государственного университета (ИГУ), Института экологии растений и животных УрО АН (ИЭРиЖ), Государственного Дарвиновского музея (ГДМ). Списки коллекционных экземпляров Института систематики и экологии животных СО РАН (ИСиЭЖ) и Академии Наук Калифорнии (МАНК) были заимствованы из опубликованного каталога (Жолнеровская и др., 1989), а также из электронных каталогов (<http://szmn.sbras.ru/Vertebr/Mamcol/Rodentia/Sciurid.htm>; <http://research.calacademy.org/research/bmammals/MamColl/index.asp>).

Положение локалитетов находок бурундука в той или иной природной зоне определялось по карте «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных стран» (Зоны и типы растительности..., 1999).

Для создания карты с точками находок бурундуков использованы программные пакеты Mapinfo 7.0 и OziExplorer 3.95.2.

Результаты и обсуждение

Ареал бурундука занимает обширную территорию от Европейской части России до побережья Охотского моря и от северной Якутии до Центрального Китая (рисунок).

Западные пределы распространения сибирского бурундука изучены недостаточно. Имеющиеся в литературе данные об обитании бурундука в окрестностях Вологды (Огнёв, 1940), в восточной Финляндии и восточной Карелии (Сиивонен, 1979; Телегин, 1980), не подтверждены коллекционным материалом. Крайние западные точки фактических находок бурундука расположены в Устьянском районе Архангельской области (ЗМ МГУ). Отсюда бурундук распространен далеко на север — он известен из окрестностей дер. Юра, расположенной в Холмогорском районе Архангельской обл., ж/д ст. «Тундра» в Архангельской обл. и низовий р. Мезени (ЗМ МГУ; ЗИН).

От низовий Мезени до Урала северные пределы распространения бурундука неизвестны. Наиболее северные точки находок на

Распространение бурндука

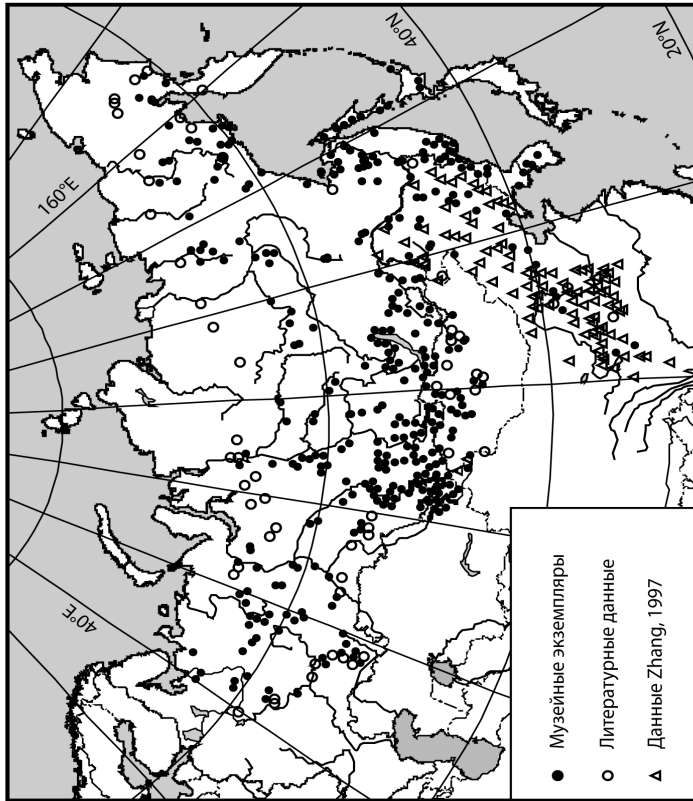


Рисунок. Распространение сибирского бурндука (*Tamias sibiricus*); интродуцированные популяции не указаны.
Figure. Distribution of the Siberian chipmunk (*Tamias sibiricus*); introduced populations are not shown.

этом участке приурочены к среднетаежным лесам (Зоны и типы растительности..., 1999) по рекам Вычегда и Печора в Усть-Вымском (пос. Шежам), Усть-Куломском (пос. Сторожевск, пос. Усть-Кулом), Сосногорском (р. Вой-Вожи) и Троицко-Печорском (пгт Троицко-Печорск, бывший Печорский заповедник) районах Республики Коми (ЗМ МГУ).

Далее северная граница ареала совпадает с северной границей подзоны северной тайги и по долинам рек заходит в западносибирскую лесотундру. Наиболее северная находка бурундука на Урале — верховья р. Манья: приток второго порядка р. Северная Сосьва (Ханты-Мансийский АО; ЗИН). Описана встреча бурундука севернее, в верховьях р. Сыня (Телегин, 1980). Затем граница идет на восток, пересекая р. Обь у пос. Питляр и сворачивает на юго-восток, к пос. Полуи Ямало-Ненецкого АО (ЗМ МГУ). О существовании музейных экземпляров, поступивших с участка ареала между Полуем и Енисеем, нам ничего не известно. По литературным сведениям, восточнее граница ареала бурундука проходит по верхнему течению р. Надым, огибая оз. Пяку-То, где бурундук обычен по гривам среди болот. По пойменным лесам р. Пяку-Пур она тянется до р. Пур, доходя севернее до Уренгоя. Отсюда граница поворачивает к югу, пересекая водораздел рек Пур и Таз на широте пос. Тарко-Сале (Наумов, 1931). По р. Таз, пересекая северный полярный круг, рассматриваемая граница доходит до пос. Сидоровск и севернее — до границы Красноселькупского и Тазовского районов Ямало-Ненецкого АО (В.Г. Виноградов, устн. сообщ.), а затем — до пос. Янов Стан на р. Турухан (Наумов, 1934; Огнев, 1940) и в долине Енисея достигает Игарки. Далее бурундук обитает в юго-западной части плато Путорана на р. Курейке (Наумов, 1934; ЗМ МГУ). Наиболее северные точки встреч в районе плато — р. Горбиачин и залив Моген Хантыйского вдхр. (Лисовский, Беглецов, 2004). Этот район, очевидно, представляет собой северный предел распространения бурундука в этой части Сибири.

Информация об обитании бурундука на притоках р. Хеты (Яковлев, 1930; Лисовский, Беглецов, 2004) — реках Медвежьей и Аякли, ошибочна (Огнев, 1940). От Курейки до границы Якутии северные пределы распространения бурундука не ясны. На территории Якутии, по литературным данным, граница ареала проходит через верховье р. Оленек (Егоров, 1971; Телегин, 1980) и практически в субширотном направлении тянется вдоль 69-й параллели, пересекая долины рек Лены, Яны и Индигирки (Егоров, 1971). Локалитеты му-

зейных экземпляров на этом участке ареала приурочены к долине р. Виллой и к среднему течению рек Яны и Индигирки (ЗМ МГУ; ЗИН). Затем граница ареала бурундука отклоняется к югу, пересекая Колыму у Среднеколымска (Егоров, 1971). Восточнее бурундук найден по р. Омолон близ р. Большой Олой, откуда граница его ареала тянется до верховий р. Анадыря, захватывая участок от Еропола до с. Марково (Юдин и др., 1976). Через лиственничные леса правого притока Анадыря, р. Майн, граница ареала бурундука идёт к югу до северо-восточной части Каменского р-на Корякского АО (пос. Слаутное) и верховьев р. Апука, и по её долине выходит к Олюторскому заливу Берингова моря (ЗМ МГУ, ЗИН; Портенко, 1963; Телегин, 1980). Крайние северо-восточные пределы распространения вида ограничены лесотундрой. Бурундук не проникает на Чукотку; в этой части ареала его граница проходит по горным массивам, поросшим кедровым стлаником, а также по речным долинам. Южнее по побережью бурундук встречается вплоть до залива Корфа (ЗМ МГУ; Юдин и др., 1976; Чернявский, 1984).

По литературным сведениям, неподтвержденным коллекционными экземплярами, бурундуки встречаются в окрестностях Паланы на северной Камчатке (Чернявский, 1984; Никоноров, 2000). Вероятно, эти данные имели в виду И.М. Громов и М.А. Ербаева, говоря о проникновении на территорию полуострова бурундука во второй половине XX века (Громов, Ербаева, 1995). По крайней мере, на большей части Камчатки бурундука нет, а в камчатских геологических партиях бурундука не знают (Н.М. Семёнов, устн. сообщ.).

Восточные участки ареала вида захватывают побережья Охотского и Японского морей и приурочены к северо- и средне-таежным равнинным лесам. На обширных горных территориях бурундук заселяет районы с разновидностями гипоарктического, бореального и неморального типов поясности гор (Зоны и типы растительности..., 1999). Бурундук населяет окрестности села Пенжина, откуда граница ареала тянется вдоль побережья Гижигинской губы и залива Шелихова до п-ова Пьягина (Чернявский, 1984; ЗМ МГУ), а затем через Магадан, Охотск, Аян достигает Удской губы (Allen, 1940; ЗМ МГУ; ЗИН). Он обитает на о. Большой Шантар и на побережье Ульбанского залива (ЗМ МГУ), далее к юго-востоку найден в окрестностях Николаевска-на-Амуре и по левобережью Амура. На правом берегу Амура бурундук добыт в окрестностях залива Де-Кастри у оз. Большие Кизи (ЗМ МГУ). Южнее точки фактических находок относятся к побережью Татарского пролива, окрестностям порта Советская

Гавань, берегу Японского моря и к территории Сихотэ-Алиньского и Лазовского заповедников (ЗМ МГУ; ЗИН). Здесь бурундук встречается по горным хвойно-широколиственным лесам неморального типа, а в равнинной западной части населяет широколиственные леса и лесостепь дальневосточного типа.

Бурундук населяет и о. Сахалин. Его находили в окрестностях Охи на северо-востоке, в центральной части острова, в окрестностях г. Александровск-Сахалинский и у д. Половинка на берегу Татарского залива, на побережье залива Терпения и в окрестностях с. Луговое, а также близ Южно-Сахалинска (ЗМ МГУ; ЗИН; МЕИ).

Бурундук встречается также на о. Хоккайдо (МЕИ; Kishida, 1930) и на Кунашире (Kuroda, 1932; Костенко и др., 2004). Указание на обитание бурундука на о. Итуруп ошибочно (Костенко и др., 2004).

По хвойно-широколиственным и широколиственным горным лесам, а также по речным долинам в остепененных районах вид проникает далеко на юг, вплоть до Центрального Китая. Во Внутренней Монголии известен юго-восточнее оз. Далай-Нор (Allen, 1940), из окрестностей ж/д ст. «Ялу» (ЗМ МГУ; МАНК) и ж/д станций «Полин», «Холосю», «Бухэду» (МЕИ; Lisovsky et al., 2006). Восточнее, из провинции Хейлунцзян, экземпляры получены с Малого Хингана, из окрестностей населённого пункта Вудалинчи и г. Ичунь, а также с берега р. Сяльдяохедзыхе (МАНК; МЕИГ; ЗМ МГУ). На юге этой провинции бурундуки добыты близ г. Харбина (ЗМ МГУ; ЗИН; РОМ). Надо отметить, что в Харбине бурундук весьма популярен в качестве домашнего животного среди местных жителей (наши данные). Южнее, в провинции Гирин, бурундуков добывали на ж/д ст. «Сяолин» КВЖД (ЗМ МГУ), недалеко от Харбина, а также в окрестностях городов Гирин и Чаньчунь (МЕИГ). Известен также экземпляр из окрестностей около г. Аньшань провинции Ляонин (ГДМ).

Многочислен бурундук в горных широколиственных лесах севера и востока Северной Кореи (ЗМ МГУ; МЕИ; Allen, Andrews, 1913). Известен он и из окрестностей Пхеньяна (ЗМ МГУ). В Южной Корее зверьков добывали в окрестностях Сеула (ЗМ МГУ; МЕИ), в провинциях Ганвондо и Гёнсанбукдо.

Западнее в Китае бурундук населяет окрестности Пекина и встречается к северу от него в горах Цзюньдушань (ЗИН; МЕИ). Есть находки бурундука из западной, горной части провинции Шаньси (хр. Люйляншань), а также из восточной и южной части провинции Шэньси (хр. Циньлин; МЕИ). Южнее область его распространения доходит по горным системам Мицаншань и Дабайшань до провин-

ций Ганьсу и Сычуань (ЗМ МГУ; МЕИ; Allen, 1940). Бурундук встречается также на территории провинций Цинхай, Хэбей, Хэнань, Тяньдзинь и Нинся (Zhang, 1997).

Перейдем к описанию южной границы распространения бурундука, начиная с Европейской России. В этой части ареала конфигурация этой границы требует дополнительного изучения. В общих чертах она проходит по южному краю южно-таёжных лесов и пересекает подтайгу по левобережью Волги и правому берегу Камы. Экземпляры из этой части ареала известны из восточной части Костромской области (Мантуровский и Поназыревский районы), а также из Республики Мари-Эл (ЗМ МГУ). В литературе есть сведения о находках бурундука из Нижегородской области, у поселка Варнавино на р. Ветлуга и по р. Керженец (Формозов, 1928). В зоологических коллекциях экземпляров бурундука из этих районов нет, в Керженском заповеднике в настоящее время он отсутствует (И.В. Карякин, устн. сообщ.). Данные С.И. Огнёва (1940) о добыче бурундуков пушными организациями в северной части Тамбовской области (г. Темников) также не подтверждены фактическим материалом.

Далее на восток бурундук известен из Башкирии и горных лесов Южного Урала. Восточнее граница ареала бурундука поворачивает к югу по р. Белой, далее идет по верховьям рек Илек и Сакмары (Огнёв, 1940; ЗМ МГУ; ЗИН), пересекает Урал и далее смещается севернее, к Ильменским горам в Челябинской области (ЗИН).

В настоящее время на описанной выше территории бурундук повсеместно редок или отсутствует. В Башкирии в последние годы его отмечали только в верховьях р. Белой (В.А. Валуев, устн. сообщ.).

Восточнее рассматриваемая граница примерно совпадает с южной границей распространения лесной растительности. Она пересекает Свердловскую и Тюменскую области, достигая Ялуторовска и далее Аромашево (ЗИН; Громов, 1965; Телегин, 1980). На этом участке находки бурундука приурочены к подтайге западносибирского типа. Затем проходит по Омской и Новосибирской областям через р. Иртыш и в районе Тары (Громов и др., 1965), далее граница смещается южнее, в Барабинскую низменность к населённому пункту Венгерovo на р. Тартас, а затем пересекает реки Каму и Омь, доходя до Новодубровки (Телегин, 1980). Коллекционные находки из этого района известны из более северных южно-таёжных районов Новосибирской области (ИСиЭЖ). Следующий участок границы, проходя через Новосибирский и Ордынский р-ны Новосибирской области, по правому берегу р. Оби уходит на юго-восток, к

Заринскому и Троицкому районам Алтайского края (ИСиЭЖ; ЗМ МГУ). На всем этом участке бурундук населяет пойменные леса, а также колочную березовую и осиновую лесостепь (Телегин, 1980; Зоны и типы растительности..., 1999). Далее через юго-восточную часть Алтайского края, пересекая реки Обь и Чарыш, граница ареала бурундука доходит до населенных пунктов Ханхара и Тигерек Краснощековского и Чарышского районов (ЗМ МГУ; ИСиЭЖ). Находки из этих районов приурочены к подзоне северных степей западносибирско-североказахстанского типа и к бореальной растительности Алтае-Саянской горной страны. Южнее обсуждаемая граница пересекает государственную границу Казахстаном в Семипалатинской области и проходит по междуречью Иртыша и Убы (посёлки Секисовка и Пихтовка), смещается к югу, проходя вдоль правобережья Иртыша через Усть-Каменогорск, Бухгарму и ж/д ст. «Алтайская», пересекает Нарымский хребет и доходит до юго-западного берега оз. Маркаколь (ЗМ МГУ; ЗИН). Бурундук живет также в Калбинском Алтае (Млекопитающие Казахстана, 1977).

Восточнее бурундук встречается в Монгольском Алтае, как на китайской (ЗМ МГУ; ЗИН; Zhang, 1997), так и на монгольской территории. Известны находки этого вида в горах Северо-Западной Монголии, граница его распространения идет к югу через хребет Монгольский Алтай по р. Булугун-гол и поднимается к северо-востоку к хребту Хан-Хухийн-Нуруу (ЗМ МГУ). Затем она тянется по Хангаю, через среднее течение р. Богдын-гол до верховья р. Орхон к югу от Цэцэрлега (ЗМ МГУ; ЗИН; ИСиЭЖ; Банников, 1954). На Хангае бурундук селится по листовичникам с зарослями ивняка и кустарниковой лапчатки, а также населяет долины рек, поросшие кустарниками (Банников, 1954). Северо-западнее бурундуки населяют хребет Тарбагатай и бассейн р. Идэр. Далее по берегам рек Орхон и Туул граница видового ареала проходит до Улан-Батора и южного Хэнтея, смещаясь к северу до верховьев рек Менза и Керулен (ЗМ МГУ; ЗИН; Банников, 1954). В этой части Монголии бурундук предпочитает таежные буреломы с каменистыми россыпями и речные долины, поросшие ивняком, березой и черемухой (Банников, 1954). Восточнее граница по хребтам Эрээний-Нуруу и Эрмана, а также среднему течению р. Онон заходит на юг Читинской области, где с севера огибает степные районы Юго-Восточного Забайкалья. В этой части ареала бурундуков добывали в степных и лесостепных районах по берегам рек Онон и Шилка, а также на реках Газимур (Нерчинский хребет) и Хер-Хира (Кличкинский хребет) (ЗМ МГУ; ЗИН). В таеж-

ных и лесостепных районах бурундук распространен здесь повсеместно (наши данные). Южнее граница пересекает Аргунь и, огибая с запада Большой Хинган, выходит в Северный Китай.

Кроме естественной части ареала, бурундук образует ряд интродуцированных популяций в Европе. Поселения бурундуков существуют в Нидерландах, где зверьки живут в городских парках провинции Северный Брабант. Это зверьки, оставшиеся от зоопарковской вольерной популяции, которая сохранилась с 1972 г. Также бурундук встречается в ряде районов Италии. Есть акклиматизированные группировки в Австрии, Швейцарии, Бельгии, Франции, Германии и Швеции (Geinitz, 1982; Thissen, Hollander, 1996; Bertolino et al., 2000). Бурундук известен и из Московской области, с берега оз. Глубокое и из окрестностей пос. Тучково Рузского р-на (ЗМ МГУ). Здесь обитает популяция, основанная зверьками, завезенными из Приморья (Lisovsky et al., 2006; Obolenskaya et al., in litt.).

Причины, определяющие существующую конфигурацию границы ареала бурундука, не вполне ясны и мало изучены. Популярная в литературе точка зрения о связи между ареалами бурундука, пихты и лиственницы (Формозов, 1928; Громов и др., 1965; Юдин и др., 1976; Юдин и др., 1979; Громов и др., 1995) едва ли может считаться определяющей для распространения бурундука. На большей части своего ареала бурундук не достигает северных границ распространения лиственницы (Флора СССР, 1934), южная граница распространения вида в Западной Сибири проходит по границе подтайги с преобладанием мелколиственных пород и лесостепи (Зоны и типы пояности..., 1999). В Забайкалье и Монголии бурундуки связаны скорее с богатыми поймами рек (Банников, 1954; наши данные) и повсеместно выходят по ним за пределы тайги. На северо-востоке Евразии поселения бурундука, в большинстве своем, приурочены к зарослям кедрового стланика (Юдин и др., 1976; Чернявский, 1984). Ареал пихты в Европейской части России, напротив, уже ареала бурундука. В низовьях Северной Двины и Мезени, откуда добывался бурундук, пихты нет (Флора СССР, 1934).

Пищевые предпочтения сибирского бурундука достаточно разнообразны и мало связаны с лиственницей или пихтой. Бурундук приспособился к использованию широкого спектра кормовых объектов и в каждой конкретной местности поедает те растения, которых здесь больше и которые лучше подходят ему по тем или иным причинам: в зависимости от конкретной ситуации, в питании могут преобладать семена, плоды или вегетативные части как травянистых, так

и древесных пород (Егоров, 1971; Юдин и др., 1976; Телегин, 1984; Чернявский, 1984).

По всей видимости, связь ареалов бурундука, пихты и лиственницы носит не причинный, а следственный характер. Возможно, распространение этих видов определяется климатическими причинами, характер которых еще предстоит выяснить.

Благодарности

Приношу свою благодарность А.А. Лисовскому (ЗМ МГУ), Л.Г. Емельяновой, Г.Н. Огуреевой, Л.Ю. Левик (Географический факультет МГУ), А.О. Аверьянову (ЗИН РАН), П. Дженкинс (МЕИ), А.В. Борисенко (Университет Гуэлфа, Канада), Л. Бертону (РОМ), Т.А. Сирохиной (ИГУ), Т.П. Коуровой (ИЭРиЖ), И.В. Фадееву (ГДМ), Н.Е. Докучаеву (ИБПС ДВО РАН) и Муёну Ли (НИИ ветеринарии Сеульского Университета, Корея).

Список литературы

- Банников А.Г. 1954. Млекопитающие Монгольской народной республики // Тр. Комисс. ... Монгольской народной республики. М.: Изд-во АН СССР. Вып. 53. 669 с.
- Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. 1965. Определитель млекопитающих СССР. М.: Наука. 346 с.
- Громов И.М., Бибиков Д.И., Калабухов Н.И., Мейер М.Н. 1965. Фауна СССР. Млекопитающие. Наземные белычьи. М.-Л.: Наука. Т. 3. Вып. 2. С.1–468.
- Громов И.М., Ербаева М.А. 1995. Зайцеобразные и грызуны // Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. СПб.: Зоол. ин-т РАН. Вып. 167. С. 94–98 с.
- Егоров О.В. 1971. Бурундук // Млекопитающие Якутии. М.: Наука. 660 с.
- Телегин В.Н. 1980. Бурундук Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 112 с.
- Жолнеровская Е.И., Швецов Ю.Г., Калабин С.Л., Лопатина Н.В. 1989. Каталог коллекций зоологического музея Биологического института СО АН СССР. Млекопитающие // К составлению государственного кадастра животного мира. Новосибирск: Наука. Сиб. отд.. С. 105–108.
- Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных стран (масштаб 1:8000000). 1999. // Серия карт природы для высшей школы. Огуреева Г.Н. (отв. ред.). М.

- Костенко В.А., Нестеренко В.А., Трухин А.М. 2004. Млекопитающие Курильского архипелага. Владивосток: Дальнаука. 186 с.
- Лисовский А.А., Беглецов О.А. 2004. Бурундук (*Tamias sibiricus*) // Фауна позвоночных животных плато Путорана. М. С. 357–358.
- Млекопитающие Казахстана. 1977. А.А. Слудский (ред.). Алма-Ата: Наука. Т. 1. Ч. 2. 536 с.
- Наумов С.П. 1931. Млекопитающие и птицы Гыданского полуострова // Тр. Полярн. комиссии АН СССР. Вып. 4. Л. 106 с.
- Наумов Н.П. 1934. Млекопитающие и птицы Тунгусского округа // Тр. Полярн. комиссии АН СССР. Вып. 17. Л. 353 с.
- Никаноров А.П. 2000. Класс Mammalia — Млекопитающие // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петр.-Камч.: Камч. печат. двор. 166 с.
- Огнёв С.И. 1940. Звери СССР и прилегающих стран (Звери Восточной Европы и Северной Азии). М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т. 4. 615 с.
- Пантелеев П.А. 1998. Грызуны палеарктической фауны: состав и ареалы. М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцева РАН. 117 с.
- Портенко Л.А., Кищинский А.А., Чернявский Ф.Б. 1963. Млекопитающие Корякского нагорья // Мат-лы по распределению, численности, биологии и экономическому значению. М.-Л. С. 1–130.
- Рузский М.Д. 1946. Зоодинамика Барабинской степи // Тр. Томск. Гос. Унив. Т. 97. С.17–68.
- Сиивонен Л. 1979. Млекопитающие Северной Европы. Перевод 4-го финск. изд. М.: Лесн. Пром. 232 с.
- Флеров К.К. 1933. Очерки по млекопитающим Полярного Урала и Западной Сибири // Изв. АН СССР. № 3. С. 65–115.
- Флора СССР. 1934. В.Л. Комаров (ред.). Л.: Изд-во АН СССР. Т. 1. 304 с.
- Формозов А.Н. 1928. Об особенностях ареалов русских сонь (*Муохидае*) и бурундуков (*Eutamias sibiricus* Gmel.) // Бюлл. МОИП, отд. биол. Т. 37. Вып. 3–4. С. 205–204.
- Чернявский Ф. Б. 1984. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М.: Наука. 388 с.
- Юдин Б.С., Галкина Л.И., Потапкина А.Ф. 1979. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука. 296 с.
- Юдин Б.С., Кривошеев В.Г., Беляев В.Г. 1976. Мелкие млекопитающие Севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука. С. 78–88.
- Яковлев Е.О. 1930. К границам распространения промысловых зверей и птиц в Туруханском крае // Тр. Зоол. секции Среднесибирск. отд. Русск. геогр. общ. Вып. 1. С. 51–59.

- Якушевич А.И. 1952. Фауна позвоночных Тувинской области. Новосибирск. 243 с.
- Allen G.M. 1940. Mammals of China and Mongolia. N.Y.: Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. 2. P. 621–1350.
- Allen J.A., Andrews R.C. 1913. Mammals from Korea // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. 32. 429 p.
- Bertolino S., Currado I., Mazzoglio P.J., Amori G. 2004. Native and alien squirrels in Italy // *Hystrix*. Vol. 11. № 2. P.65–74.
- Zhang Y. 1997. Distribution of mammalian species in China. Beijing: China Forestry Publ. House. 328 p.
- Ellerman J.R., Morison-Scott T.C.S. 1951. Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. L.: Tr. Brit. Mus. 810 p.
- Geinitz C. 1982. Lautausserungen des Streifenhornchens (*Tamias sibiricus* Laxmann, 1769) // *Saugetierk. Mitteil.* Vol. 30. № 1. P. 76–80.
- Howell A.B. 1927. Five new Chinese squirrels // *Washington Acad. Sci. Zool.* Vol. 17. № 4. 80 p.
- Kishida K. 1930. On the mammal fauna in the boreal region of Japan // *Doubuts. Zasshi.* Vol. 42. P. 372–373. (in Jap.)
- Kuroda N. 1932. A description of an apparently new form of chipmunk from south Kuriles, Japan // *J. Mammal.* Vol. 13. № 1. P. 58–59.
- Lissovsky A., Obolenskaya E., Emelyanova L. 2006. The structure of voice signals of Siberian chipmunk (*Tamias sibiricus* Laxmann, 1769) (Rodentia: Sciuridae) // *Russ. J. Theriol.* Vol. 5. № 2. P.93–98.
- Markova A.K., Simakova A.N., Puzachenko A.Yu. 2002. Ecosystems of Eastern Europe in the Late Glacial maximum of the Valdai Glaciation (24–18 ka B.P.) based on floristic and theriological data // *Dokl. Earth Sci. Geogr.* Vol. 387. № 8. P.925–928.
- Markova A.K., Simakova A.N., Puzachenko A.Yu. 2003. Ecosystems of Eastern Europe in the Holocene Atlantic optimum based on floristic and theriological data // *Dokl. Earth Sci. Geogr.* Vol. 391A. № 6. P. 883–887.
- Tissen J.B.M. Hollander H. 1996. Status and distribution of mammals in the netherlands since 1800 // *Hystrix*. Vol. 8. № 1–2. P. 97–105.

**ЖЕЛЕЗЫ НАРУЖНЫХ ПОКРОВОВ ХОРДОВЫХ
В АСПЕКТЕ МОРФОБИОЛОГИЧЕСКОЙ
ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ А. Н. СЕВЕРЦОВА**

О. Ф. Чернова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
e-mail: chernova@sevin.ru

**Integumentary glands of Chordata
according to A. N. Severtsov's
morphobiological theory of evolution**

O. F. Chernova

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS

Consideration of the problem of origin and diversification of integumentary glands in Chordata, based on A.N. Severtsov's morphobiological theory of evolution, structural histology, and the author's "generations concept", allows to suppose that the animal integumentary glands, similar to the skin appendages (scales, feathers, and hair) of Amniota, have originated as ecto-mesodermal novelties during most important stages of chordate phylogeny. The glands appeared in different classes independently and convergently due to histogenetic characteristics of epithelium, peculiarities of inter-tissue relationship, changes of metabolism type, and genetic-molecular regulation of morphogenesis. Diversification of the structures within the same morphological type took place due to origin of new generations of ecto-mesodermal structures on the base of common tissue, heterochronies and regulated changes of gradients of molecular signaling ways influenced by environmental factors. In the chordate phylogeny, evolution of integumentary glands undergone similar quantitative and qualitative morphological changes during adaptive radiation of taxa due to an ability of the stem cells of integumentary epithelium to proliferation and differentiation, effected by reciprocal interaction of mechanical and glandular functions of the integument.

It is possible to recognize several regularities on the integument evolution in the phylogeny of Chordata: 1) gradual thickening and differentiation of the integument into specialized cells, layers and structures; 2) preservation similar structure and polypotentiality of germinative layer of the epidermis in all Chordata, producing all other derivatives including glandular structures; 3) similar differentiation of the glandular structures into common and specific integumentary glands in all classes of Chordata; 4) gradual strengthening of morpho-physiological coordination between structure of glandular part of glands and the type of their excretory activity; 5) multifunctionality of the integument and its glandular apparatus, which different functions are in a dynamic balance showing examples of antagonism, replacement or mutual complementarity; 6) functional analogy of the chordate integument glands because of their different morphological modifications; 7) differentiation of structure and functions of the skin as adaptations to the environment; 8) absence of evolutionary continuity of integumentary glands in different classes of Chordata.

All these processes appeared as consequences of polypotentiality of the somatic stem cells of the integumentary epithelium, which combined a possibility to conduct excretory and mechanical functions, as well as to produce mucous and proteinoid substances.

It was that dualism of germinative cells that caused appearance of two principal histogenetic lines of glandulocytes. The first were pertinacious and mucous glands in the aquatic Chordata and Anamnia, and then sebaceous and sweat glands appeared as the novelties with integument keratinization in Amniota. Diversification of the structures within the same morphological type resulted not due to their evolution from the simplest to the most complex or vice versa. Instead, it occurred due to origin of new generations of ecto-mesodermal structures on the common tissue base, separated by heterochronies and regulated by environmentally effected changes in gradients of the molecular signal pathways.

Such a view allows: 1) to explain existence of morphologically complex specific glands in the lower Chordata; 2) to understand historical succession of the principal histogenetic lineages of the common and specific skin glands in different chordate classes; 3) to identify not “vertical” (phylogenetic ancestral-descendant) but “horizontal” (due to parallel adaptive radiation) vector of diversification of the glandular

structures; 4) to consider common and specific skin glands as separate generation of such glandular structures produced by ectodermal and mesenchymal somatic stem cells separated by heterochronies both in the phylo- and ontogenesis; 5) to combine the common and specific skin glands with the keratinous structures into a complex in which a dynamic equilibrium between glandular and antagonistic supporting functions occurs. It is noteworthy that separation of the processes of keratinization and excretory activity took place not only in the time but also in the space. That is, keratinous structures projected over the body surface which, among other advantages, promoted excretion of the extra sulfur, while the glandular structures descended down to the dermal layer and subcutaneous cellular tissue, and only superficial parts of the gland ducts remained keratinized. However, there was another way of combination of these processes exemplified by the bird sebo-keratinocytes. In all these cases, a close interrelation between keratinous and glandular structures existed, as the former provided support and protection to the latter, and glands' secret served as a plastificator for the keratinous structures.

It is possible to discuss a phenomenon of parallelism and divergence of the common and specific skin glands based on a presumption that parallelisms occurred alongside with divergence. A phenomenon of the tissue parallelisms based on similar cytochemical differentiation is well known, for instance, for the keratinous integument in Amniota, but it also occurs in Cyclostomata (keratinous teeth, granular component of cells), in Teleostei, and in Amphibia. Another concept emphasizes divergence observed in phylogenetic differentiation of the tissues having different origin in ontogenesis. Both these processes took place during historical diversification of epithelial tissue and of the common and specific skin glands as its derivatives.

As paleontological data on the integument of the majority of the extinct taxa are nearly absent, histological and cytological studies alone are insufficient for the reconstruction of evolutionary history of integumentary glands in the Chordata. Cooperation with experts in the fields of molecular biology, cytogenetics, and tissue engineering is requested.

Similarity of functions of glandular organs in phylogenetically distant taxa supposes similarity of morpho-functional modes of their decisions, and therefore structural regularities of glands seem to be universal.

Recognition of phylogenetic parallelisms, especially in the evolution of ectosomatic organs such as integument, and its “active” evolutionary plastic glandular component, will contribute to understanding of principal directions of phylogeny of main taxa, such as insects and terrestrial vertebrates, aquatic Arthropoda and Chordata, higher terrestrial Arthropoda and Reptilia.

Ранее проведенный комплексный анализ современных знаний о таких придатках кожных покровов амниот, как чешуя, перо и волос, с выявлением конвергентного сходства архитектоники двух последних фолликулярных структур, позволил нам поддержать «генеративную концепцию» об их эволюционном возникновении и диверсификации (Чернова, 2008). В основе концепции лежат как данные молекулярной биологии и тканевой инженерии о сходстве механизмов морфогенеза этих придатков, так и выявление гетерохроний последовательных генераций этих дериватов в онтогенезе и филогенезе: разнообразие кожных придатки возникли как самостоятельные генерации наружных покровов — экто-мезодермальные новообразования на узловых этапах филогенеза, формировавшиеся в разных классах независимо и параллельно в связи с изменениями характера обмена веществ и молекулярно-генетической регуляции морфогенеза организма.

У амниот чешуи, перья и волосы представляют собой роговые (кератиновые) выросты, в то время как кожные железы (КЖ, условно для всех хордовых) — неороговевающие структуры. Чешуи и перья (на начальных этапах развития), образуются путем *эвагинации* (выпячивания) покровного эпителия и мезенхимы в отличие от волос и КЖ, возникающих в процессе вставания и последующей *инвагинации* (впячивания) покровного эпителия в мезенхиму. Эти разнонаправленные процессы являются пороговыми для морфологических преобразований в рамках «*бифуркации программ развития*» (Oster, Albrech, 1982): первичная эвагинация эктодермы в области эмбриональной плакаты приводит к формированию чешуй и перьев (для последних после нее следует инвагинация), а первичное вставание и последующая инвагинация — КЖ, волос и зубов. Еще одним примером двойственного расхождения признаков служит историческое разделение ствола *гланулоцитов* (железистых клеток) на две генеральные морфогенетические линии в филогенезе хордовых — на продуцирующие слизь и секретирующие белок КЖ анамний (КЖ) и далее — на сальные и потовые КЖ амниот.

В настоящей работе мы попытаемся проверить генеративную концепцию на примере КЖ в пределах типа хордовых. Основой сравнительно-морфологического и эволюционного анализов послужили многолетние оригинальные данные о топографии и строении КЖ млекопитающих, а также данные литературы о полиморфизме и мультифункциональности КЖ во всех других классах хордовых, и различные гипотезы их преобразования в филогенезе таксонов. При таком сравнительном методическом подходе выявляются видо- и органоспецифичные, гомологичные, аналогичные КЖ и их биологическая значимость для вида. Опыт собственных многолетних исследований и анализ данных литературы позволяет нам обсудить некоторые стороны эволюции КЖ хордовых; проиллюстрировать отдельные положения морфобиологической теории эволюции и теории филэмбриогенезов А.Н. Северцова (1949); определить возможности применения генеративной концепции для объяснения возникновения и диверсификации КЖ.

В этой работе мы не имеем возможности цитировать большинство из литературных источников и собственных публикаций. Все они проанализированы нами в ранее опубликованных обзорах (Соколов, Чернова, 1994а, б; Соколов и др., 1988, 1994; Sokolov et al., 1994; Чернова, 1996; Соколов, Чернова, 2001; Шабадаш, Чернова, 2006).

ПОЛИМОРФИЗМ ЖЕЛЕЗ НАРУЖНЫХ ПОКРОВОВ ХОРДОВЫХ

В процессе филогенеза у хордовых произошли значительные изменения строения покровного эпителия и его производных (Приложение): от однослойного однорядного пласта однотипных неороговевающих, но способных секретировать клеток (у бесчерепных и оболочников) до многослойного многорядного неороговевающего (у круглоротых и рыб) частично ороговевающего (земноводные), или полностью рогового (амниоты) эпидермиса. Ростковый *герминативный слой* эпидермиса дает начало многочисленным и разнообразным (у большинства млекопитающих) или единичным КЖ (у пресмыкающихся и птиц). Кроме того, обычные эпидермальные клетки (*эпителиоциты*) приобрели способность к совмещению железистой и опорной (защитной, скелетообразующей в форме ороговения) функций у пресмыкающихся, птиц и некоторых видов млекопитающих.

Железы наружных покровов бесчерепных и оболочников (условно КЖ) и КЖ (*glandulae cutis*) позвоночных — производные наружного покрова, способные к производству и экскреции (выведению наружу из организма) синтезированного гландулоцитами секрета. Железистая природа — характерная черта наружных покровов хордовых, в том числе традиционно считающейся нежелезистой кожи пресмыкающихся и птиц, у которых имеются специализированные структуры, аналогичные железистым. КЖ, несмотря на многообразие, сходно дифференцированы во всех классах хордовых, что позволяет выделять категории *обычных* (далее — ОЖ) и *специфических* желез (СЖ), а также использовать КЖ млекопитающих в качестве модели. ОЖ — широко распространенные по телу, многочисленные, просто устроенные, неспециализированные одно- или многоклеточные; СЖ — специализированные, топографически локализованные, многоклеточные и многослойные, часто гетерогенные, со сложной транспортной и депонирующей секрет системами, производящие более сложные по составу секреты. ОЖ и СЖ различаются по количеству, топографии, строению, составу и количеству секрета, и биологическому значению. Их характерные черты отражают таксономический, экологический и эволюционный статус таксона. ОЖ распространены по телу более-менее равномерно, а СЖ — на самых разных участках, оформлены в *железистые поля* (агрегация гландулоцитов одного или нескольких типов) или *комплексные* (гетерогенные, вкуче с нежелезистыми экто-мезодермальными производными) органы. СЖ всегда развиты на краниальном и каудальном отделах тела животного, сопутствуя органам чувств, пищедобывания и размножения.

Структурно КЖ бывают одноклеточными (у круглоротых, рыб и личинок земноводных) и многоклеточными (у тетрапод): *моноптихциальными* (с одним слоем гландулоцитов) и *полиптихциальными* (с многими слоями гландулоцитов, термины по: Schaffer, 1940). Форма КЖ сильно варьирует, но всегда в рамках альвеолярной, трубчатой и альвеолярно-трубчатой с простой или разветвленной транспортной и депонирующей секрет системами. Экзокринная деятельность КЖ происходит *голокриновым* (с полным разрушением клеточной мембраны в процессе выхода секрета наружу), *мерокриновым* (без разрушения клеточной мембраны, путем фильтрации через мембрану) способами, и *эктоцитозом* (выносом секреторных пузырьков на поверхность клетки). Во многих КЖ имеются гландулоциты, секретующие различными способами, или тип секреции изменяется на

протяжение жизненного цикла клетки. Секрет бывает слизистый, белковый, липидный, смешанный, и не детерминирован структурой КЖ. Характер обмена веществ и образ жизни первичноводных и земноводных хордовых определяют у них экскрецию слизистых (углеводных) и белковых веществ в форме водных растворов, способствующих газообмену; а у наземных позвоночных — липидных и белковых (иногда в комплексе с углеводами), укрепляющих водонепроницаемый кожный барьер.

При всем полиморфизме КЖ хордовых эти структуры все-таки условно можно сгруппировать по определенным признакам. Например, учитывая закономерности биохимических изменений организмов при их морфологическом усложнении в ходе эволюции (Голдовский, 1972) выделять группы КЖ по характеру основного синтезируемого секрета: продуцирующие слизь, белок, и липиды, с указанием переходных или смешанных типов. Слизистые КЖ характерны для анамний, а у амниот гомологичные образования в кожном покрове отсутствуют: слизистые glanduloциты сохраняются лишь в эпителиальной выстилке внутренних органов. Вместе с тем, у амниот встречаются модифицированные КЖ, продуцирующие смешанные секреты, в состав которых входят мукоидные вещества и, учитывая способность клеток герминативного слоя к слизистой метаплазии, нельзя утверждать, что свойства синтезировать слизь абсолютно отсутствуют в кожном покрове амниот. Продуцирующие слизь glanduloциты начинают дифференцироваться и функционировать на самых ранних стадиях онтогенезе. Например, у оболочников и земноводных — на стадии бластомеров дробящегося яйца, формируя кутикулу или тунику, в то время как КЖ амниот — обычно на стадиях постнатального онтогенеза. Слизистые ОЖ анамний всегда залегают в эпителии, но слизистые СЖ как анамний, так и амниот могут опускаться в кориум или залегать подкожно.

Как указывалось выше, экзокринная деятельность КЖ не детерминирована структурой железы или характером секрета. Однако все же слабая тенденция взаимосвязи строения, типа секреции и характера выделяемого секрета прослеживается в ряду от первичноводных к млекопитающим. КЖ оболочников и анамний отличаются нестабильностью способов выработки секрета и его экскреции — взаимоотношения структуры glanduloцита и способа секреции. В glanduloцитах тип секреции динамично меняется в зависимости от стадии жизненного цикла, например от мерокринового до голокринового. Зачастую определить соответствие между строением

гланулоцита, КЖ и типом ее секреции невозможно. У амниот (особенно у млекопитающих), тип секреции гланулоцита более-менее постоянен для определенного типа КЖ: альвеолярные сальные железы секретируют по голокриновому типу; потовые трубчатые и альвеолярнотрубчатые — по мерокриновому типу и экзоцитозом. У них тип секреции — явление более устоявшееся, хотя встречаются и исключения: гланулоциты трубчатой копчиковой СЖ секретирует по голокриновому и голомерокриновому типам; меро-голокриновый тип секреции найден в гепатоидных СЖ. Сходная секреция обнаружена в ядовитых СЖ рыб, гланулоциты которых напоминают сальные секреторные клетки млекопитающих, однако продуцируют не сальный, а белково-слизистый секрет.

Общим для всех хордовых служит видоспецифичность топографии и строения СЖ, что позволяет использовать их в качестве дополнительного таксономического признака. СЖ, характерные для таксонов разного ранга, широко распространены у хордовых. Они выявляются при сравнении более крупных таксонов и отчетливее — на органном, чем на клеточном уровне. По мере все более углубленного исследования морфологии желез (от анатомии органа до ультраструктурных характеристик гланулоцитов), специфичность КЖ значительно понижается. Таксономический уровень, на котором проявляется видоспецифичность или гомология КЖ, сильно варьирует, но можно утверждать, что расположение и общий план строения КЖ характеризуют более крупные таксономические единицы, чем детали строения, степень развития и тонкая структура гланулоцитов, которые определены для мелких таксонов (подвид, вид), популяций, внутривидовых половых и возрастных групп. Безусловно, видоспецифичность связана с адаптациями к условиям обитания и, в первую очередь, способствует репродуктивной изоляции вида и успеху в размножении. Гомологичные КЖ характерны как для мелких близкородственных (например, подвид, вид), так и для крупных таксонов (например, Гардерова СЖ). Половой диморфизм также является характерной чертой СЖ хордовых, особенно у сигнальных СЖ (например, феромонные СЖ рыб, гедонические СЖ земноводных, генеративные СЖ пресмыкающихся, многие СЖ млекопитающих).

Биологическая роль КЖ разнообразна, главнейшие функции — защитная (барьерная, от вредных воздействий окружающей среды, патогенных организмов и врагов) и сигнальная (выработка пахучих веществ, участвующих во внутри- и межвидовой коммуникации).

Пахучие СЖ, участвующие в ольфакторной коммуникации животных, отличаются: запасанием секретов и их периодическим выделением с помощью мускулатуры или других механизмов, что также способствует бактериальному воздействию на них и образованию пахучих летучих веществ; интенсификацией производства секрета за счет значительного увеличения площади (за счет складок, карманов и т.д.) железистой паренхимы; усложнением транспортной системы, выводящей секрет; защитными механизмами (например, пигментацией), предохраняющими секрет от вредных воздействий ультрафиолетовых лучей и способствующими нанесению пахучего секрета на предметы окружающей среды.

У взрослых особей ланцетника СЖ отсутствуют, а эпителиоциты вполне можно рассматривать как glanduloциты-ОЖ, так как они содержат секрецию слизи и опорную функцию, производство пигмента и накопление гликогена. Они хорошо развиты, мультифункциональны и незначительно специализированы в передних отделах тела. Цитоплазма glanduloцитов дифференцирована на несколько цитоплазматических зон и содержит аппарат Гольджи, который активно участвует в производстве секрета. Glanduloциты синтезируют муцины и липиды, которые выводятся на поверхность тела и образуют кутикулу. Опорным компонентом этих клеток служат волокна фиброзного материала (аналоги тонофиламентов позвоночных) и располагающиеся между ними гранулы (напоминающие кератогиалиновые гранулы позвоночных). У личинок ланцетников имеются прикрепительные органы — клейкие цементные СЖ, вероятно, гомологичные таковым у оболочников.

У оболочников развиваются специализированные участки наружных покровов на краниальном и каудальном концах тела. Это видоспецифичные глоточные и клоакальные, ампулярные и цементные СЖ, а также «рудиментарный домик» — основной производитель туники, и светящиеся СЖ. Глоточные и клоакальные СЖ считаются эктодермальными, так как в онтогенезе глотка и клоака оболочников образуются путем инвагинации эктодермы. Их секреты выводятся наружу через выводные отверстия разветвленных протоков, т.е. эти СЖ не принимают участия в процессе пищеварения. Железистая паренхима представляет собой массу glanduloцитов, сгруппированных в виде тяжей или групп. Основная функция ампулярных органов — производство туники для ее распространения по большой площади субстрата и липкого цементирующего вещества, что обеспечивает прочное прикрепление асцидий. Число и форма

ампул сильно варьируют у разных видов. Гландулоциты, выстилающие стенки полости ампул, обладают секреторной способностью, как и клетки апикальной части ампулы, выделяющие липкий секрет в виде секреторных гранул. В онтогенезе асцидий ампулярные СЖ заменяют цементные СЖ, характерные для личинок. Они имеют экто-мезодермальное происхождение. Гландулоциты цементных СЖ покрыты сверху слоем эпителиоцитов. У оболочников найдены СЖ, обеспечивающие процесс люминесценции. Они располагаются на дорсальной стороне тела, около глотки, возле кишки, в клоаке. Они состоят из массы *фотофоров* — люминесцирующих клеток, которые залегают между эпидермисом и мышцами, и, вероятно, имеют мезодермальное происхождение. Цитоплазма фотофоров содержит трубчатые включения с гранулярным материалом.

Топография и форма СЖ, а также их производных (туники и ее светящихся гранул) имеют определенное значение для таксономии оболочников, позволяя диагностировать род или вид, а также обсуждать филогенетические связи таксонов. Например, личинка с округлым туловищем и тремя коническими цементными СЖ-присосками (две из которых лежат позади, а одна — впереди, а ампулы отсутствуют) — простейшая и древнейшая форма оболочников, каковыми считаются Cionidae, Diazonidae и Asciidae.

«Маленькие» и «большие» glandулоциты миксин интенсивно секретируют слизь и могут рассматриваться как ОЖ. Они производят кутикулу. Эти железы настолько многочисленны, что образуют сплошной слизистый слой (*stratum mucosus*). Их секрет состоит из клейких протеинов, мукопротеинов и полисахаридов. Миксины отличаются хорошо развитыми и сложно устроенными слизевыми СЖ. Эти органы занимают вентро-латеральные стороны туловища, имеют дольчатую железистую паренхиму, соединительнотканную капсулу и выводные протоки. Капсула органа и перегородки между дольками содержат многочисленные сосуды и пучки мышечных волокон. Железистая паренхима состоит из glandулоцитов и опорных клеток — производных эпителиоцитов. В секрете присутствуют кислые и нейтральные мукоидные вещества и сульфомуцин. Состав слизи сравним с коллагеном и фибрином. Детали строения слизевых СЖ различаются у разных родов и видов.

У миног ОЖ также производят кутикулу. Они представлены слизистыми glandулоцитами (возникающими при дифференциации эпителиоцитов) и зернистыми ОЖ (производных опорных клеток). Белковый секрет зернистых ОЖ придает слизи миног и их личинок

неприятный вкус, отвращающих от них хищников. СЖ не развиты. Исключение составляют специализированные слизистые glandулоциты ротовых усиков австралийской миноги. Многослойный эпителий усика (их всего 57) содержит большое количество однотипных glandулоцитов, секрет которых богат *N*-ацетилнейраминовой кислотой и, вероятно, способствует присасыванию ротовой воронки миноги к телу жертвы.

У рыб эпителиоциты обладают секреторной способностью, участвуют в формировании кутикулы и слизи и могут быть отнесены к ОЖ. Их строение сильно варьирует (Приложение). Помимо эпителиоцитов, ОЖ представлены бокаловидными слизистыми и белковыми, колбовидными, мешковидными glandулоцитами и ионоцитами. СЖ рыб разнообразны и многочисленны. Они формируют железистые поля или сложные гетерогенные органы. По выполнению биологических задач их можно объединить в несколько групп: сигнальные, слизистые, защитные (в том числе выделяющие «сигнал тревоги»), железы эмбрионов и личинок, ядовитые СЖ. СЖ, стимулирующие размножение или способствующие ему, специфичны для таксонов разного ранга. Это, например, СЖ выростов анального плавника морских собачек, перианальная СЖ *Economidichthys pygmaeus*, каудальные СЖ харациновых, спинные железистые подушки черного толстолоба, головные железистые карманы арапаймы, видоспецифичные СЖ основания класпера у хрящевых рыб и т.д. Кроме того, имеются специфичные для семейств губановых и скаровых оперкулярные СЖ, производящие слизистый кокон. Топография и строение цементных СЖ эмбрионов и личинок рыб разнообразны, сведения о них обобщены в литературе, а таксоны рыб сгруппированы соответственно их усложнению. Присутствие, расположение и строение ядовитых СЖ также имеет таксономическое значение. Наглядными примерами служит сравнение ядовитого аппарата шипов, а также аксиллярных СЖ у разных родов скорпеновых. Полиморфизм светящихся железистых органов позволяет условно разделять все виды рыб на группы и выделять СЖ — маркеры таксонов разного ранга, вплоть до вида. Например, брюшные бактериальные СЖ макрурусных, предглазничные бактериальные СЖ фонареглазовых, видоспецифичная светящаяся «эска» глубоководных удильщиков. Попытки сравнения эволюционных связей видов рыб и морфологии светящихся СЖ не увенчались успехом, а лишь продемонстрировали широкое распространение явления конвергенции в эволюции СЖ рыб.

ОЖ земноводных — слизистые, белковые и железы промежуточного типа. У взрослых особей они многоклеточные, но у личинок

встречаются и одноклеточные ОЖ (лейдиговые). Слизистые ОЖ многочисленные, имеют простую мешотчатую форму, моноптихимальные двухслойные (внутренний слой из glanduloцитов покрыт слоем миоэпителиальных клеток эктодермального происхождения), апокриновые. Белковые ОЖ — простые альвеолярные, не столь многочисленны, как слизистые ОЖ. Их секреторный эпителий неоднороден, представлен glanduloцитами с зернистой и аморфной цитоплазмой. Известна синцитиальная форма (без клеточных границ) железистого эпителия в зернистых ОЖ. СЖ значительно различаются у бесхвостых и хвостатых земноводных. Например, у первых они могут быть на самых разных участках туловища и конечностей, а у вторых сконцентрированы на краниальном и каудальном концах тела. СЖ специфичны для таксонов разного ранга и, в первую очередь, это железы, способствующие размножению (посредством феромонов, укрепления амплексуса и т.д.). Например, гедонические СЖ саламандровых, щечные СЖ зеленоватого тритона, трубчатый железистый вырост на спине у основания хвоста длиннохвостых саламандр, паракнемидная СЖ колорадской речной жабы, тиббиальная СЖ австралийской лягушковидной жабы, боковые СЖ бойцовой квакши, СЖ спинной сумки сумчатой квакши, бедренные СЖ южноиндийской лягушки, голокриновые СЖ филомедуз, «брачные» СЖ пальцевых подушек и грудины каролинки (из древесных квакш). У жаб известны ядовитые паратоидные СЖ. Таксономический анализ проведен для клоакальных СЖ саламандр, которые усложняются у более «продвинутых» видов по сравнению с «примитивными» формами. В эволюции амбистомовых редукция жировых запасов в хвосте сопровождалась увеличением хвостовых СЖ, играющих защитную и энергетическую роль. Разнообразие клоакальных СЖ у десмогнат предполагает гетерогенность этого подсемейства (три группы видов) и обособленность олимпийской амбистомы, имеющей видоспецифичную «железу отверстия клоака».

У пресмыкающихся встречаются лишь многослойные полиптихимальные СЖ, что в целом характерно для зауропсид. Эти СЖ секретируют, в основном, голокриновым путем и выделяют липидные вещества. Имеются примеры совмещения железистой функции и кератинизации: в генеративных СЖ ящериц секрет накапливается на границе между поверхностной и внутренней генерациями многослойной кожи и выделяется во время разлома этих слоев при линьке. Расположение СЖ определяет возможность нанесения их секрета на субстрат при локомоции или посредством специальных движений

рептилии. СЖ с секретом, запах которого позволяет идентифицировать особь, и гедонические СЖ располагаются на подбородке и горле (черепахи, крокодилы). Их секрет наносится на субстрат особыми движениями головы. СЖ присутствуют в области клоаки и на вентральной поверхности тела (большинство ящериц), и тогда секрет непроизвольно выделяется во время движения рептилии или наносится на помёт в процессе дефекации. У ящериц, живущих в расщелинах скал, СЖ развиты на дорзальной стороне туловища, что, видимо, обеспечивает оставление пахучих меток на камнях.

СЖ, биологическая роль которых заключается в защите от механических воздействий, лежат в области клоаки, что особенно характерно для видов ящериц с полностью или частично редуцированными конечностями или на голове у видов, для которых типична роющая деятельность. Все сцинковые, слепые сцинки, безногие ящерицы и слепозмейки, ведущие землеройный образ жизни, имеют эпидермальные лентикулярные утолщения и железистые складки не только в области клоаки, но и, возможно, по всей поверхности тела. Однако имеются и исключения из этого правила. Так, гомологичные железы отсутствуют у амфисбен и узкоротых змей, биология которых вполне сходна с таковой у вышеперечисленных таксонов.

СЖ, вырабатывающие отпугивающий врагов секрет, развиваются в стенках клоаки (пахучие СЖ змей, параклоакальные СЖ крокодилов), в области головы и шеи (нуходорзальные СЖ ужовых) или на хвосте (у гекконов), т.е. на участках тела, подвергающихся наибольшей опасности при нападении врагов или соперников. Так, у черепах уязвимые места — подмышки и пах, и поэтому СЖ, выделяющие репеллент, занимают именно эти области. Репеллент может выбрызгиваться произвольно при сокращении мускулатуры, когда рептилия схвачена и напугана, или изливаться при повреждении кожи и надавливании на железу. Он не токсичен, но обладает отвратительным запахом и вкусом. Ядозубы и ядовитые змеи не имеют таких СЖ, зато у них сильно развит ядовитый аппарат зубов (происходящий из слюнных желез). Змеи не обладают и гедоническими СЖ, а привлекательный для сородичей запах вырабатывается у них всей поверхностью эпидермиса или у некоторых видов — клоакальными СЖ. В состав клоакальных входят СЖ, секрет которых смазывает шарики помёта и маркирует территорию.

Сравнение СЖ пресмыкающихся с таковыми земноводных выявляет черты конвергентного сходства. Например, у саламандр также имеются гедонические СЖ, которые располагаются в подбородочной

и клоакальной областях и, как и у пресмыкающихся, лучше развиты у взрослых особей, особенно, у самцов. Они активнее секретируют в период размножения и находятся под контролем половых гормонов.

Таксономическая значимость топографии СЖ пресмыкающихся, в частности, лепидозавров, безусловно, велика, но этот критерий практически не используется в их систематике. Следует отметить характерные для змей анальные СЖ, в том числе и у слепозмеек, положение которых в системе подкласса служит предметом дискуссии; отсутствие преанальных СЖ у веретеницеобразных и их наличие у некоторых ящериц и амфисбен. Разница в структуре СЖ у слепозмеек и узкоротых змей хорошо вписывается в общий комплекс отличительных черт обоих семейств. Можно привести еще несколько примеров использования СЖ в систематике. Например, сходство строения и составов секретов подбородочных СЖ у двух видов черепах — гофера-полифема и мексиканского гофера, подтверждает их близкое родство между собой и отдаленность от группы гоферов, включающую техасского и пустынного западного гоферов. Топография СЖ и орнаментных чешуй позволяет различать две разнородные группы гекконов (эублефарины и сферодактилусы не имеют бета-желез, а диплодактилины и настоящие гекконы — орнаментных чешуй) и обсуждать родственные связи азиатских, африканских и американских гекконов.

Эпидермис птиц сочетает в себе ороговение и *липогенез* и может рассматриваться как сальный секретирующий орган (Lucas, Stettenheim, 1972; Stettenheim, 2000). *Липогенез путем голокриновой* секреции представляет собой обычное явление у птиц, связан с процессами кератинизации и структурно оформлен в *себокератиноцитах*. Он более распространен на *аптериях*, хотя бывает и в оперенной коже. Липогенез возникает на разных стадиях онтогенеза (от эмбрионального периода до половой зрелости). Липиды продуцируются эндогенно клетками герминативного слоя и с разной интенсивностью разными слоями в разных участках эпидермиса и у разных видов. В толще эпидермиса липиды изменяются от кислых до нейтральных (от нижних к верхним слоям). У птиц развиты СЖ на краниальном и каудальном концах туловища, а также на аптериях. Наиболее изучена копчиковая СЖ, а сведения о таких СЖ, как аурикулярные, Гардерова, клоакальные, касаются, в основном, домашней птицы (Lucas, Stettenheim, 1972). Общая анатомия копчиковой СЖ специфична лишь для некоторых видов (например, однодольчатая у козодоев, трехдольчатая у удода), но степень ее развития и дета-

ли строения сильно варьируют не только в иерархии таксонов, но и в пределах одного вида. Выделено целых девять основных типов строения железы. Интересно, что связь между морфологией копчиковой СЖ и биологией вида отсутствуют, за исключением большего ее развития у водоплавающих птиц. Биохимические исследования секрета копчиковой СЖ позволили предпринять попытку создания «хемосистематики» птиц (Jacob, Ziswiler, 1982), однако она значительно отличается от общепринятой зоологической. Считается, что эта СЖ первично единожды возникла в филогенезе птиц и изначально имела у всех видов. Она найдена у ископаемых птиц мелового периода и, возможно, была у археоптерикса, хотя гомологичное образование у пресмыкающихся неизвестно. Поскольку состав секрета копчиковой СЖ у филогенетически более древних групп птиц разнообразнее, а ольфакторная система у них была развита лучше, чем у рецентных видов, предполагают, что в филогенезе птиц обе системы специализировались скоординированно, а копчиковая СЖ изменялась путем отбора и специализации состава ее секрета.

Клоакальные, а именно — анальные СЖ птиц видоспецифичны по своему строению. Имеются специальные перья, рассыпающиеся в пудру (пудретки цапель), а также перья, покрытые ядовитыми веществами (у питт), сходными с *батрахотоксинами* древесных жаб. Впрочем, источником яда служат жучки — обычная добыча питт.

Млекопитающие имеют три основных типа ОЖ — полиптихимальные голокриновые (*сальные*) и моноптихимальные мерокриновые (*апокриновые* и *экриновые* потовые) железы. Сальные и апокриновые КЖ — производные волосяного фолликула, а экриновые — эпидермиса. Их распространение и степень развития, а также особенности связи с волосяным фолликулом сильно различаются у представителей разных таксонов и биологических форм. Например, выделяют первично и вторично *свободные* (вне связи с волосяным фолликулом) КЖ. Сальные и апокриновые ОЖ, как правило, распространены во всей орошенной коже и входят в единый комплекс с волосяным фолликулом, а экриновые ОЖ открываются прямо на поверхность эпидермиса и располагаются локализовано, обычно в голой коже подошв лап (у приматов во всему телу). КЖ этих типов формируют гетерогенные СЖ, в состав которых входят и КЖ четвертого типа — структурно неоднородные *гепатоидные*, которые отличаются фильтрацией секрета сквозь базальную мембрану в межклеточные промежутки и сочетанием голокриновой и мерокриновой секреции.

У млекопитающих развиты многочисленные СЖ, имеющие разнообразное биологическое значение. СЖ, способствующие размножению, видоспецифичны. У многих видов топография СЖ носит черты конвергентного сходства, но и гомологичные СЖ хорошо представлены в филогенетически родственных таксонах. ОЖ широко распространены по телу (имеются исключения), а СЖ сосредоточены в определенных участках, в соответствии с биологической ролью их секретов. Как и у других хордовых, СЖ млекопитающих почти всегда имеются на переднем и заднем концах тела, способствуя деятельности органов ориентации, пищедобывания и размножения. Кроме того, сигнальная роль секрета определяет расположение СЖ, обеспечивающее оставление пахучих меток на субстрате и сородичах, либо воздушного следа и оптического сигнала. Единственный пример ядовитой железы — круральная СЖ утконоса. Млечные СЖ (у человека — молочные) служат для выкармливания потомства, что важно при живорождении (см. ниже).

Таким образом, у первичноводных одноклеточные ОЖ в большинстве случаев располагаются поодиночке или железистыми полями, лежат в эпителиальном пласте, но сохраняют связь с мезенхимой через базальную мембрану. У тетрапод ОЖ многоклеточные (и иногда в форме синцития у земноводных) залегают в эпидермисе и кориуме, у млекопитающих — входят в состав волосяного фолликулярного комплекса.

Усложнение строения СЖ при переходе от низших хордовых к анамниям и далее к амниотам не выявляется. Структурная сложность СЖ не зависит от филогенетического статуса таксона, а ее формирование в онтогенезе всегда идет по определенной схеме: гетерогенное строение, увеличение площади секретирующего эпителия, усложнение системы протоков, резервирование и периодическое выделение секрета с помощью специализированной мускулатуры; сохранение или потеря связи с волосяным фолликулом (у млекопитающих) или приобретение самостоятельных протоков.

ЖЕЛЕЗЫ КАК ГЕТЕРОГЕННЫЕ ЭКТО-МЕЗОДЕРМАЛЬНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ

Самоорганизация и межтканевые взаимодействия являются основой морфогенеза различных органов, в том числе и эктодермальных, что неоднократно доказывали биология развития, экспериментальная гистология, эмбриология и тканевая инженерия (см. напри-

мер, Белоусов, 1987; Черданцев, 2003; Терских и др., 2007). Большое значение для развития придатков наружных покровов имеют эпителиально-мезенхимные реципрокные взаимодействия. Причем, мезенхима может оказывать как индуцирующее (при морфогенезе кожных придатков), так и ингибирующее воздействие на развитие эктодермальных структур (при морфогенезе желез). Например, И.И. Шмальгаузен (1964) приводит пример тормозящего влияния мезенхимы на развитие парных цементных СЖ у головастика. В норме на вентральной поверхности передней части головы головастика лягушки развиваются парные цементные СЖ, причем только в тех местах, где эктодерма отделена от мезенхимы стенкой передней кишки. Этот вывод поддерживается фактом способности всего эктодермального эксплантата (вне контакта с мезенхимой) преобразовываться в присоску.

Роль соматических стволовых клеток и индуцирующих их сигнальных белков (общих для всех кожных придатков и других производных — **Shh, FGF, Wnt, Notch, BMP**) во взаимодействиях кожного эпителия и мезенхимы известна, например, в процессе морфогенеза сальных ОЖ (производных волосяного фолликула) и млечных СЖ (видоизмененных апокриновых желез) (Oshima et al., 2001; Robinson, 2004; Cunha, 2005; Blanpain, 2007; Терских и др., 2007). Причем, небольшие сдвиги в генетической программе развития вызывают значительные изменения структур (например, превращение закладок волос в ОЖ в тканевой культуре).

КЖ по своему происхождению связаны с зародышевыми листками и функционируют как гетерогенные органы, в состав которых входят различные элементы эпителиальной, соединительной, нервной, кровеносной и мышечной тканей. Такие комплексные СЖ имеются во всех классах хордовых, за исключением бесчерепных. Эта взаимосвязь ярко выражена у оболочников. У них туника по строению вообще напоминает соединительную ткань позвоночных, так как формируется не только за счет эктодермы, но и мезодермы, вплоть до различных фибриллярных и клеточных элементов, которые даже мигрируют в тунику из полости тела. В тунике развита кровеносная система в виде каналов и лакун, а мезенхимные клетки разнообразны и также способны продуцировать вещество туники, особенно при регенерационных процессах. Туника представляет собой настоящий комплексный экто-мезодермальный орган, чем отличается от гомогенной кутикулы — продукта секреции эпителиальных glanduloцитов.

У низших хордовых и рыб ОЖ, как правило, располагаются в самом эпидермисе и не погружены в кориум, как у амниот (за исключением некоторых эпидермальных желез пресмыкающихся и участков железистого эпидермиса у пресмыкающихся и птиц), и поэтому связь экто- и мезодермальных структур выражена неясно. Можно отметить, что у них разнообразные glanduloциты многорядного эпителиа на всем протяжении жизненного цикла остаются связанными своими основаниями с базальной мембраной (экто-мезодермального происхождения), непосредственно граничащей с кориумом, который снабжает их определенными веществами. Существование транспортных связей между этими слоями доказывается аккумулярованием в glanduloцитах с последующим вынесением на поверхность тела как различных веществ (ионов, солей, тяжелых металлов), так и клеточных мезенхимных элементов (например, лимфоцитов). На уровне световой микроскопии связь между эпителиальными и мезодермальными слоями наружных покровов хорошо заметна лишь в крупных СЖ. Например, в слизевых органах миног, которые покрыты соединительнотканно-мышечной, богато васкуляризованной оболочкой, а также в СЖ земноводных (СЖ дермальных складок лягушек), у которых иногда появляются не только миоэпителиальные клетки эктодермального происхождения, но и фибробласты, надежно изолирующие эти железы от других эпидермальных клеток. Другой путь развития СЖ у анамний — опускание в кориум и замыкание в дольчатый или мешотчатый орган самого эпидермиса, содержащего glanduloциты, как, например, в ядовитых, светящихся или аксиллярных СЖ рыб. Существуют ядовитые и светящиеся СЖ, изолированные от эпителиоцитов соединительнотканной оболочкой. Эти СЖ имеют комплексное строение, и в их состав входят разнообразные производные мезенхимы: оболочки, мышцы, клапаны, фильтры, заклонки и т.д.

У четвероногих уже во время закладок желез и их вставания в кориум, мезенхима активно участвует и даже индуцирует развитие этих структур (например, при морфогенезе копчиковой СЖ две закладки врастают в мезенхиму). Развитие железистой паренхимы коррелирует с формированием миоэпителиа и соединительнотканно-мышечной стромы, внедрением меланоцитов, кровеносных капилляров и, в некоторых случаях, нервных окончаний в оболочку или между glanduloцитами и миоэпителиальными клетками железы.

Морфогенез КЖ может проходить не только путем вставания эпителиальной закладки в дерму. Например, у саламандр закладки

ОЖ появляются на ранних личиночных стадиях в виде сферических клеточных «почек» в эпидермисе. Такая почка не опускается в кориум, а, напротив, мезенхима активно внедряется в эпидермис, окружает почку и изолирует ее от опорных клеток эпидермиса. Дальнейшая дифференциация *миоцитов* и glanduloцитов проходит в такой изолированной структуре, и лишь затем железа опускается в кориум. Эта схема развития принципиально отличается от процессов формирования желез у большинства позвоночных, у которых эпидермальна почка посредством пролиферации и дифференциации активно врастает в мезенхиму, где и происходит ее дальнейший морфогенез. Общим для обоих описанных процессов является ранняя изоляция железистых структур от *корнеоцитов* (ороговевающих клеток), что достигается с помощью мезодермальных оболочек, либо опусканием почки в кориум. В обоих случаях корнеоциты занимают лишь верхние отделы протоков. Это механизм пространственного разделения структур наружных покровов, играющих опорную или железистую роли.

Многие СЖ простираются не только в кориум, но и в подкожную рыхлую соединительную ткань, содержащую жировые клетки (*липоциты*) или лишенную их. Связь с липоцитами отмечается у разнообразных ОЖ и СЖ и во многих таксонах. Имеются примеры отрицательной корреляции между степенью развития жировой ткани и СЖ. Как уже отмечалось, в хвосте саламандр сильное развитие жировой ткани соответствует слабому развитию хвостовых СЖ, и наоборот. У пресмыкающихся в кориуме липоциты многочисленны, и их содержимое диффундирует и накапливается в *мезослое* эпидермиса, создавая влагонепроницаемый барьер. У птиц дерма также содержит многочисленные липоциты, а копчиковая СЖ может быть совершенно погружена в жировую ткань. Жировые вещества попадают в железы и из кровеносных капилляров, многие из которых окружены жировой тканью. У млекопитающих некоторые ОЖ и СЖ залегают в подкожной жировой клетчатке (например, эккриновые подошвенные, клиторальные СЖ, ОЖ щетин) или тесно контактируют с липоцитами дермы (апокриновые ОЖ и лицевые СЖ).

Экскреторная деятельность КЖ не является уникальной способностью, присущей лишь эктодерме, и не служит абсолютным критерием разграничения эктодермальных glanduloцитов и glanduloцитов — производных других зародышевых листков. Эктодермальные glanduloциты могут выделять секрет в межклеточное пространство как эндокринные железы. Встречаются СЖ, совершенно изолиро-

ванные от поверхности кожи и вовсе не выделяющие секрет на ее поверхность («закрытые» фотофоры). Некоторые производные мезодермы и энтодермы, хотя и залегают в кориуме или подкожно, но выделяют продукты клеточного синтеза в наружную среду. Именно поэтому во многих случаях идентификация желез эктодермального происхождения затруднена и требует изучения морфогенеза на самых ранних стадиях. Например, остается сомнительным отнесение к эктодермальным глоточных и клоакальных СЖ и фотофоров оболочников. Происхождение оперкулярной СЖ, электрических органов, нуходорсальных СЖ, многих СЖ ано-генитальной области (клоакальных, проктодеальных, влагалищных), образовавшихся в местах контакта всех трех зародышевых листков, не ясно. У первичноводных наиболее распространены железы не эктодермального происхождения, но тесно связанные с наружным покровом. Их секреты тем или иным путем попадают на его поверхность. К таким железам относятся, помимо эпителиальных желез мочеполовой и пищеварительной систем, кровяные клетки туники (мезодермальные) и оральные железы (энтодермальные) оболочников, прикрепительные органы (энтодермальные) костных ганоидов и двоякодышащих рыб, цементные железы и железы вылупливания (энтодермальные) осетровых рыб. У наземных позвоночных перечень таких желез невелик; вероятно, можно отметить лишь слюнные (эктодермальные), орбитальные и проктодеальные.

ИСТОРИЧЕСКАЯ ДИВЕРСИФИКАЦИЯ ЖЕЛЕЗ НАРУЖНЫХ ПОКРОВОВ

Как известно, наиболее значительное историческое событие в филогенезе хордовых — выход на сушу. Это нашло отражение в возникновении двух основных форм покровного эпителия: первичноводного и наземного типов (можно еще выделять переходный, амфибионтный или ихтиоидный). КЖ первичноводного типа эпителия экскретируют слизистые и белковые вещества, наземного типа — липидных и белковых веществ. Это подтверждается примером секреции КЖ вторичноводных животных — наличием слизистых желез у утконоса и бегемота, а также возникновением продуцирующих жировые вещества желез у амфибионтов (например, сальных желез у филемедуз). Гистогенетическая линия слизистых glanduloцитов обрывается в классе земноводных, а у наземных хордовых вновь возникает в виде смешанных секретов

(мукополисахариды, мукопротеиды) благодаря потенциальным возможностям эпителиоцитов.

Крупными этапами в филогенезе амниот (на уровне ароморфоза) можно считать возникновение перьевого покрова у птиц и волосяного покрова у млекопитающих. Первое сопровождалось развитием таких КЖ, как себокератиоциты и копчиковая СЖ. Второе — волосяным фолликулярным комплексом (редукция желез волос, безусловно, явление вторичное). А.Н. Северцов (1949) и Б.С. Матвеев (1949), рассматривая эволюцию волос, не придают никакого значения КЖ и не относят их возникновение к разряду ароморфоза. Нам же представляется, что поскольку ОЖ млекопитающих происходят из волосяного фолликула и тесно с ним связаны, то в качестве ароморфоза необходимо рассматривать не только возникновение волос, но процесс становления волосяного фолликулярного комплекса в целом. Отсутствие аналогичных КЖ у перьевых фолликулов птиц объясняется необходимостью облегчения покровов, невозможностью смазывания перьев из отверстия фолликулярной воронки, развитием специализированной для ухода за перьевым покровом копчиковой СЖ не в ущерб аэродинамическим свойствам тела (благодаря определенному положению центра тяжести), гидрофобными свойствами самого кератина пера.

Мультифункциональность

Мультифункциональность лежит в основе всех типов эволюции и представляет собой *«именно первичное общее свойство организма, от которого зависят многие типы филогенетических изменений органов»* (Северцов, 1949, с. 333). Мультифункциональность изначально заложена в каждой отдельной клетке: *«... каждая индифферентная клетка Protozoa или зародыша Metazoa мультифункциональна, т.е. обладает многими первичными жизненно необходимыми функциями: подвижностью, раздражительностью, способностью ассимилировать пищу, способностью выделять секреты и экскреты и т.д. По мере развития зародышевых клеток одна из их функций становится главной путем изменения строения клетки, т.е. путем образования тех или иных органелл. Остальные функции сохраняются лишь по мере необходимости для жизни клетки. Таким путем шла гистологическая дифференциация тканей и прогрессивное филогенетическое развитие просто построенных органов животных»* (Северцов, 1949, с. 277). Следуя этому положению, рассмотрим процесс дифференциации КЖ сначала на тканевом, а затем на органном уровнях.

КЖ мультифункциональны: этим определяется важное свойство наружного покрова — экономичность и гибкость в эволюционном плане *эктосоматической* системы. По многообразию выполняемых функций наружный покров стоит на одном из первых мест среди других систем органов и, по мере расширения наших знаний, перечень его функций постоянно пополняется (Bereiter-Hahn, 1986; Соколов, 1973; Chuong et al., 2002; Maderson, 2003). Преобразование мультифункциональности КЖ в их специализацию шло путем количественных и качественных филогенетических изменений, система которых разработана выдающимися русскими биологами (Матвеев, 1932, 1945, 1949; Северцов, 1949; Шмальгаузен, 1969).

Очевидно, что при формировании железистого эпителия секреторная функция эпителиоцитов становится основной, что сопровождается образованием характерных для секретирующей структуры органелл. В конечном итоге, железистая ткань приобретает стойкие гистотипические признаки. В строении покровного эпителия уже у бесчерепных видны большие потенциальные возможности (для развития клеток разных типов, в том числе glanduloцитов), которыми обладают эпителиоциты, характеризующиеся, прежде всего, не узкой специализацией, а мультифункциональностью (которая у высших позвоночных в значительной степени утеряна). Возможно, именно эта мультифункциональность частично объясняет отсутствие у взрослых особей бесчерепных и некоторых оболочников СЖ, таких как у позвоночных. Можно полагать, что у общего предка рецентных бесчерепных и примитивных бесчерепных (*Acrania primitiva*) — гипотетического предка рецентных и вымерших форм подтипа позвоночных, эпителиоциты были еще менее специализированными, чем у ланцетников. Их железистая функция (в первую очередь, производство защитной оболочки — кутикулы) присутствовала наравне с другими многочисленными функциями (питание, выделение, восприятие и реакция на раздражение, деление, и др.). Эмбриональные данные показывают пути дифференциации клеток: в тех эпителиальных клетках, которые в течение онтогенеза превращаются в железистые клетки: гипертрофируется секреторная функция и соответственно этому меняется строение (Северцов, 1949). Секреторная функция эпителиоцитов известна с самых ранних стадий пренатального онтогенеза позвоночных. Например, способность продуцировать кутикулу обнаружена уже на стадии бластулы (на примере аксолотля и уральской саламандры). Причем, эта железистая деятельность характерна не для всех, а только для некоторых blastome-

ров, т.е. она сопровождается процессом дифференциации морфологической структуры в противовес ее «монолитности», когда имеются еще не клетки, но своеобразные сетчатые структуры, сохраняющие синцитиальный характер. Такая «расчлененность», но не «разделение» клеток совпадает с периодами формирования тканей и органов в пренатальном онтогенезе. Она, по-видимому, характерна и для некоторых железистых структур взрослых форм, у которых встречается обратный направленный процесс — переход от четкого клеточного строения к расчлененности. Возникновение расчлененности при интенсивной секреторной деятельности апокриновых потовых желез с образованием общей поверхностной цитоплазматической пленки и сохранение синцитиальной структуры в зернистых железах земноводных показывают, что железистая ткань эктодермального происхождения и у взрослых форм сохраняет потенциальную способность к функционированию в форме синцития.

Мультифункциональные КЖ в разных таксонах хордовых аналогичны по своей природе, так как, помимо прочих функций, всегда выполняют главнейшие — защитную (как от химических, климатических, механических воздействий среды, так и от врагов) и сигнальную (выработка феромонов, участвующих во внутри- и межвидовой ольфакторной коммуникации, в первую очередь, для обеспечения репродуктивного успеха), соотношение которых определяется адаптацией к условиям обитания. Эволюция КЖ шла по пути преобразования мультифункциональности в специализацию. Функциональная нагрузка на наружные покровы значительно изменилась в процессе эволюции хордовых. У наземных хордовых выпадает функция кожного дыхания, которая в большой степени обеспечивается производством гидрофильной слизи, а усиливается функция защиты организма от потерь влаги, именно путем ороговения и влагонепроницаемой смазки эпидермиса. Примеры существования защитных желез можно найти в любом классе хордовых, а вот сигнальные железы, пожалуй, более характерны для позвоночных. Распределение СЖ обеспечивает не только защиту животного, но и оставление пахучих меток на субстрате и сородичах, либо воздушного следа и оптического сигнала. Эта тенденция сохраняется во всех классах хордовых, вплоть до оболочников, имеющих клоакальные и глоточные СЖ, и даже ланцетников, однослойный эпителий которых более дифференцирован на переднем участке тела. Кроме того, у первичноводных развились гомологичные для многих таксонов или аналогичные приспособления, обеспечивающие выживание эмбрионов и

личинок (цементные, СЖ вылупливания, балансиров, ампулярные органы), а также у рыб — светящиеся СЖ, выполняющие многочисленные функции (защитная, сигнальная, пищедобывательная), и ионоциты, специализированные для участия в обмене веществ. У рыб и земноводных имеются даже аналоги млечных СЖ, обеспечивающие молодь пищей (*кератинофилия, лепидофагия*). Сравнение общего уровня развития СЖ в разных классах позвоночных показывает их большее структурное и функциональное разнообразие у рыб, что объясняется, по-видимому, большим видовым разнообразием, обилием и многочисленностью биологических форм, освоивших водные пространства.

Все проявления изменчивости топографии и строения КЖ и их функции связаны с условиями обитания и носят адаптивный характер. Это подтверждается сравнением СЖ представителей разных жизненных форм (водных, полуводных, наземных, скальных, подземных, норных, летающих), которые можно выделить в пределах типа. Как наиболее яркий пример можно упомянуть создание мощной защитной оболочки или наружного скелета тела у водных хордовых. Причем, она достигается разными путями у водных анамний и амниот, и у первых, в отличие от вторых, в основном за счет деятельности желез. У первичноводных железистый эпителий и производимая им наружная защитная оболочка тела (слизь, кутикула, туника или даже специальные коконы и конверты) за редким исключением служат характерной чертой строения наружных покровов. В плотной, относительно однородной водной среде, насыщенной различными веществами и чужеродными, порой патогенными живыми организмами, контакт между собственно телом животного и водой осуществляется не непосредственно, а через сильно развитую, защитную, постоянно обновляющуюся «буферную зону», и КЖ распространены более или менее равномерно практически по всей поверхности тела. Железы сохраняют не ярко выраженную тенденцию к концентрации (часто путем складчатости эпителия) в местах, подвергающихся большой механической нагрузке при плавании, зарывании в субстрат или трении об него, нападении хищников, и в этих участках они могут преобразовываться в специальные защитные ядовитые органы (например, разнообразные ядовитые СЖ рыб). Благодаря кутикуле и ее способности связывать воду обеспечивается возможность кожного дыхания и водно-солевого обмена, а присутствие ионоцитов способствует осморегуляторным процессам в организме.

У вторичноводных ОЖ практически отсутствуют и имеются лишь СЖ, секрет которых защищает органы чувств (Гардерова, же-

лезы век, аурикулярные) или служит для выкармливания молодняка (млечные СЖ). У китообразных и сиреновых ОЖ редуцированы, поскольку такие функции наружного покрова, как терморегуляторная и гидрофобная, не нужны по причине утери волосяного покрова и невозможности испарения в водной среде.

Если данные о наличии сигнальных СЖ у вторичноводных скудны и недостоверны, то у первичноводных участие СЖ в визуальной и ольфакторной коммуникации несомненно. Это доказано на примере оболочников и рыб, у которых развиты пахучие и светящиеся СЖ. Если считать процессы ороговения и десквамации эпидермиса секреторными и принимать во внимание пахучесть отслаивающегося ороговевающего эпидермиса, а также секретов млечных, Гардеровых и СЖ век, то можно предполагать, что у китообразных и сиреновых, как и у первичноводных, вся кожа принимает участие в ольфакторной коммуникации в водной среде.

Перечень полуводных позвоночных достаточно велик, и в него входят представители как анамний так и амниот. Обитание в двух средах накладывает определенный отпечаток на строение КЖ, характерное как для настоящих водных организмов, так и типичных наземных обитателей. Причем, сходство с настоящими водными организмами уменьшается, а сходство с настоящими наземными животными увеличивается в условном ряду от водных форм земноводных до водных пресмыкающихся, водоплавающих птиц и полуводных млекопитающих.

У водных форм и личинок земноводных, как и у первичноводных, тело защищено слизью и кутикулой, обеспечивающей кожное дыхание и осмотическую регуляцию. Столь важный для этих земноводных орган, как кутикула, продуцируется многочисленными слизистыми ОЖ, но в коже имеются и специальные защитные зернистые ОЖ, секрет которых, вместе со слизью, образует видоспецифичные ядовитые для других организмов вещества. Если слизистые железы более-менее равномерно распределены по телу, то зернистые железы концентрируются в виде железистых полей или сложных железистых органов на наиболее «угрожаемых» участках тела, что особенно ярко выражено у наземных форм. СЖ полуводных позвоночных многочисленны и разнообразны, и во многом сходны с таковыми у первичноводных. Прежде всего, это железы свободноплавающих личинок (цементные, вылупливания, балансиров), а также железы, секрет которых защищает органы чувств. Особенности топографии и строения сигнальных СЖ связаны с особенностями размножения

видов. Например, у спаривающихся на суше безлёгочных саламандр сильно развиты разнообразные гедонические СЖ (сконцентрированные на переднем и заднем концах тела самца), запахи которых способствуют синхронизации действий обоих партнеров при передаче сперматофора. У спаривающихся в воде настоящих саламандр сигнальные СЖ сконцентрированы в ано-генитальной области, клоаке, у основания хвостового выроста. У них секрет СЖ не выделяется на значительном расстоянии от полового партнера, как у безлёгочных саламандр, а непосредственно наносится на сперматофор или даже вводится в клоаку самки, химически стимулируя ее при спаривании (СЖ хвостового выроста длиннохвостой саламандры). Таким образом, намечается тенденция увеличения дистанции сигнального действия запахов секретов СЖ при переходе видов от водного к наземному образу жизни у полуводных позвоночных. Вероятно, сохранность и длительность действия пахучих сигналов СЖ больше в воздушной, чем в водной среде.

У полуводных пресмыкающихся (черепахи, крокодилы) некоторые СЖ, продуцирующие жировой секрет, развиты сильнее, чем у водных форм. Например, сравнение степени развития подбородочных СЖ у сухопутных, пресноводных и морских черепах показывает, что у наиболее адаптированных к водной среде видов эти СЖ отсутствуют. Однако другие СЖ, напротив, хорошо развиты именно у водных и полуводных видов (подмышечные и паховые СЖ черепах, подбородочные и параклоакальные СЖ крокодилов). Возможно, это определяется особенностями химического состава секрета: подбородочные СЖ черепах и крокодилов, дорсальные и параклоакальные СЖ крокодилов продуцируют липиды, а подмышечные и паховые СЖ черепах — в основном гликопротеиды, мукопротеиды и лишь небольшое количество фосфолипидов. Тем не менее, водоплавающие птицы обладают сильно развитой копчиковой СЖ, жировой секрет которой, дополняя специфические свойства кератина пера и многоярусного перьевого покрова, усиливает гидрофобные свойства оперения.

Млекопитающие, ведущие полуводный образ жизни, относятся к различным таксонам и строение их кожных покровов разнообразно. Вместе с тем, можно выделить некоторые общие черты топографии и строения КЖ. У полуводных форм с густым, длинным и ярусным волосиным покровом (кутора, бобр, ондатра, выхухоль, выдра, калан, и т.д.), как правило, имеются крупные (сальные и потовые апокриновые) ОЖ. (У грызунов потовые ОЖ в коже тулови-

ща, за редким исключением, отсутствуют.) Плотность и размеры ОЖ неодинаковы в разных участках кожного покрова. Секрет ОЖ усиливает гидрофобность волосяного покрова. У полуводных млекопитающих с относительно изреженным (белый медведь, большинство ластоногих) или сильно изреженным (морж, сивуч) волосяным покровом гидрофобность, теплоизоляция и опорные свойства кожи определяются другими структурами — утолщенным эпидермисом, мощными дермой и подкожным жировым слоем и т.д. Однако и у них ОЖ хорошо развиты. Секрет ОЖ покрывает не только редкие волосы, но и проникает между клетками рогового слоя, создавая дополнительные резервы гидрофобности кожного покрова. У полуводных млекопитающих СЖ многочисленны и разнообразны. Причем, именно у них, как указывалось выше, сохраняется тип слизистых glanduloцитов. У полуводных форм, как и у подземных, при специализации конечности подошвенные эккриновые железы отсутствуют, так как не обеспечивают оставление пахучего следа и не участвуют в терморегуляции. Вместо этих желез развиваются СЖ, присущие лишь подземным и полуводным видам (перинеальная СЖ кротов и подхвостовая СЖ выхухолей).

Условия обитания наземных форм чрезвычайно разнообразны, подвержены климатическим, сезонным и суточным изменениям и требуют тонких, пластичных и мобильных приспособительных механизмов организма. Именно поэтому наружные покровы у наземных животных мультифункциональны, совмещают различные функции, находящиеся в динамическом соотношении. Основными из них служат защитная, терморегуляторная и сигнальная. Эти функции обеспечиваются целым набором морфологических структур кожи, в том числе железистым аппаратом. Уже при сравнении наземных и водных форм земноводных можно выявить некоторые характерные черты адаптации к наземному существованию. Например, у наземных форм бесхвостых земноводных число ОЖ уменьшается по сравнению с водными формами (за редким исключением), что, вероятно, связано с необходимостью уменьшения потерь влаги через кожу, а у наземных форм хвостатых земноводных, напротив, степень развития ОЖ больше, что обеспечивает необходимое увлажнение кожи для осуществления кожного дыхания. У некоторых видов наземных лягушек имеются СЖ, продуцирующие жировой секрет, покрывающий тело лягушки водонепроницаемой и уменьшающей потери тепла и влаги пленкой. У амниот, вследствие ороговения кожи дыхательная функции утрачена. Кожные железы амниот, вместе с

другими структурами, обеспечивают выполнение множества других функций, в том числе, иммунной защиты. У наземных форм происходит выпадение, или, напротив, сильное развитие железистой функции при узкой специализации конечности. У них сигнальные СЖ присутствуют на определенных участках тела, соприкасающихся с субстратом для оставления пахучих меток; защитные СЖ локализованы на наиболее «угрожаемых» участках тела; эффективность терморегуляторной деятельности потовых КЖ связана с доступом к питьевой воде, и т.д.

Предлагаемое нами для обсуждения разделение КЖ на три группы в зависимости от их основной биологической роли — защитные (в широком понимании этого термина), сигнальные и участвующие в терморегуляции, достаточно условно в виду мультифункциональности КЖ и изменениях их основной функции в течение онтогенеза особи.

Защитные железы. Под термином «защитные железы» мы понимаем целый комплекс КЖ: 1) железы, секрет которых образует защитную (от механических повреждений, патогенных организмов, от потерь влаги, поддерживающую эластичность) смазку наружных покровов и их придатков; 2) железы, вырабатывающие секрет, обладающий отпугивающими или ядовитыми свойствами для хищников. Среди защитных желез можно различать «пассивные» железы (ядовитые железистые поля земноводных), секрет которых выделяется произвольно, и «активные» железы, секрет которых выбрасывается произвольно (анальные СЖ скунсов), обычно с помощью специальной мускулатуры.

К КЖ, образующим защитную смазку наружных покровов и органов чувств можно, пожалуй, отнести все известные как ОЖ, так и СЖ наземных позвоночных, так как их секреты в той или иной степени всегда наносятся на тело. Причем, у наземных форм защитная смазка покровов всегда присутствует, и если ОЖ не развиты (у прыгающих и птиц), их функцию берет на себя эпидермис, вырабатывающий или накапливающий жирные вещества. Как правило, у всех наземных форм млекопитающих, принадлежащих к разным таксонам, но имеющих волосяной покров, развиты ОЖ, как обязательный компонент волосяного фолликулярного комплекса, выделяющие защитную смазку. Сальные ОЖ всегда хорошо развиты, а степень развития потовых апокриновых и эккриновых ОЖ сильно варьирует в разных таксонах. СЖ, секрет которых служит смазкой, сконцентрированы возле защищаемых органов (глаз, ушей, прокто-

деума, ано-генитальной области и т.д.), или их секрет разносится по телу. Большое значение имеют КЖ для защиты роговых образований, так как их секреты (*пластификаторы*) способствуют увлажнению, сохранению эластичности и защите этих структур от патогенных микроорганизмов.

Сигнальные железы. Доказано, что целый ряд СЖ наземных млекопитающих производит пахучий секрет, участвующий во внутривидовой коммуникации и служащий для регулирования внутривидовых взаимоотношений. Топография, строение, состав секрета и особенности функциональной активности обеспечивают выполнение этой функции. Яркий пример взаимосвязи топографии сигнальных СЖ с экологией видов известен — грудинная и хвостовая СЖ у слоновых прыгунчиков. Грудинная СЖ развивается у видов, обитающих в густой траве, и служит для оставления пахучего следа при движении зверя. Хвостовая СЖ имеется у прыгунчиков, обитающих в каменистой местности, и оставляет пахучий секрет при приземлении зверька после прыжка.

КЖ, участвующие в терморегуляции. Для многих видов наземных млекопитающих чрезвычайно важный путь отдачи излишнего тепла — испарение влаги, выделяющейся в виде «пота» или «жиропота» на поверхность тела. Этот способ эффективен для животных, имеющих свободный доступ к воде и не нуждающихся в экономии воды организма, поэтому у них сильно развиты КЖ. Например, импала не может существовать без водопоя; водяной козел постоянно держится возле водоемов; замбар и мунтжак в лесах Вьетнама всегда могут найти водопой в многочисленных ручьях и лужах, оставшихся после дождя. Малый оленек и суни в силу того, что их индивидуальные участки невелики, в меньшей степени имеют возможность свободного доступа к воде. Однако частые дожди, вероятно, предоставляют им такую возможность, а кроме того, сочная зеленая растительность, служащая им пищей (а для оленька и сочные плоды) всегда являются доступным источником влаги. Например, желудок взрослого самца геренука, добытого нами в полдень при сорокаградусной жаре в кустарниковой саванне Эфиопии, был заполнен влажной зеленой массой.

Опорная (защитная, скелетообразующая) и железистая функции покровов существуют в единстве и антагонизме, и пути разрешения противоречий между ними разнообразны. Так, у бесчерепных в одной клетке сочетаются опорная и железистая функции. У оболочников и рыб скелетные и железистые структуры пространственно

разделены и, как показывает Б.С. Матвеев (1945) (морфофизиологический принцип реципрокности), у рыб вытесняют друг друга. У позвоночных пространственное разделение сохраняется, но имеются и примеры совмещения этих функций: 1) возникновение КЖ в местах, не покрытых скелетными образованиями; 2) опускание КЖ в кориум и под кожу и, таким образом, изоляция glanduloцитов от корнеоцитов (большинство желез млекопитающих); 3) сочетание секреторной и железистой функций в одной клетке (себокератиноциты птиц) или в определенных слоях эпидермиса (генеративные СЖ, железы видоизменяющихся чешуй и мезослоя эпидермиса пресмыкающихся, некоторые СЖ млекопитающих).

Эту проблему можно рассматривать, признав процесс ороговения в качестве секреторного, как синтез и выделение белка-кератина, сопровождающиеся дегенерацией клетки. В таком случае, покровы считаются секреторирующим органом, с разными типами секреторной деятельности, не антагонистическими, а дополняющими друг друга. Такой десквамирующий эпидермис входит полноправным компонентом в секреты многих СЖ, безусловно, внося в них дополнительные пахучие вещества.

Используя «метод филэмбриогенеза» (применение морфобиологической теории А.Н. Северцова и учения И.И. Шмальгаузена об организме как целом в индивидуальном и историческом развитии на тканевом уровне организации — Румянцев, 1958) для эпителиальной железистой ткани и ее органов, попытаемся рассмотреть пути эволюционных преобразований КЖ в филогенезе хордовых. Мультифункциональность исходной эпителиальной ткани предков хордовых послужила основой для возникновения специализированных КЖ, и эти изменения шли путями качественных и количественных филогенетических изменений.

Количественные филогенетические изменения

По А.Н. Северцову (1949, с. 334) количественные филогенетические изменения характеризуются тем, что: «...анцестральная функция эволюирующего органа сохраняется у потомком качественно та же, но количественно изменяется, т.е. интенсифицируется». Главная функция органа в этом случае остается прежней. В этой группе филогенетических изменений выделен ряд принципов, среди которых один из основных — принцип интенсификации функций клеток, тканей и органов (Матвеев, 1945). В glanduloцитах секреторная функция усиливается и становится главенствующей, что

сопровождается соответствующими цитофизиологическими изменениями. В железистом эпителии экскреторная функция интенсифицируется путем количественного наращивания glanduloцитов, усиления секреторной деятельности каждого отдельного glanduloцита и, возможно, синхронизации или, напротив, десинхронизации (выделения секрета по определенному «графику») секреторных циклов отдельных клеток (от фазы покоя через фазу активного синтеза и выделения секрета до фазы покоя или разрушения клетки). Функция железистых органов усиливается не только так же, как и у тканей — путем количественного увеличения числа glanduloцитов одного или нескольких гистологических типов, но и более разнообразными способами: 1) наращиванием числа и усложнением компарментов — гетерогенность, многодольчатость, складчатость, извитость, внутрисекреторные впадения, удлинение секреторного отдела, накопление секрета в протоках и специальных резервуарах; 2) увеличением численности и массы самих органов.

Итак, количественные филогенетические изменения — это интенсификация функций СЖ по сравнению с ОЖ. Например, усиление функций альвеолярных желез за счет прогрессивного изменения строения железы и количественного увеличения ее компонентов. Для трубчатых и альвеолярно-трубчатых желез — удлинение и закручивание в клубок секреторного отдела и приобретение дистальными отделами ветвления и/или альвеолярности. В результате структурных перестроек гипертрофия желез всегда сводится к увеличению секреторирующей поверхности, которая связана положительной корреляцией с размерами протоков и резервуаров.

Большинство изученных СЖ, помимо увеличения площади железистого эпителия, проявляет тенденцию к образованию резервуаров секрета. Резервирование секрета позволяет выделять его периодически в большом количестве, что важно при оставлении пахучих меток и/или при защите от хищников. Кроме того, это предполагает и бактериальное воздействие на секрет, служащий средой для микроорганизмов. Во многих случаях именно воздействие микроорганизмов приводит к образованию пахучих летучих веществ, что уже качественно изменяет состав секрета СЖ по сравнению с ОЖ.

Надо отметить, что отнесение образования СЖ к количественным филогенетическим изменениям довольно условно и верно до определенного предела, с оговоркой, что речь идет только о «морфологических закономерностях». Изменение химического состава секретов СЖ предполагает развитие сопутствующих морфологиче-

ских модификаций синтезирующих клеточных структур, или возникновение новых, дополнительных компартментов органа, таких как специальные клетки, мышцы, оболочки, шипы, резервуары. Именно поэтому правильнее относить этот процесс к качественным филогенетическим изменениям или подчеркивать, что обе группы филогенетических изменений (качественные и количественные) могут быть разделены лишь условно, в целях методологии эволюционных исследований, с учетом диалектического закона перехода количественных изменений в качественные. Действительно, этот вопрос поднимался в литературе (Соколов, 1973) по поводу возникновения млечных СЖ. По А.Н. Северцову (1949), возникновение млечных СЖ из апокриновых ОЖ служит примером интенсификации функций органов (количественных изменений). Однако продуцирование ими качественно нового секрета — молока, позволяет отнести этот пример к качественным филогенетическим изменениям; главная функция изменяется — потоотделение (см. ниже) заменяется функцией выкармливания молодняка (Соколов, 1973).

Наружный покров в целом и СЖ в частности демонстрируют принцип ослабления функции и принцип уменьшения числа функций при филогенетическом усилении какой-либо одной главной функции. По В.Е. Соколову (1973), примером служит потеря эпидермисом функции защиты организма от потерь влаги у вторичноводных млекопитающих или преобразование шерстного покрова в иглистый и утрата им при этом теплозащитной функции при усилении функции механической защиты. Что касается второго утверждения, то по нашим данным (Ивлев, Чернова, 2006), иглистый покров все же сохраняет свои термоизоляционные свойства за счет внутренней архитектоники игл — перегородки ячеистых полостей сердцевины служат своеобразными экранами, препятствующими потерям тепла.

Качественные филогенетические изменения

К качественным филогенетическим относятся такие изменения, при которых: «... *анцестральная функция эволюционирующего органа изменяется у потомков качественно*» (Северцов, 1949, с. 335). Само существование СЖ — пример качественных изменений, относящихся к принципу расширения функций, приобретения ОЖ дополнительных функций и преобразование их в специализированные органы кожного покрова. Здесь же проявляется принцип смены функций и усиления второстепенных функций в ущерб главной функции. Первичная функция желез — смазывание поверхности

кожи и роговых структур — уменьшилась или вообще исчезла, заменилась на другие функции, что коррелировало с морфологическими изменениями и преобразованием химического состава секрета.

Сложное комплексное строение СЖ, их гетерогенность — наличие в одном и том же железистом органе желез нескольких типов (например, апокриновых и сальных, или апокриновых и гепатоидных), а также неодинаковая степень их развития и функционирования в разные периоды онтогенеза предполагают, по крайней мере, двойную функцию таких комплексных СЖ. Различные комбинации желез разных типов, их неравноценное развитие у разных видов, полов и возрастных групп в разные сезоны года представляют собой систему кодирования информации. В онтогенезе в комплексных СЖ происходит временная смена функций. Классическим примером смены клеточных функций в ходе динамического развития структуры можно считать способность одной части секреторных клеток гепатоидного ацинуса превращаться в стенку выводного протока, а другой, растворяясь, создавать его просвет. Сходные между собой в принципе процессы образования выводных протоков всех гепатоидных желез и их цист приводят к прямо противоположным результатам: выводной проток обеспечивает выведение гепатоидного секрета, а циста навсегда сохраняет в себе продукты клеточного распада, не являющиеся секретом.

Субституция функции

Принцип субституции функции характеризуется тем, что функция органа предка замещается у потомков другой функцией, биологически ей равнозначной. А.Н. Северцов (1949) приводит несколько примеров, в том числе по кожному покрову: подкожная клетчатка китообразных берет на себе термоизоляционную функцию, которую у наземных предков выполняет волосяной покров. Предковые формы земноводных имели мощный орган пассивной защиты — чешуйный панцирь, а у рецентных земноводных биологически равноценную функцию защиты выполняют ядовитые СЖ. Другим примером субституции функции служит замещение опорной (скелетообразующей) функции железистой в процессе филогенеза рыб (Матвеев, 1945; Северцов, 1949). Еще один пример касается эволюции млечных СЖ. В филогенезе млекопитающих функция апокриновых КЖ вентральной поверхности тела значительно изменилась: от первоначальной — поверхностного увлажнения откладываемых яиц (у ранних синнапсид) через стадию предотвращения дегидратации яиц (посред-

ством сумок-инкубаторов, возникших у теплокровных синапсид и сохранившихся у рецентных однопроходных и сумчатых) с крупными железистыми полями до постепенного образования млечных СЖ как органов выкармливания молодняка, без сосцов (секрет стекает на специализированные волосы сумок, у однопроходных) или с сосцами (протоки открываются в центральную полость-резервуар) и сосками (секрет выделяется через протоки на специальном кожном выросте). Живорождение сделало ненужным функцию потоотделения для увлажнения яиц (Robinson, 2004; Widelit et al., 2007).

Гомология и аналогия

По И.И. Шмальгаузену (1969) для обозначения сходства общего строения и происхождения, или морфологического сходства служит термин «гомология», в отличие от сходства приспособлений или физиологического сходства — «аналогии». Гомологичные органы унаследованы от общих предков, развиваются из сходных зачатков и имеют одинаковый план строения. Они могут выполнять как одинаковые, так и различные функции. Существование гомологичных органов, как известно, — одно из важнейших доказательств эволюции. Среди множества примеров гомологичных органов, приводимых в литературе, встречаются и органы наружных покровов, например, млечные СЖ представителей разных таксонов млекопитающих. Поскольку сальные, потовые апокриновые ОЖ, а также некоторые гепатоидные железы всегда: 1) имеют характерные черты строения; 2) входят в волосяной фолликулярный комплекс; 3) происходят из общей с волосяным фолликулом эпидермальной закладки, то можно утверждать, что у млекопитающих ОЖ каждого из этих типов являются гомологичными образованиями. То же касается и эккриновых желез, которые у большинства млекопитающих (за исключением некоторых приматов и человека) возникают не из волосяного фолликула, а их эпидермиса. Соответственно, и многие СЖ, распространенные в разных таксонах млекопитающих, но имеющие сходное происхождение и строение, а во многих случаях и сходную функцию, могут быть отнесены к гомологичным органам на уровне таксонов разного порядка. Например, орбитальные железы экто-мезодермального происхождения (Мейбомиевы, Гардерова, СЖ носо-губного зеркала копытных, параназальные СЖ и СЖ ано-генитальной области гладконосых летучих мышей, и множество других примеров). Одни из них служат для защиты наружных органов (Мейбомиевы, Гардерова, аурикулярные, циркумональные, циркуманальные), другие предна-

значены для участия в терморегуляции (СЖ носо-губного зеркала копытных, эккриновые подошвенные СЖ), третьи специализированы к передаче информации посредством пахучего сигнала (большинство СЖ), четвертые — оборонительные: их секрет отпугивает хищников.

Аналогичные органы возникают из разных зачатков, имеют разное происхождение, но выполняют одинаковую функцию. Аналогичными являются и ОЖ, пожалуй, всех классов хордовых, так как все они выполняют функцию защиты организма от повреждений и проникновения патогенных организмов, хотя это и достигается различными путями. В частности, абсолютно не схожими по составу секретами: у низших хордовых и анамний glanduloциты выделяют защитную слизь, а у амниот — жир или «жиропот». Аналогичны такие защитные приспособления — производные эпителиоцитов или glanduloцитов как коконы протоптера и бесхвостых земноводных: лопатниц, лягушковидных жаб, австралийских лягушек и лопатоногов. Они выполняют функцию защиты организма от механических повреждений и высыхания, достигая эффекта разными путями: у протоптера кокон образован слизью, смешанной с неорганическими веществами, а у земноводных он представляет собой ороговевший эпидермальный чехол, не пропускающий слизь на поверхность и препятствующий водным потерям. Слизевые «конверты» губанов и скаровых рыб, производимые оперкулярными СЖ, выполняют, по-видимому, лишь функцию механической защиты и, следовательно, не вполне аналогичны коконам вышеперечисленных животных, обеспечивающих еще и защиту от потерь влаги. Можно считать аналогичными СЖ, способствующие прикреплению подошв при локомоции: железы присосконогов, пальцевых подушек и дисков, межпальцевых перепонок (у древесных лягушек), подошвенные железы (у некоторых сцинков). Эти приспособления целого ряда бесхвостых амфибий к древесной жизни используются в качестве примера параллелизма в филогенетическом развитии (Татаринов, 1987). Аналогичны и некоторые железы, секрет которых служит репеллентом для врагов: люминесцентные СЖ оболочников и рыб; ядовитые СЖ рыб и земноводных; нуходорзальные СЖ ужей, «пахучие железы» змей; некоторые железы ано-генитальной области млекопитающих (скупсов, виверр, кротов).

Аналогия и гомология наиболее ярко проявляются у сигнальных желез. Например, железы, подающие сородичам «сигнал тревоги». Они имеются у некоторых рыб (констнопузирных, окуневых, пели-

циевых) и у головастиков жаб, представляют собой продуцирующие белок колбовидные glandулоциты, выделяют «феромон тревоги» только при повреждении наружных покровов. Но сходную функцию выполняют и некоторые СЖ млекопитающих (спинная СЖ спрингбока, вилорога, даманов, голенная СЖ кабарги, метатарзальная СЖ чернохвостого оленя и др.), хотя по происхождению, строению, типу секреции и характеру выделяемого секрета они не сходны с вышеупомянутыми железами рыб. Таким образом, можно определить эти железы как аналогичные органы. Наиболее ярко аналогия выражена у желез, запах и/или вкус секрета которых стимулирует спаривание. Во всех классах позвоночных мы находим примеры таких желез: СЖ выростов анального плавника собачковых рыб, каудальные СЖ glandокаудин, гедонические СЖ земноводных и пресмыкающихся, клоакальные СЖ японского перепела, многочисленные СЖ аногенитальной области млекопитающих.

Выделить гомологичные СЖ труднее, особенно при сравнении крупных, филогенетически отдаленных таксонов. Приведем несколько наиболее достоверных примеров: 1) копчиковая СЖ; 2) ОЖ, млечные, Мейбомиевы и Гардерова СЖ четвероногих; 3) плакоидные зубы (как продукт секреции эмалесекретирующего эпителия) хрящевых рыб и четвероногих; 4) цементные СЖ личинок бесчерепных, оболочников и мальков некоторых рыб; 5) ионоциты жабр, эпителия глотки и покровного эпителия костистых рыб и жабр личинок земноводных. Это — пример положения теории А.Н. Северцова (1949), что древние признаки характеризуют собой крупные, а более новые признаки — мелкие систематические группы.

Ценогенезы

По А.Н. Северцову (1949, с. 232): «Ценогенезами мы называем такие эмбриональные или личиночные приспособления, которые развиваются в организме в течение онтогенеза, но позже исчезают, и которые непосредственно полезны развивающемуся организму». Такие приспособления известны и среди КЖ бесчерепных, оболочников и анамний. Это — органы вылупливания и прикрепления («цементная СЖ» мальков рыб и личинок земноводных: см. Матвеев, 1932). Мы добавляем к этому примеру: 1) цементные СЖ личинок ланцетников и оболочников, которые считаются гомологичными органами; 2) ампулярные органы личинок оболочников; 3) СЖ балансиров личинок некоторых видов хвостатых земноводных; 4) баллонные клетки покровного эпителия личинок земноводных. Ор-

ганы вылупливания служат для растворения стенок яйца, а цементные СЖ — для прикрепления личинок к субстрату. По мере роста и развития личинок эти железы исчезают или замещаются другими железами: например, у оболочников цементные СЖ заменяются ампулярными, которые не препятствуют медленным движениям прикрепленной личинки.

Редукция вследствие субституции

Обосновывая морфологическую теорию редукции органов, А.Н. Северцов (1949) приводит пример интенсификации первоначально пассивной секреторной функции наружных покровов оболочников. Это привело к продуцированию относительно надежной и мощной защитной оболочки тела — тунике, которая уменьшила, а затем сделала биологически ненужной функцию передвижения. Анцестральные активные функции свободноплавающих предков оболочников заменились *«совершенно иной, но биологически равноценной пассивной функцией, причем органы, соответствующие активной функции, тоже начали редуцироваться»* (Северцов, 1949, с. 340). Как мы можем дополнить, этот процесс сопровождался интенсификацией секреторной функции glanduloцитов, преобразованиями самой туники (врастанием в нее кровеносных сосудов, миграцией мезенхимных клеток, минерализацией и т.д.). Мы бы даже подчеркнули, что строение наружных покровов оболочников, по сравнению с таковыми у остальных хордовых, представляет собой как бы вывернутую наружу кожу: туника аналогична кориуму, но покрывает эпителий сверху, а не подстилает его, как у других хордовых, т.е. слои кожи поменялись местами. Наличие в тунике оболочников обычных для кориума позвоночных белков (коллагена, эластина, псевдоэластина) подтверждает эволюционную связь этих филогенетических групп. Еще один пример относится к возникновению уникальной периаанальной СЖ у рыбы *Economidichthys pugmaeus*, у которой развитие этой СЖ сопровождалось редукцией тазового диска, так как его функцию — приклеивание рыбки к субстрату — взяла на себя периаанальная СЖ, выделяющая клейкий секрет.

Активная редукция органа

При активной редукции органа (*афанизии, аннигиляции*) эмбриональный зачаток дегенерирующего органа закладывается не уменьшенным, и его эмбриональное развитие вплоть до известной стадии протекает совершенно нормально (Северцов, 1949). Затем, по мере

взросления организма, этот орган исчезает, так как полезен животному в течение эмбрионального периода либо в период молодости. Примером могут служить эмбриональные и личиночные СЖ, а также СЖ, функционирующие лишь на ранних стадиях постнатального онтогенеза и исчезающие по мере взросления особи. Такие СЖ обнаружены у некоторых видов млекопитающих: ювенильные СЖ щенков соболя, колонка, американской норки; дорсальные хвостовые СЖ детенышей выхухоли. У щенков соболя имеются железистые поля по бокам шеи. Они полностью сформированы к моменту рождения щенка и функционируют только в первые недели его жизни, а затем исчезают. Функция этих желез — механическая защита и смазка кожи шеи, подвергающейся травмам при перетаскивании детенышей матерью, а также экскреторная деятельность, дополняющая функцию еще не полностью сформировавшихся почек. Функцию желез связывают еще и с обеспечением обонятельной ориентации в период раннего постнатального онтогенеза. У новорожденных щенков американской норки и колонка сходные железистые поля развиваются на определенных участках тела (загрудочная, шейная, ягодичная, хвостовая СЖ). Они исчезают у 1.5–6-месячных щенков. У неполовозрелых особей выхухоли, помимо подхвостовых СЖ, которые сильно развиты у взрослых особей, имеются дополнительные СЖ сходного строения и на дорсальной поверхности хвоста. Функцию этих желез определить не удалось.

Гистогенетическая рекапитуляция

Иллюстрируя биогенетический закон, А.Н. Северцов (1949, с. 385) указывает, что в онтогенезе тканей потомков повторяются не только сами анцестральные признаки, но также и порядок их появления в ряду предков: *«...в течение гистогенетического развития какой-либо ткани современного животного появляются признаки, характерные для клеток данной ткани предков этого животного»*. Отсутствие палеонтологических данных вынуждает проводить гистологическое сравнение между рецентными таксонами, взвешенно выбирая ряд сравниваемых форм, филогенетические связи которых более-менее установлены. А.Н. Северцов и указывает такой ряд: бесчерепные, акуловые рыбы, кистеперые рыбы, хвостатые земноводные, пресмыкающиеся, млекопитающие. Он приводит пример гистогенеза эпителиальной ткани человека, при котором повторяются основные исторические этапы развития наружных покровов: от стадии однорядного неороговевшего цилиндрического эпителия

(рекапитуляция признаков предков бесчерепных) через стадию многорядного однородного не ороговевшего эпителия (рекапитуляция признаков рыбообразных предков млекопитающих), далее — через стадию многорядного многослойного (дифференцированного на слои) и частично ороговевающего эпидермиса (рекапитуляция признаков амфибийных предков млекопитающих) до стадии многорядного многослойного ороговевшего специализированного эпидермиса взрослого человека. Второй пример рекапитуляции упоминает Б.С. Матвеев (1932): в развитии чешуй пресмыкающихся рекапитулируют ранние эмбриональные стадии развития плакоидной чешуи акулых рыб. В обоих примерах железистому аппарату внимание не уделяется («... колбовидным и слизистым клеткам, находящимся в эпидермисе рыб, филогенетического значения, конечно, придавать не можем», Северцов, 1949, с. 387), видимо по причине отсутствия эволюционной преемственности этих структур.

Периодическое изменение хода развития органов

В качестве примеров периодического изменения хода развития органов, А.Н. Северцов (1949) приводит процесс периодической линьки у пресмыкающихся и птиц, а также смену рогов у оленей. Линька пресмыкающихся определяет и цикличность деятельности связанных с чешуйчатым покровом железистых образований, например, генеративных СЖ типа «орнаментных чешуй» и «бета-желез». Цикл развития и функциональная зрелость этих СЖ приурочены к смене генераций наружного покрова: выделение зрелого секрета происходит только при линьке, а следующая порция постепенно созревает в недрах слоев следующей генерации кожи.

Функционирование многих СЖ отличается периодичностью, особенно сигнальных желез, играющих определенную роль в стимулировании спаривания, и зависит от полового цикла. Их развитие связано с половым созреванием, они активно секретируют в период размножения, а затем регрессируют. Причем, степень регрессии этих СЖ изменяется в разных пределах: от незначительного уменьшения размеров до полной инволюции. Примеров таких желез очень много: спинные железистые подушки черного толстолоба, слизистая кожа головы клюворылообразных рыб, СЖ клоаки техасской заборной игуаны, уродеальные СЖ ящериц, гедонические СЖ земноводных и пресмыкающихся, клоакальные СЖ птиц и многие сигнальные СЖ млекопитающих.

При анализе периодичности функционировании желез всегда встает вопрос об источнике новых генераций железистых клеток. Во

многих случаях доказано, что ими служат недифференцированные клетки (соматические стволовые) герминативного слоя эпидермиса, что еще раз подтверждает потенциальную секреторную функцию эпителиальных клеток. Например, в сальных железах млекопитающих восстановление железистой паренхимы происходит путем «наползания» эпидермальных герминативных клеток стенок протока в железистые ацинусы и преобразования их в glanduloциты.

Из защитных желез ярко выраженной периодичностью развития или, вернее, способностью к регенерации, обладают ядовитые и сигнальные СЖ рыб — именно железистые поля, не имеющие структур, предохраняющих их от повреждений и выделяющих секрет только при разрушении. Вообще, если относить к органам с периодическим изменением хода развития, регенерирующие органы, т.е. генетически запрограммированные на восстановление после травмы, то сюда можно относить полностью весь покровный эпителий вместе с его железистыми структурами. Однако, не вдаваясь в подробности, можно отметить, что пути регенерации весьма различны (от нарастания на рану эпителиального «пласта» у ланцетника и активной деятельности слизи у рыб до сложного процесса репаративной регенерации в эпидермисе млекопитающих), как и степень восстановления его железистых структур.

Морфофизиологические координации

Под морфофизиологическими координациями понимаются те случаи, когда функция одного органа необходима для функционирования другого (Северцов, 1949). Кроме того, различают еще и топографические координации — органы связаны между собой не функционально, а только по анатомическому положению. К первым можно отнести взаимоотношения СЖ, вырабатывающих защитную смазку и защищаемых этой смазкой органов. Например, у млекопитающих Гардерова и Мейбомиевы СЖ способствуют нормальному функционированию органа зрения; аурикулярные СЖ — органа слуха; СЖ носо-губного зеркала — органа обоняния; проктодеальные, циркуманальные и кожной зоны анального канала — нормальной дефекации; подошвенные и межпальцевые СЖ служат пластификаторами — увлажняют и защищают роговые образования (ногти, копыта, когти), участвующие в локомоторной и пищедобывательной деятельности. Защитная смазка, кутикула или туника, производимые КЖ, обеспечивают функционирование этой системы органов во всех таксонах хордовых. Многие СЖ ано-генитальной области и самые

разнообразные сигнальные СЖ, располагающиеся в самых разных участках тела, способствуют функции органов размножения, и даже иногда являются дополнительными половыми железами (например, перинеальная СЖ кротов; препуциальные и вагинальные СЖ многих видов млекопитающих; гедонические СЖ земноводных и пресмыкающихся; клоакальные СЖ птиц). Железы ротовых усиков много обеспечивают присасывание ротовой воронки к телу жертвы, а железы кожи рыб — локомоторную функцию. Светящаяся «эска» глубоководных удильщиков (и, возможно, другие светящиеся органы рыб) участвует в пищедобывательной деятельности и внутривидовой коммуникации рыб.

Многие органы тела животного, в свою очередь, способствуют нормальному функционированию КЖ и выполнению ими определенных задач. Например, у многих видов мечение территории секретом сигнальных СЖ возможно благодаря определенной форме и пропорциям тела (выпуклости боковых сторон туловища, вентральной или дорсальной сторон хвоста) или специальным утолщениям и выростам (кожным складкам, выростам и мозолям).

Примеры топографической координации также многочисленны. Многие СЖ занимают положение на различных участках тела, но не участвуют в их основных функциях. Например, функции СЖ конечностей (тарзальных, метатарзальных, карпальных, голенных у копытных, круральных у однопроходных, локтевых и плечевых у полуобезьян и др.) не связаны с локомоцией. Многие ядовитые СЖ рыб присутствуют на плавниках, а ядовитые СЖ земноводных — на задних конечностях, но также не играют никакой роли в локомоции. Или, например, у оболочников глоточные и клоакальные СЖ располагаются в начале и конце пищеварительной трубки, но не принимают участия в процессе пищеварения, так как их протоки выходят наружу. Оперкулярная СЖ губановых и скариевых рыб, лежащая на внутренней стороне жаберной крышки, вовсе не участвует в процессе дыхания, а служит для производства защитного слизевого конверта.

Структурно-функциональные единицы желез

Попытка рассмотрения КЖ в рамках *структурной гистологии* (термин по: Савостьянов, 2005), учения о *морфофункциональных единицах* (Хрущов, Бродский, 1961; Терских и др., 2003), теории *модульного строения* организмов и их органов (Марфенин, 1999; Нотов, 1999; Савостьянов, 2005) показывают продуктивность методического подхода, служащего для упорядочения полиморфизма,

при котором ведется поиск структурно-функциональной (СФЕ), или морфофункциональной единицы при исследовании любого сложно организованного органа. В качестве модульных объектов рассматриваются перья, роговые придатки млекопитающих (ногти, волосы, рога), а также чешуя рыб (Нотов, 1999) и эпителиальные ткани животных (Терский и др., 2003; Савостьянов, 2005). ОЖ и СЖ также демонстрируют модульный тип организации, который, как известно, характеризуется модульным строением системы, открытым ростом и циклическим морфогенезом. К дискретным модульным объектам, вероятно, относятся железистые поля, так как они состоят из одинаковых, равноценных, взаимозаменяемых элементов, связанных относительно слабыми связями. К унитарным объектам могут быть отнесены СЖ, образованные незаменимыми элементами с сильными связями, жесткие, слитые, компактные органы.

«Морфофункциональной единицей многообразно и сложно работающего органа всегда выступает целостная микроанатомическая структура, включающая разнообразные по своей природе и функциональному значению тканевые клетки, которые обеспечивают в своем взаимодействии все характерные для данного органа функции» (Хрущов, Бродский, 1961, с. 186). Смысл выделения СФЕ в том, что сложно функционирующий орган всегда микроанатомически полимерен, свойства составляющих его клеток могут чрезвычайно широко варьировать в пределах нормы, а свойства структурной единицы и особенно всего органа гораздо более стабильны, и различные вариации не нарушают принципов их организации (нарушения относятся уже к патологии). Ни единичная клетка, ни изолированно взятые клеточные комплексы не могут полностью характеризовать совокупность специфических функций органа. Например, СФЕ гепатоидной СЖ (далее ГЖ) мы считаем отдельную долю ГЖ с системой выводных протоков (от протока ацинуса до центрального выводного протока), дополнительными структурами (волосом, волосяной воронкой и цистерной, где депонируется и «созревает» секрет) и прилегающими к гепатоидной доле апокриновыми и сальными железами, поскольку они соединены с ГЖ общими протоками и образуют смешанные доли. Они обеспечивают синтез, выделение и созревание секрета и дополняют секрет ГЖ другим белком или гликопротеидом (апокриновые железы) и/или липидами (сальные железы). Данное определение СФЕ относится к ГЖ разновозрастных особей — от эмбрионов до взрослых. Разница в составе секрета желез

детенышей и взрослых, присутствие у детенышей и отсутствие (в ряде случаев) волос у взрослых, отсутствие сальных желез у детенышей и их наличие у взрослых, особые случаи развития апокриновых желез в онтогенезе — это очень существенные частности. Однако они не заслоняют главного — существования с самого начала жизни индивидов альвеолярных полиптихиальных мерокриновых белоксинтезирующих желез со сложной системой выводных протоков. Крупные волосы, связанные с некоторыми ГЖ, следует рассматривать и как признак, сохранившийся с ранних стадий гистогенеза, и как структуру, создающую «запаховое поле» и в одних случаях компенсирующую, в других — дополняющую функцию сальных желез, консервирующих гепатоидный секрет. Это иллюстрирует положение о том, что клетки внутри СФЕ разнокачественны, реагируют на определенное воздействие различно, а нередко и противоположно (Хрущов, Бродский, 1961). Все структуры, входящие в СФЕ ГЖ, являются дериватами волосяного фолликула и в онтогенезе их образование из стенок волосяного фолликула разделено гетерохрониями. Разные компоненты СФЕ ГЖ по-разному проявляют себя у взрослых особей разного пола и в процессе онтогенеза. Сальные железы, входящие в состав СФЕ, развиваются позднее, чем все остальные ее структуры. В тех случаях, когда ГЖ обладают половым диморфизмом и намного лучше развиты у самцов, сальные и апокриновые железы значительно крупнее у самок. Апокриновые железы новорожденных могут быть намного мощнее, чем у взрослых. Волосы ГЖ, хорошо развитые у детенышей, у взрослых могут разрушаться. В процессе роста или регенерации долей ГЖ каждая СФЕ обладает своим ритмом, что проявляется в гетерохрониях стадий развития соседних СФЕ (в циркуманальных ГЖ щенков, в хвостовой железе псовых и кошки). Различные свойства секреторных клеток ГЖ, секретирующих смесь белка, гидрофобных липидов и/или меланина, обуславливают присутствие в одних выводных протоках таких желез только белка, а в других — смеси белка и липидов, белка и меланина, белка, липидов и меланина (циркуманальные СЖ щенков собаки и взрослого песца, предглазничная СЖ кустарникового дукера и ориби).

В СЖ в форме железистого поля СФЕ выделяется как отдельная железа вкупе с ее протоками и волосяным фолликулом (если таковой имеется), а в СЖ в форме железистого органа МФЕ — отдельная доля или группа гетерогенных долей (например, сальных и апокри-

новых) с объединенными протоками, резервуарами, волосом, волосяной воронкой и волосяным фолликулом.

Эволюционные связи желез

Известны попытки анализа эволюции наружных покровов отдельных таксонов или в целом хордовых, и таких их дериватов, как чешуи и зубы, причем некоторые из них относятся к *новообразованиям* (Северцов, 1949). Однако железам никакого филогенетического значения не придается. Б.С. Матвеев (1945), обсуждая вопрос о замещении в филогенезе рыб опорной (скелетообразующей) функции железистой, предполагает, что у общих предков круглоротых и остракодерм были развиты плакоидные чешуи, которые при дальнейшей эволюции миног и миксин редуцировались вследствие мощного развития железистой функции эпидермиса, которая заменила скелетообразующую функцию их предков. Впрочем, у ветви протокраниат кожа, вероятно, состояла из многослойного эпидермиса с одноклеточными железами и органами боковой линии, а кожный скелет отсутствовал, т.е. они были первично голыми, а не произошли от чешуйчатого предка при редукции чешуи. Это подтверждается наличием у миног и миксин роговых эпидермальных зубов (Северцов, 1949). Таким образом, у круглоротых «... роговые зубы представляют собой новообразование, и отдаленные предки круглоротых и остальных краниат не имели в свое время ни зубов, ни содержащих известь кожных чешуй» (Северцов, 1949, с. 57). Плакоидная чешуя возникла в эволюции хордовых дважды, сначала у бесчелюстных — предков круглоротых, и остракодерм, а затем у челюстноротых, давших ветвь предков рыб. У предков эласмобранхий на известной стадии филогенеза существовали плакоидные чешуи. В очень многих местах кожи у них имелись эмалевые органы, которых прежде не было и которые, таким образом, являются новообразованием. Под этими эмалевыми органами образовались скопления мезенхимных клеток кутиса, в которых развивался дентин плакоидных зубов. Из эмалевых органов развилась эмалевая покрывка плакоидных зубов. У некоторых потомков эласмобранхий, т.е. у предков костных рыб в глубоких слоях кутиса на определенных местах, а именно напротив миосепт, образовались довольно крупные первичные костные пластинки чешуй — также новообразования (Северцов, 1949). У хордовых плакоидные чешуи, преобразованные в зубы, сохранились вплоть до млекопитающих.

Рассматривая проблему возникновения костных и роговых чешуй, перьев и волос у позвоночных, Б.С. Матвеев (1932) предполагает происхождение волос млекопитающих из чешуевидных органов рептилеообразных предков путем эволюции органа по типу архаллакиса (изменения на самых ранних стадиях эмбрионального развития), попутно указывает на присутствие секретирующих эмаль органов при образовании плакоидной чешуи рыб, но не касается вопроса о происхождении ассоциированных с волосным фолликулом кожных желез, из которых на предлагаемой им схеме изображены только сальные ОЖ, или о возникновении генеративных СЖ чешуй пресмыкающихся, или о СЖ хрящевых и костных рыб. Поэтому возникает вопрос, где, на каком этапе произошло расхождение свойств покровного эпителия, приведшее к образованию разных производных (чешуя, волос, перо), снабженных соответствующим железистым аппаратом. При попытке дополнить предлагаемую схему развития этих структур развитием желез, можно отметить: 1) образование плакоидной чешуи рыб произошло позже формирования кожных желез в уже структурно оформленном эпителиальном слое; 2) процесс образования роговых чешуй пресмыкающихся и птиц сопровождался возникновением железистых образований (генеративных чешуй или секретирующего эпидермиса), как и развитие копчиковой СЖ птиц вместе с перьевым пучком, или закладка и рост волос синхронно с развитием апокриновых и сальных желез.

Таким образом, уже на самых ранних стадиях развития эпителиоциты имеют потенциально различные способности к производству тех или иных железистых структур. Общим для всех таксонов позвоночных остается базальный (или герминативный, ростковый, содержащий стволовые клетки) слой эпителия, производящий путем пролиферации и дифференцировки все glanduloциты. Он и послужил основной отправной точкой для выделения «морфогенетических линий секретирующих эпидермальных клеток» и следующих положений (Quay, 1972): 1) цитогенетические и эволюционные (в оригинале — «филогенетические») взаимосвязи glanduloцитов наиболее очевидны при сравнении эволюционных клеточных линий, отличающихся по микроструктурным и молекулярным характеристикам; 2) первичная дихотомия в этих линиях — между стволами слизистых и продуцирующих белок клеток. Этот дуализм glanduloцитов подтверждается двойственной трансформацией эпидермальных и связанных с ними эпителиальных клеток под влиянием развития, гормонов, питания, адаптаций и патологии; 3) адаптивная

эволюция желез наружных покровов не может быть отделена от цитогенеза и эволюции других синтезирующих эпидермальных клеток, которые секретируют без дополнительных морфологических структур (например, амелобласты создают структуру зубов, а корнеоциты — структуру чешуй, перьев, рогов, копыт и волос); 4) полифилитическое происхождение, эволюционная пластичность, параллелизм и конвергенция характеризуют железы наружных покровов позвоночных, включая тканевые ассоциации, иннервацию, поведенческие и другие функциональные взаимосвязи; 5) микроэволюционные черты в железах наружных покровов связаны корреляцией с эволюционирующими взаимосвязями между окружающей средой и организмом; 6) выяснение гистогенетических и гистофизиологических механизмов, действующих внутри покровов, необходимо для понимания эволюционной этиологии, физиологического и поведенческого значения желез.

Выявлено четыре основных типа секреторных структур в покровах хордовых (Quay, 1972): 1) **первичные одноклеточные и специализированные** glandулоциты круглоротых; 2) секретирующие эмаль структуры хрящевых рыб и древних ископаемых групп рыб; 3) дихотомически разошедшиеся эволюционные линии многоклеточных слизистых и белковых glandулоцитов костных рыб и земноводных; 4) частично ороговевающие секретирующие системы высших позвоночных.

У хордовых прослеживаются три основные эволюционные морфогенетические линии glandулоцитов (Quay, 1972): 1) **герминативных (соматических стволовых)** эпидермальных клеток, присутствующих во всех таксонах; 2) слизистых ОЖ, одиночных или собранных в многоклеточные комплексы. Они многочисленны и разнообразны у анамний, у которых дают начало слизистым и ядовитым СЖ. Эти клетки исчезают в коже амниот, у которых лишь клетки герминативного слоя обладают слизистой метаплазией; 3) белковых (или точнее, секретирующих подобный белку секрет) ОЖ, которые возникают у круглоротых. Они, возможно, дали начало продуцирующим эмаль клеткам чешуй, щипов и зубов у хрящевых рыб, и далее амелобластам всех позвоночных и СЖ (некоторых типов фотофоров, ядовитых, зернистых желез) костных рыб. У некоторых рыб и земноводных белковые glandулоциты преобразовались в ороговевшие клетки эпидермиса, одноклеточные и многоклеточные зернистые железы (у земноводных, возможно, в сальные железы) и СЖ. Ороговевшие эпидермальные клетки появились впервые у рыб и земно-

водных и достигли наивысшего развития у пресмыкающихся. Они дали начало клеткам чешуй, генеративным, сальным и потовым СЖ. На основе чешуй и желез, подобных белковым (у пресмыкающихся), возникли перья птиц, а соединение липоидных и генеративных СЖ могло дать начало копчиковой СЖ птиц. Возникновение волос и ОЖ млекопитающих гипотетически связывают, соответственно, с чешуйным покровом пресмыкающихся и липоидными железами.

Таким образом, прямые эволюционные связи между ОЖ представителей разных классов хордовых не просматриваются, а гипотетическая схема «эволюционного древа» ОЖ состоит из стволовой части — морфогенетической линии стволовых эпидермальных клеток, затем ее бифуркации на две крупные ветви — слизистых и белковых секреторных клеток, давших различные модификации. Причем, ветвь слизистых желез обрывается в классе земноводных (они сохранились лишь в слизистых оболочках, но не в коже амниот, за редким исключением), а ветвь белковых желез — в классе пресмыкающихся, где она дала роговые клетки эпидермиса. Последние послужили источником развития железистых структур амниот. Боковая ветвь белковых glanduloцитов, секретирующих эмаль, тянется от предков хрящевых рыб до млекопитающих включительно.

Анализируя эти эволюционные построения, следует отметить, что они страдают тем самым характерным недостатком, на который указывает Б.С. Матвеев (1932, с. 39) — неправомерностью применения для анализа структур прямого последовательного филогенетического ряда рецентных форм: «... ныне живущие примитивные формы не являются живыми предками высших форм. Ныне живущие низшие формы не в полном объеме сохранили строение отдаленных предков высших форм. Многие признаки низших форм выработались совершенно самостоятельно, одновременно с преобразованием организации высших форм». Б.С. Матвеев подчеркивает, что «...при таком филогенетическом подходе и отсутствии эмбриологических исследований совершенно не разрешимы вопросы происхождения слизистой кожи земноводных и ороговевающей кожи *Apatnia* из слизистых, содержащий костные чешуи кожи рыб». Куэй (Quay, 1972) приводит филогенетический ряд: головохордовые — круглоротые — хрящевые рыбы — костные рыбы — амфибии — рептилии — птицы — млекопитающие, сравнивая железистые структуры рецентных видов и не учитывая разветвленность филогенетического древа. Неудивительно, что при таком подходе эволюционные связи структур не выявляются, так как сравниваются не прямые потомки,

а сформированные конечные формы боковых ветвей родословного древа. А.Н. Северцов (1949) представляет следующий филогенетический ряд для низших позвоночных: бесчерепные, оболочники, круглоротые, акулловые рыбы, хрящевые ганоиды и костные рыбы — боковые ветви родословного древа низших позвоночных, а основной ствол идет по линии гипотетических вымерших форм — примитивные бесчерепные (покровный эпителий однослойный, голый, покрыт кутикулой) — протокраниаты (многослойный, с одноклеточными железами, слизистый, с кутикулой) — челюстноротые — первичночелюстноротые — хрящевые рыбы (многослойный, слизистый, с одноклеточными железами, с плакоидной чешуей и зубами) — хрящевые ганоиды — четвероногие (многослойный, слизистый, с чешуями, с одноклеточными железами, с плакоидными зубами). Далее, предположительно, прогрессивное развитие шло по нескольким ветвям: стегоцефалы — земноводные; котилозавры — зауропсиды — пресмыкающиеся; котилозавры — зауропсиды — птицы; котилозавры — терапсиды — млекопитающие (Татаринов, 1976). Если принять во внимание, что зауропсиды и терапсиды отличались, помимо строения скелетно-мышечной, кровеносной и выделительной систем, и строением кожного покрова, то становятся понятными различия в строении кожи, с одной стороны, птиц и пресмыкающихся, а с другой — млекопитающих. Терапсиды вели водный и полуводный образ жизни, имели мягкую эластичную, лишенную жесткого рогового покрытия и, видимо, обладающую железистыми структурами кожу. При переходе терапсид к наземному образу жизни, который сопровождался перестройкой всех систем органов, в том числе и появлением ороговевшей, охраняющей от потерь влаги кожей, их железистые структуры могли дать начало железам млекопитающих, которые опустились в дермальный слой и отделились от ороговевшего эпидермиса. Зауропсиды, напротив, были покрыты многослойным чешуйчатым ороговевающим эпидермисом без железистых образований и при переходе к наземному существованию вполне сохранили этот план строения кожного покрова. Однако несмотря на раннее расхождение зауропсид и терапсид, вероятно, их предки котилозавры уже обладали СЖ, что и объясняет присутствие СЖ у рецентных зауропсид, несмотря на почти полное ороговение их кожного покрова.

Таким образом, только при учете палеонтологических данных, служащих основой для проведения сравнительных эволюционных построений, можно предполагать с большей степенью достоверно-

сти пути эволюции разных систем органов, в том числе КЖ. Упрощенная схема сравнения рецентных крупных таксонов не может показывать или только приблизительно указывает на пути эволюции КЖ. Конечно, палеонтологические данные о строении мягких тканей крайне немногочисленны и гипотетичны, и в этом плане морфологические исследования рецентных таксонов могут даже подсказать палеонтологам детали строения мягких тканей (в частности, кожного покрова) некоторых рецентных форм. Например, наше исследование кожных жировых утолщений у такырной круглголовой (Соколов и др., 1997) позволяет предполагать, что описанные П.К. Чудиновым (1970) сходные образования у дейноцефалов представляли собой, видимо, не железистые образования, а кожные жировые скопления-бубоны или специализированные тактильные органы, снабженные сенсиллами и демпфирующей жировой тканью.

СЖ формировались в процессе адаптивной радиации (идиоадаптации) разных таксонов, и поэтому искать гомологичные органы в разных ветвях родословного древа хордовых, на уровне разных классов, представляется нам ошибочным. Здесь мы сможем найти лишь примеры конвергентного сходства и аналогий. В процессе адаптивной радиации каждого крупного или мелкого таксона внутри класса, гомологичные железы определяются проще.

Эпителиоциты дают начало специализированным glanduloцитам, степень разнообразия и форма агрегации которых значительно варьируют в разных классах. Их можно различать по расположению в слоях наружных покровов: у анамний ОЖ, как правило, лежат в покровном эпителии, а у амниот они вырастают в кориум; в обеих группах СЖ находятся в кориуме или под кожей. У анамний ОЖ обычно одноклеточные, располагаются поодиночке или железистыми полями; у амниот ОЖ многоклеточные, но сходной топологии. В отношении СЖ усложнение их строения при переходе от анамний к амниотам не выявляется. Уже у миксин слизевые органы — сложно устроенные комплексные образования, а в разных классах позвоночных СЖ оформлены в железистые поля (ядовитые СЖ рыб, гедонические СЖ) или более сложные комплексные органы (фотофоры рыб, клоакальные СЖ земноводных и пресмыкающихся, копчиковая СЖ птиц, многие СЖ млекопитающих).

Рассмотрим, например, гипотетические пути эволюции желез наружных покровов пресмыкающихся.

Недостаток данных о видовой специфике желез, гистохимической природе их секретов, а также о реакции животных на их запа-

хи, придает спекулятивный характер рассуждениям об эволюции и биологической значимости большинства из кожных желез пресмыкающихся. Вместе с тем, из нескольких попыток анализа проблемы (Gabe, Saint-Girons, 1965; Maderson, 1970, 1972, 1985, 2003; Quay, 1986) можно выделить рациональные суждения. Строение желез рептилий сильно варьирует, демонстрируя все промежуточные варианты между специализированными участками эпидермиса и анатомически обособленными органами, погруженными в глубь кориума, связанными с внешней средой не секретирующими выводными протоками. Примером первых служат лентикулярные эпидермальные утолщения, эпидермальные железистые складки, железистые чешуи. Примером вторых — феморальные, преанальные, клоакальные СЖ. В литературе представлено несколько схем постепенного усложнения строения СЖ пресмыкающихся (Gabe, Saint-Girons, 1965; Maderson, 1972; Kluge, 1983). Установлено, что все КЖ возникают в результате инвагинации эктодермы в кориум, при которых мезенхима формирует капсулу железы из соединительной ткани и мускулатуры. Предполагают, что железистые эпидермальные утолщения служат основой для развития генеративных СЖ, которые приобретают дольчатость и в дальнейшем в процессе филогенеза подкласса лепидозавров преобразуются в маргино-клоакальные и «сальные» железы гаттерий. Железистые складки эпидермиса служат исходным типом для развития, с одной стороны, преанальных СЖ, а с другой — маргино-клоакальных и анальных СЖ (Gabe, Saint-Girons, 1965). Предложенная схема опирается на конкретные данные о строении желез у разных видов. Например, отправная точка первой линии развития желез совпадает с эпидермальными железистыми складками у цинковых, слепых цинков и безногих ящериц. Вростание железистой ткани в глубь кориума завершается типом железы, описанной у колеоников. В дальнейшем развитие идет по пути дифференцировки железистого эпителия и приводит к типу преанальной СЖ у иберийских амфисбен. Типичные феморальные органы отличаются от этой железы только разделением железистой паренхимы на зоны. Преанальная СЖ лиалисов — конечная точка этой ветви эволюции КЖ пресмыкающихся. Она отличается от феморальных органов еще большей обособленностью железистых долей.

Другая ветвь — эпидермальные лентикулярные утолщения у слепозмеек. Их распространение на всю поверхность чешуи образует железистые чешуйки у гекконовых, к которым могут быть отнесены и мозолистые органы агам. В этих органах разделение глубоких

отделов на доли ведет к дольчатости всей железистой массы и, по-видимому, служит лишь для улучшения кровоснабжения железы, так как сосуды подходят к ней по дермальным сосочкам, проходящим между долями желез. Дальнейшее внедрение железистой ткани в глубь дермы, увеличение железистой массы и ее дольчатости привели, вероятно, к типу маргинально-клоакальных СЖ узкоротых змей. К этому типу приближается и тип «сальной железы» клоаки гаттерий, которая имеет крупные размеры и залегает под кожей. Маргино-клоакальные впячивания аллигаторовых ящериц и анальные СЖ змей (анальные мешки) также являются глубокими впячиваниями эпидермиса. Вся выстилка полости анального мешка змей активно участвует в секреторном процессе. Именно этим анальные мешки змей отличаются от других линий развития КЖ пресмыкающихся, для которых характерна ранняя дифференциация КЖ на секреторную и транспортную зоны, намечающаяся у колеониксов и ярко выраженная у иберийских амфисбен.

Однако предложенная схема (Gabe, Saint-Girons, 1965) не обсуждается с позиций филогении класса и отдельных таксонов, что приводит к противоречиям. Например, вершиной одной из ветвей эволюции кожных железистых структур у пресмыкающихся считаются «сальные железы» гаттерий — таксона, который в систематическом плане является лишь боковой древней и узкоспециализированной ветвью филогенетического древа пресмыкающихся. Кроме того, принятые за исходные типы железистых образований, предположительно давшие начало дальнейшей эволюции желез (железистые чешуи и лентиккулярные утолщения), не очень широко распространены у пресмыкающихся и в целом характерны для немногих узкоспециализированных таксонов.

Вероятно, развитие желез шло от железистых эпидермальных складок в двух направлениях (Maderson, Chiu, 1970). Одно из них привело к усложнению и разделению на доли глубоких отделов железы, где сосредоточивается вся секреторная активность железы. Результатом этого развития являются альвеолярные преанальные СЖ, секрет которых выделяется по несекретирующему выводному протоку. Другое направление ведет к образованию анальных пахучих СЖ змей, в которых секреторно активна вся железа, а несекретирующий выводной проток отсутствует. Неспециализированный эпидермис тела пресмыкающихся послужил исходным типом для образования генеративных СЖ, которые в дальнейшем сочетаются с преанальными СЖ, а затем исчезают, оставляя только преанальные СЖ.

Имеется и совершенно противоположная точка зрения, согласно которой исходной формой служат не железистые чешуи, а преанальные СЖ (Kluge, 1983). Она основывается на факте широкого распространения преанальных СЖ у ящериц, в то время как генеративные СЖ встречаются лишь у представителей отдельных таксонов, а также на постулате о гомологии всех эпидермальных желез тела ящериц (Maderson, 1970; Maderson, Chiu, 1970).

В целом, дискуссия о взаимосвязях различных типов КЖ пресмыкающихся далека от завершения, тем более если принимать во внимание не только анатомию, но и тонкое строение и гистохимию КЖ.

Фундаментальные гистологические признаки КЖ пресмыкающихся однородны и находятся в противоречии с их анатомическим разнообразием (Gabe, Saint-Girons, 1965; Соколов и др., 1994). Со статистической точки зрения структура большинства желез всегда сходна со структурой эпидермиса; с динамической точки зрения — секреция проходит обычно по голокриновому типу, хотя не исключен и апокриновый характер секреторной деятельности. Во всех железистых органах голокринового типа имеется герминативный слой, гомологичный таковому обычного эпидермиса, на чем и заканчивается сходство эпидермиса и голокриновых преанальных СЖ, но такие образования, как генеративные СЖ ящериц отличаются от обычного эпидермиса практически только наличием железистого вещества.

Общей для железистой паренхимы и эпидермиса чертой является отсутствие в них сосудов, как и у млекопитающих, у которых кровеносные капилляры не проникают в глубь эпидермиса, и питание клеточных слоев осуществляется путем диффузии. То же самое характерно и для КЖ пресмыкающихся и млекопитающих, в которых сосуды, как уже указывалось, проходят по соединительнотканным перегородкам, проникая между долями желез.

Как известно, эпителиоциты позвоночных имеют две основные потенциальные способности, связанные реципрокными отношениями, — ороговение и секреторную деятельность. Последняя в полной мере проявляется в копчиковой СЖ птиц и в сальных железах млекопитающих. У лепидозавров, напротив, железы обладают в большей степени ороговением, чем секреторной деятельностью — синтезом липидов. Примерами служат образования, лишь условно называемые «железами» — гемипенис, постанальные мешки гекконовых, постклоакальные образования слепозмеек и узкоротых змей (Gabe, Saint-Girons, 1965). Они представляют собой различные мо-

дификации процесса эпидермального ороговения. В некоторых случаях лишь истонченный роговой слой и интенсивность клеточной десквамации отличают эти структуры от обычного эпидермиса. В них обнаружены необычные для эпидермиса «светлые клетки», значение которых еще предстоит выяснить, и клетки, которые проходят стадию кератинизации, не уплощаясь, и, таким образом, формируют небольшие роговые образования (колючки, шипы, бородавки) на поверхности эпидермиса. Равнозначное развитие обеих функций и их синхронизация характерны для генеративных СЖ, в которых постоянные процессы кератинизации и линьки сочетаются с формированием и выделением железистого вещества. Среди эпидермальных желез наиболее похожи на настоящие голокриновые железы, в полном смысле этого термина, анальные мешки змей, наполненные обильным пастообразным сложным по составу секретом.

Трубчатые и альвеолярно-трубчатые апокриновые железы пресмыкающихся существуют независимо от ороговевшего эпидермиса, и их функционирование не связано с процессом ороговения. Как правило, они сконцентрированы вблизи слизистых оболочек (Гардерова, клоакальные и уродеальные СЖ) и выделяют белково-слизистый секрет не на поверхность, а в мешотчатые полости тела (клоака, конъюнктивный мешок). Хотя эти железы секретируют по апокриновому типу, они отличаются от апокриновых желез земноводных и млекопитающих. В коже туловища слепозмеек имеются альвеолярные структуры, напоминающие зернистые клетки эпидермиса некоторых земноводных, однако эти железы изучены недостаточно.

Взаимосвязи голокриновых СЖ пресмыкающихся, в частности лепидозавров, с таковыми у других амниот обсуждаются лишь некоторыми авторами. Сравниваются типичные феморальные (бедренные) СЖ ящериц с копчиковой СЖ птиц и сальными СЖ млекопитающих (Schaffer, 1940). Действительно, все эти СЖ многослойные, содержат многоядный эпителий, секретирующий по голокриновому типу, что отличает их от однослойных желез земноводных. Шаффер (Schaffer, 1940, с. 403) пишет: *«Мейбомиевы железы сумчатых секретируют по голокриновому типу, но значительно отличаются от подлинных сальных желез. Здесь отторгаются целые пласты ороговевших клеток, как в парапроктической железе сумчатых, что полностью совпадает с процессами, происходящими в бедренных органах Lacertilia»*. Строение подбородочных СЖ черепах напоминает таковое подбородочной СЖ кролика. Голокриновые СЖ

пресмыкающихся и млекопитающих сближает и сходство состава липидов (Montagna, Parakkal, 1974), а также сходная гормональная регуляция их секреторной деятельности (Gabe, Saint-Girons, 1967; Quay, 1972), повышение их активности у самцов в период размножения, использование запахов секретов во внутри- и межвидовой ольфакторной коммуникации.

Один из аргументов против эволюционной связи желез всех трех классов амниот приведен еще в 1898 г. (Gegenbaur, 1898 — цит. по: Gabe, Saint-Girons, 1965): сальные железы млекопитающих тесно связаны с волосяным фолликулом и, следовательно, являются новообразованием. Эта связь прослеживается в ходе всего онтогенеза и даже в том случае, когда сформированная сальная железа не прикрепляется больше к шкуре. Тем не менее, себоциты наружной периферической «сальной» части копчиковой СЖ очень похожи на сальные железы млекопитающих как по строению, так и по особенностях ферментативной системы, что, вероятно, носит конвергентный характер или служит органотипичным признаком сальных glanduloцитов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, эволюция КЖ в филогенезе хордовых шла сходными параллельными и конвергентными путями количественных и качественных морфологических преобразований на основе способности герминативного слоя (соматических стволовых клеток) покровного эпителия к пролиферации и дифференциации, под влиянием единства и антагонизма опорной и железистой функций покрова, при адаптивной радиации таксонов.

Можно выявить ряд закономерностей эволюции наружного покрова, сложившихся в процессе филогенеза хордовых: 1) постепенное утолщение и дифференциация покровного эпителия на специализированные клетки, слои и структуры; 2) сохранение у всех хордовых единообразия строения и полипотентности герминативного слоя эпидермиса, дающего начало всем другим, в том числе и железистым, структурам; 3) сходная дифференциация железистых структур во всех классах хордовых на ОЖ и СЖ; 4) постепенное усиление морфофизиологической координации между строением секреторного отдела желез и способом секреторной деятельности; 5) мультифункциональность кожного покрова и его железистого аппарата, различные функции которых находятся в динамическом равновесии, показывая примеры антагонизма, замещения или взаимного

дополнения; 6) функциональная аналогия желез наружных покровов хордовых путем их различных морфологических модификаций; 7) своеобразии строения и функций кожных покровов в связи с адаптацией к условиям обитания; 8) отсутствие эволюционной преемственности желез наружных покровов в разных классах хордовых. На сегодняшнем этапе можно утверждать, что эволюция ОЖ шла у предков рецентных таксонов по генеральной линии путем реализации гигантских потенциальных возможностей покровного эпителия, причем у млекопитающих, возможно, в форме ароморфоза, тогда как эволюция СЖ в разных таксонах шла на фоне их широкой адаптивной радиации, часто в форме параллелизмов.

Поскольку палеонтологический материал по наружным покровам большинства вымерших форм практически отсутствует, видимо следует согласиться с мнением, что для определения четкой эволюционной картины кожных секреторных структур хордовых, недостаточно гистологических и цитологических исследований, а необходимо привлечение специалистов в области молекулярной биологии, цитогенетики и кожной инженерии.

Рассмотрение проблемы возникновения и диверсификации КЖ в свете поддерживаемой нами «генеративной концепции» эволюционного возникновения разнообразных кератиновых придатков (чешуи, пера, волоса), позволяет предполагать, что и секреторирующие структуры наружного покрова возникли как экто-мезодермальные новообразования на узловых этапах филогенеза типа. Железы формировались в разных классах параллельно или конвергентно в связи с особенностями эпителиальной ткани, межклеточного взаимодействия, изменениями характера обмена веществ и молекулярно-генетической регуляции морфогенеза в целях обеспечения внутреннего гомеостаза. Надо подчеркнуть, что *«...генетические факторы сами по себе лишены однозначного морфогенетического смысла; они приобретают его лишь в контексте определенных структурно-устойчивых динамических схем морфогенеза»* (Белоусов, 1987, с. 221). Основой этих процессов послужила полипотентность соматических стволовых клеток покровного эпителия, сочетание в них способности к выполнению секреторной и опорной функций, а также к производству слизистых и белковых веществ. В процессе филогенеза именно этот дуализм герминативных клеток послужил залогом возникновения двух основных гистогенетических линий glanduloцитов — белковых и слизистых у первичноводных и анамний; затем возникли сальные и потовые железы, как новообразования при кера-

тинизации покровов у амниот. Этот процесс шел в единстве и противоборстве с процессом ороговения наружного покрова, достигшего наивысшего развития у амниот. Диверсификация структур в рамках одного морфотипа шла не путем их эволюции от простейшей к более сложной или наоборот. Она проходила благодаря возникновению новых генераций экто-мезодермальных структур на общей тканевой основе, разделенных гетерохрониями и регулируемых изменениями градиентов молекулярных сигнальных путей под воздействием факторов окружающей среды. Такой подход позволяет: 1) объяснить существование морфологически сложных СЖ у низших представителей типа хордовых; 2) понять отсутствие исторической преемственности основных гистогенетических линий ОЖ и СЖ в разных классах типа; 3) определить не вертикальный (от примитивных к продвинутым формам филогенетического древа), а горизонтальный вектор (в процессе адаптивной радиации таксона) диверсификации железистых структур; 4) рассматривать ОЖ и СЖ как отдельные генерации железистых структур, производимых соматическими стволовыми клетками эктодермы и мезенхимы, разделенных гетерохрониями, как в филогенезе, так и при индивидуальном развитии; 5) объединить ОЖ и СЖ с роговыми структурами покровов в единый комплекс, в котором существует динамичное равновесие между железистой и антагонистичной ей опорной функциями. Причем, в большей степени разделение этих двух процессов (ороговения и секреторной деятельности) происходило не только во временных рамках, но и пространственно. Именно, роговые структуры выдавались над поверхностью тела, что, помимо разнообразных преимуществ, способствовало удалению из организма излишков серы, а железистые структуры опускались в дермальный слой и подкожную клетчатку, и роговыми оставались лишь поверхностные отделы протоков желез. Впрочем, имелся и другой путь совмещения этих процессов, например, в себокератиноцитах птиц. Во всех этих случаях существует тесная взаимосвязь роговых и железистых структур, так как первые обеспечивают опору и защиту вторых, а секрет вторых служит пластификаторами для роговых структур.

Можно обсуждать феномен параллелизмов и дивергенции ОЖ и СЖ, основываясь на положении, что на тканевом уровне параллелизмы совмещаются с дивергентными процессами: параллелизм дивергентных изменений тканей (Татаринов, 1987). Согласно концепции параллельной эволюции тканей (Заварзин, 1941), у филогенетически не связанных организмов независимо возникают сходно дифферен-

цированные ткани — явление тканевых параллелизмов, основанное на процессах цитохимической дифференциации (Татаринов, 1987). Примеры таких параллелизмов общеизвестны, в том числе — роговой покровный эпителий характерен для амниот, но встречается, как мы упоминали выше, у круглоротых (роговые зубы, гранулярные включения в клетках), костистых рыб и амфибий. Во второй концепции (Хлопин, 1946, 1951) делается акцент на явлениях дивергенции, наблюдаемой при филогенетической дифференциации тканей, имеющих различное происхождение в онтогенезе. В исторической диверсификации железистой эпителиальной ткани и ОЖ и СЖ как ее производных, безусловно, присутствовали оба эти процесса.

Сходство функциональных задач железистых органов в филогенетически различных таксонах предполагает сходство морфофункциональных путей их решения, поэтому закономерности строения желез универсальны. Выявление параллелизма в эволюции именно эктосоматических органов, таких как наружные покровы, и их «активного», эволюционно пластичного железистого компонента, будет способствовать пониманию общих направлений филогенеза различных крупных таксонов (например, насекомых и наземных позвоночных, водных членистоногих и первичноводных хордовых; высших наземных членистоногих и пресмыкающихся, и т.д.). Как указывает М.С. Гиляров (1985, с. 73), рассматривая вопросы параллелизма в эволюции насекомых и высших позвоночных: «... *филогенетическое развитие направляется общими принципами функционирования организма, общими потенциями его плазмы, клеток и тканей, а также условиями среды, к существованию в которых приспособляется данная группа*», «... *анализ параллелизмов, примеров решения физиологических задач сходными путями на базе негомологичных структур при переходе к новой среде позволяет глубже понять общие направления и закономерности эволюции*».

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ (грант НШ — 2210.2008.4).

Список литературы

- Белоусов Л.В. 1987. Биологический морфогенез М.: Изд-во Моск. ун-та. 239 с.
- Заварзин А.А. 1934. Об эволюционной динамике тканей // Арх. биол. наук. Сер. А. Т. 36. Вып. 1. С. 3–64.

- Заварзин А.А. 1941. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы. М.-Л.: Медгиз. 387 с.
- Гиляров М.С. 1985. Параллельные направления эволюции насекомых и высших позвоночных // Морфологические исследования животных. М.: Наука. С. 61–78.
- Голдовский А.М. 1972. О закономерностях биохимических изменений организмов при их морфологическом усложнении в ходе эволюции // Закономерности прогрессивной эволюции. Л.: Ин-т истории естествознания и техники. С. 83–95.
- Ивлев Ю.Ф., Чернова О.Ф. 2005. Теплозащитные свойства волосяного покрова североамериканского дикобраза *Erethizon dorsatum*: влияние иглоподобных образований на теплопередачу // ДАН. Т. 403. № 5. С. 706–709.
- Марфенин Н.Н. 1999. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биологии. Т. 60. № 1. С. 6–17.
- Матвеев Б.С. 1932. Об эволюции кожных покровов позвоночных путем эмбриональных изменений // Зоол. журн. Т. 11. Вып. 2. С. 39–54.
- Матвеев Б.С. 1945. О соотношении между скелетообразующей и железистой функциями кожи рыб в онтогенезе и филогенезе // ДАН СССР. Т. 49. № 7. С. 549–552.
- Матвеев Б.С. 1949. О происхождении чешуйчатого покрова и волос у млекопитающих // Зоол. журн. 1949. Т. 28. Вып. 1. С. 59–70.
- Нотов А.А. 1999. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биологии. Т. 60. № 1. С. 60–79.
- Румянцев А.В. 1958. Опыт исследования эволюции хрящевой и костной ткани. М.: Изд-во АН СССР. 376 с.
- Савостьянов Г.А. 2005. Основы структурной гистологии. СПб.: Наука. 375 с.
- Северцов А.Н. 1949. Морфологические закономерности эволюции. Собр. соч. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 536 с.
- Соколов В.Е. 1973. Кожный покров млекопитающих. М.: Наука. 487 с.
- Соколов В.Е., Даревский И.С., Котова Е.Л., Чернова О.Ф. 1997. Специализированные кожные органы такырной круглголовой *Phrynocephalus helioscopus* (Reptilia, Squamata, Agamidae) // Зоол. журн. Т. 76. № 4. С. 466–472.
- Соколов В.Е., Котова Е.Л., Чернова О.Ф. 1994. Кожные железы рептилий. Обзор исследований. М.: Наука, 91 с.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф. 1994а. Кожные железы первичноводных хордовых. Обзор исследований. М.: Наука. 135 с.

- Соколов В.Е., Чернова О.Ф. 1994б. Кожные железы птиц: морфология, функционирование // Структура, рост и некоторые аспекты гормональной регуляции развития специфических желез. М.: Наука. С. 76–111.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф., 2001. Кожные железы млекопитающих. М.: ГЕОС. 648 с.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф., Саломатина Н.И. 1988. Химическая коммуникация амфибий // Итоги науки и техники». Сер. Зоол. позвон. Этолог. и эколог. аспекты химич. коммуникации наземных позвоночных. М.: ВИНТИ. С. 5–91.
- Татаринов Л.П. 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 252 с.
- Татаринов Л.П. 1987. Очерки по теории эволюции. М.: Наука. 254 с.
- Терских В.В., Васильев А.В., Воротеляк Е.Я. 2003. Структурно-функциональные единицы эпидермиса // Изв. РАН. Сер. биол. № 6. С. 645–649.
- Терских В.В., Васильев А.В., Воротеляк Е.Я. 2007. Ниши стволовых клеток // Изв. РАН. Сер. биол. № 3. С. 261–272.
- Хлопин Н.Г. 1946. Общебиологические и экспериментальные основы гистологии. Л.: Изд-во АН СССР. 492 с.
- Хлопин Н.Г. 1951. Об ошибках в разработке эволюционной гистологии и путях ее дальнейшего развития // Успехи соврем. биологии. Т. 51. № 1. С. 144–150.
- Хрущов Г.К., Бродский В.Я. 1961. Орган и клетка (некоторые проблемы цитологии и гистологии) // Там же. Т. 52. № 2. С. 181–207.
- Черданцев В.Г. 2003. Морфогенез и эволюция. М.: Тов-во научн. изд. КМК. 360 с.
- Чернова О.Ф. 1996. Железы наружных покровов в эволюции Chordata (Морфо-функциональный анализ) / Дис. ... докт. биол. наук. М.: Ин-т эволюц. морфол. и экол. животных им. А.Н. Северцова РАН. 2523 с.
- Чернова О.Ф. 2008. Проблема возникновения кожных дериватов в эволюции амниот. Кожные придатки — чешуя, перо, волос // Журн. общ. биологии. № 2. С. 130–151.
- Чудинов П.К. О кожном покрове терапсид // Мат-лы по эволюции наземных позвоночных. М.: Наука, 1970. С. 45–50.
- Шабаш С.А., Чернова О.Ф. 2006. Гепатоидные железы млекопитающих. М.: Т-во науч. изд. КМК. 217 с.
- Шмальгаузен И.И. 1964. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М.: Наука. 143 с.
- Шмальгаузен И.И. 1969. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука. 494 с.

- Bereiter-Hahn J. (ed.) 1986. *Biology of integument. B. etc.*: Springer. Vol. 1, 2.
- Blanpain C., Horsley V., Fuchs E. 2007. Epithelial stem cells: Turning over new leaves // *Cell*. Vol. 128. № 3. P. 445–458.
- Chuong Ch.-M., Nickoloff B.J., Elias P.M., et al. 2002. What is the «true» function of skin? // *Exp. Dermatol.* Vol. 11. P. 159–187.
- Cunha G.R. 2005. Tissue interaction between epithelium and mesenchyme of urogenital and integumental origin // *Anat. Rec.* Vol. 172. № 3. P. 529-541
- Gabe M., Saint-Girons H. 1965. Contribution a la morphologie comparée du cloaque et des glandes épidermoïdes de la région cloacale chez les Lépidosauriens // *Mem. Mus. Nat. Hist. Paris. Ser. A. Zool. T.* 33. P. 15–292.
- Gabe M., Saint-Girons H. 1967. Données histologiques sur le tegument et les glandes épidermoïdes céphaliques des Lépidosauriens // *Acta Anat.* Vol. 67. № 4. P. 571–594.
- Jacob J., Ziswiler V. 1982. The uropygial gland // *Avian biology*. Vol. 6. / Eds D.S. Farner, J.R. King, K.C. Parkes. N.Y.-L.: Acad. Press. P. 199–314.
- Kluge A.G. 1983. Epidermal gland evolution in gekkonid lizards // *J. Herpetol.* Vol. 17. № 1. P. 89–90.
- Lucas A.M., Stettenheim P.R. 1972. *Avian anatomy. Integument* // *Agric. Handbook*. Forest Serv. U.S. Parts 1, 2. Washington (DC): US Dept. Agricult. № 362. 626 p.
- Maderson P.F.A. 1970. Lizard glands and lizard hands: Models for evolutionary study // *Forma et Functio*. Vol. 3. P. 179–204.
- Maderson P.F.A. 1972. When? Why? And how? Some speculations on the evolution of the vertebrate integument // *Amer. Zool.* Vol. 12. № 1. P. 159–171.
- Maderson P.F.A. 1985. Some developmental problems of the reptilian integument // *Biol. Reptilia*. Vol. 14. P. 523–598.
- Maderson P.F.A. 2003. Mammalian skin evolution: A reevaluation // *Exp. Dermatol.* V.12. P. 233–236.
- Maderson P.F.A., Chiu K.W. 1970. Epidermal glands in gekkonid lizards: Phylogeny and evolution // *Herpetologica*. Vol. 26. № 2. P. 233–238.
- Montagna W., Parakkal P.F. 1974. *The structure and function of skin*. N.Y.; L.: Acad. Press. 433 p.
- Oshima H., Rochat A., Kedzia C., et al. 2001. Morphogenesis and renewal of hair follicles from adult multipotent stem cells // *Cell*. Vol. 104. P. 233–245.

- Oster G., Albrech P. 1982. Evolution and bifurcation of developmental programs // *Evolution*. Vol. 36. P. 444–459.
- Quay W. 1972. Integument and the environment: Glandular composition, function, and evolution // *Amer. Zool.* Vol. 12. № 1. P. 95–108.
- Quay W. 1986. The skin of reptiles. Chapter 10. Glands // *Biol. Integ. II. Vertebrates* / Eds J. Bereiter-Hahn, A.G. Matolsky, K.S. Richards. Heidelberg, N.Y., Tokyo: Springer Verlag, 1986. P. 188–193.
- Robinson G.W. 2004. Identification of signaling pathways in early mammary gland development by mouse genetics // *Breast Cancer Res.* Vol. 6. № 3. P. 105–108.
- Schaffer J. 1940. Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere mit besonderer Berücksichtigung ihres histologischen Aufbaues und Bemerkungen über die Proktodäaldrüsen. Berlin und Vienna: Urban & Schwarzenberg. 464 s.
- Sokolov V.E., Chernova O.F., Fekadu Kassaye, 1994. The skin of some Ethiopian Ungulates. Moscow: Inst. Evol. Anim. Morph. Ecol. 147 p.
- Stettenheim L. 2000. The integumentary morphology of modern birds — an overview // *Amer. Zool.* Vol. 40. P. 461–477.
- Widelitz R.B., Veltmaat J.M., Mayer J.A., Foley J., Chuong Ch.-M. 2007. Mammary glands and feathers: Comparing two skin appendages which help define novel classes during vertebrate evolution // *Semin. Cell. Dev. Biol.* 2007. doi: 10.1016/j.semcdb.2007.02.005.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Сравнительная характеристика покровного эпителия и желез хордовых

Ланцетниковые (Branchiostomidae)

Покровный эпителий. Первичноводного типа. Однослойный однорядный из однотипных неороговеающих glandулоцитов, покрыт кутикулой. Основные зоны: кутикула, зона апикальных отделов glandулоцитов, базальная зона, область соединения эпителия с кориумом. Незначительно специализирован в переднем отделе тела и у личинок.

Обычные железы. Эпителиоциты, выделяют слизь, мерокриновый тип секреции.

Специфические железы. Цементные у личинок.

Оболочники (Tunicata)

Покровный эпителий. Первичноводного типа. Однослойный однорядный из однотипных или неоднотипных неороговевающих glanduloцитов, которые производят тунику — наружный скелет тела из прозрачного кожистого, желатиноподобного, хрящевидного или совсем жидкого вещества. Туника покрыта кутикулой, содержит клеточные элементы, в том числе мезенхимного происхождения, сосуды, пигментные гранулы, фибриллы. Зоны эпителия: кутикула, туника с различной зональностью и гетерогенностью клеточных элементов и фибриллярного материала.

Обычные железы. Эпителиоциты, выделяют комплекс из склеоропротеинов и нейтральных полисахаридов (туницин), близкий по составу к целлюлозе растительных клеток. Они не однородны по способности к секреторной деятельности. Апокриновый, мерокриновый типы секреции и экзоцитоз.

Специфические железы. Цементные, ампулярные, фотофоры, глоточные, «рудиментарный домик» (основной производитель новой туники), клоакальные, люминесцентные.

Круглоротые (Cyclostomata)

Покровный эпителий. Первичноводного типа. Многослойный, многорядный (до 20 рядов), из клеток разных типов, покрыт кутикулой. Слои: кутикула, наружный, средний, базальный. У миксин: *stratum plasmaticum*, *str. mucosus*, продуцирует многокомпонентный секрет из клейких протеинов, мукопротеинов и полисахаридов.

Обычные железы. Эпителиальные клетки: слизистые, белковые, содержащие жгуты клетки. У миксин: слизистые, белковые — клубковые и зернистые; многоворсинковые.

Специфические железы. У миног: слизевые органы; у австралийской миксины — железы усиков присасывающейся ротовой воронки.

Рыбы (Pisces)

Покровный эпителий. Первичноводного типа, многослойный многорядный неороговевающий (за редким исключением), покрыт кутикулой, связан с чешуйным покровом, неравномерно утолщен по телу. Слои: кутикула, собственно эпидермис (базальный, средний, поверхностный), базальная мембрана.

Обычные железы. Эпителиоциты (мальпигиевы, филаменто-содержащие, полигональные, многоугольные, основные, простые, опорные); одноклеточные железы-гландулоциты: бокаловидные

слизистые, бокаловидные белковые; колбовидные (булавовидные); мешковидные, ионоциты; железы особого строения.

Специфические железы. Цементные, вылупливания, выростов анального плавника, каудальные, перианальная, оперкулярная, спинные железистые подушки, кожные неороговевающие «волоски», головные кожные железистые карманы, электрические, специальная слизистая кожа головы, основания класпера, ядовитые железы: дискретные, железистые поля шипов, ядовитый аппарат шипов, аксиллярные; светящиеся железистые органы: небактериальные, бактериальные.

Амфибии (Amphibia)

Покровный эпителий. Ихтиоидного типа с небольшим числом слоев. Многослойный многоядный частично ороговевающий, у личинок покрыт кутикулой.

Обычные железы. В основном моноптихиальные (железы с одним пластом glanduloцитов). Многоклеточные слизистые, зернистые синцитиальные, многоядерные белковые, ядовитые, комковидные, мозолистые, мелкие, реснитчатые, баллонные, железы смешанного (белково-слизистые) типа.

Специфические железы. Цементные, вылупливания, балансиров, специальные железы головастика, грудинные, гедонические: ментальная, носогубные, хвостовые, шейные, трубчатый вырост на основании хвоста; партоидная, паракнемидная, паховая, боковая, железы «брачных» пальцевых подушек и межпальцевых перепонки, продуцирующие липопротеины, участвующие в образовании коконов, клоакальные, тибальная, дермальных складок.

Рептилии (Reptilia)

Покровный эпителий. Наземного типа. Многослойный многоядный ороговевающий, слоистый, чешуйчатый. Слои: надкожица, бета-слой, мезослой, альфа-слой, лакунарный, светлый, герминативный.

Обычные железы. Гландулоциты мезослоя эпидермиса производят липидные вещества.

Специфические железы. В основном полиптихиальные голокриновые. Гардерова, головные, железистые поля на голове, подбородочные, нуходорсальные, подмышечные, паховые, дорсальные, параклоакальные, железистые складки, генеративные: орнаментные чешуи, «выделяющиеся чешуи», бета-железы, каллозные, мозоли-

стые; преанальные, брюшные, спинные, клоакальные, урдеальные, плантарные, пальмарные, хвостовые, основания хвостовой колочки, «пахучие железы», анальные мешки, маргино-клоакальные, преанальные поры.

Птицы (Aves)

Покровный эпителий. Наземного типа. Многослойный многорядный ороговевающий, иногда чешуйчатый, образует перьевые фолликулы (совместно с дермой). Слои: *str. germinativum* (*str. basale* + *str. intermedium*), *str. transitivum*, *str. corneum*.

Обычные железы. Эпителиальные клетки (себокератиноциты) в некоторых участках аптерий обладают секреторной способностью, производят липиды.

Специфические железы. В основном полиптихиальные железы. Гардерова, секретирующий эпидермис, копчиковая, аптерий, век, аурикулярные, клоакальные, анальные, перья-пудретки, ядовитые перья.

Млекопитающие (Mammalia)

Покровный эпителий. Наземного типа. Многослойный многорядный ороговевающий, иногда чешуйчатый, образует волосяные фолликулы (совместно с дермой). Слои: *str. germinativum*, *str. spinosum*, *str. granulosum*, *str. lucidum*, *str. corneum*.

Обычные железы. Моно- и полиптихиальные железы. Многоклеточные сальные и потовые (апокриновые, эккриновые). Связаны с волосяными фолликулами (сальные, апокриновые), иногда свободные (без связи с волосяным фолликулом — эккриновые, сальные). Тип секреции: голокриновый, апокриновый, мерокриновый, экзоцитоз.

Специфические железы. Гардерова, Мейбомиевы, предглазничные, подглазничные, щечные, аурикулярные, заушные, лобная, головная, углов рта, циркуморальные, губные, подбородочные, горловая, затылочная, спинные, крестцовые, боковые, грудинные, млечные, брюшные, анальные, циркуманальные, проктодеальные, кожной зоны анального канала, анальные мешки, перинеальные, перианальные, плечевые, локтевые, волярные, плантарные, межпальцевые, крыловой перепонки, круральная, голенная, метатарзальная, тарзальная, карпальная, метакарпальная, подхвостовые, надхвостовые, циркумкаудальные, хвостовой перепонки.

**МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ:
ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ И
ОСНОВНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ**

И. Я. Павлинов

Зоологический музей МГУ

e-mail: igor_pavlinov@zmmu.msu.ru

**Morphological disparity: general conceptions
and basic characteristics**

Igor Ya. Pavlinov

Zoological Museum of Moscow University

Under consideration are conceptual and methodological foundations of recent conceptions of morphological disparity. The latter is considered as an aspect of biological diversity being a fundamental property of the evolving structured biota. It contains a totality of forms of group variation (*disparity forms*); from this standpoint, the species diversity (or disparity) has no any “priority” over other disparity forms. The latter’s properties are key indicators of causes structuring the biota, which points at the principal aim of studying morphological disparity.

It is stressed that, for the measurable traits, the organismal growth is the one of the main factors effecting on the relations among disparity forms. Thus, a kind of null-model can be formulated, according to which there a kind of succession of these forms exists allowing to identify “primary” and “secondary” ones. Age variation is a primary form relative to sex or geographic variations; the latter is a primary form relative to the inter-species differences (according the neo-Darwinism). Any significant deviation from the relations among disparity forms presumed by the above model indicates strong effect of other causes irreducible to any “primary” factors (such as age or geographic variation).

The following principal formalisms characterizing morphological disparity are considered:

— *morphospace*, which components are subspaces corresponding to individual variation in elementary groups and to group variation. The latter constitute respective composite subspaces to be taken into consideration when some properties of morphospace are characterized. Correspondingly, differences among elementary groups constitute separate subspaces corresponding to the disparity forms;

— *morphospace dimensionality* defined as a number of variables sufficient for adequate description of the morphospace properties (such as its volume).

— *morphospace volume* defined as a sum of pairwise differences among organisms studied (distances among the points in the morphospace). *Total*, *relative*, and *specific* estimates of the volume are considered. For a composite subspace, its specific volume estimate is defined to include the number of elementary subspecies it contains;

— *morphospace structure* defined as interrelation among its components (disparity forms), of which morphospace occupation, subspaces overlapping, hierarchy, and portion (relative volume) are most important.

The principal characteristics of both morphospace and its subspaces can be classified as *scalar* (dimensionality, volume, portion) and *vector*; the latter is defined as a subspace prevalent directionality relative to the morphospace axes.

Q- и *R*-*aspects* of the morphospace are recognized: the former corresponds to consideration of the disparity forms respective to the morphospace axes defined by the original traits; the latter corresponds to consideration of the original traits respective to the morphospace axes defined by the disparity forms. It is stressed that, for the *R*-aspect of morphospace consideration to be productive, the original traits are to be considered individually and not as constituting a kind of “statistical ensemble”.

Some problems concerning relations among different morphospace parameters and their estimates are briefly considered. Methods of formulation and testing of null-hypotheses for those parameters are briefly reviewed, as well. It is shown that bootstrap procedure provides biased estimate of confidence interval for the morphospace volume due to some formal properties of the methods and not because of intrinsic properties of the morphospace.

The morphospace is basically non-Euclidian due to non-linearity of its vector characteristics and intercorrelation of the original traits defining its axes. This provides a most fundamental problem of the morphospace exploration, as

the existing numerical approaches, such as dispersion and distance-based analyses, are “Euclidian” in all respects.

It is stressed that problematics of morphological diversity is worthy of being considered as a theoretocal core of a particular research programm.

В современной биологии концептуальную основу одной из ключевых парадигм, не так давно сложившейся, составляют представления о разнообразии организмов как фундаментальном свойстве живого. Оно имманентно развивающейся биоте и составляет самостоятельную предметную область биологических исследований, со своей проблематикой, задачами, отчасти методами. Предложено выделить особую дисциплину, изучающее собственные свойства этого разнообразия — диатропику (Чайковский, 1990). Эти представления составляют своего рода альтернативу доминировавшей до недавнего времени классической физикалистской парадигме, которая стремится уложить феноменальное разнообразие Природы в унылую прямолинейность единого закона, воплощённого в «окончательной теории» (так её назвал Нобелевский лауреат Вайнберг, 2004).

Ныне доминирующая концепция биологического разнообразия изначально была ориентирована на таксономический его аспект, конкретнее — на видовое разнообразие (Norton, 1986). Однако её новейшее развитие закономерно привело к представлению о том, что названный аспект, особенно в его сверх-редукционном «генофилетическом» понимании, далеко не исчерпывает данный природный феномен. Учёные, исследующие биологическое разнообразие, вдруг «вспомнили», что таксоны не существуют без характеризующих их признаков — без той морфологической специфики, которая формируется вместе с формированием этих таксонов и составляет существенную часть разнообразия организмов. На этой основе стало складываться представление о многообразии морфологических форм — т.е. о *морфологическом разнообразии* — как одном из ключевых аспектов разнообразия организмов, заслуживающим самостоятельного внимания и изучения (Gould, 1989). Данное обстоятельство в англоязычной литературе было зафиксировано терминологически: за таксономическим аспектом разнообразия был закреплён термин *diversity* (разнообразие собственно), за морфологическим — *disparity* (разнородность) (Erwin, 2007).

По правде сказать, в своём исходном понимании морфологическое разнообразие оставалось всё-таки «привязанным» к таксонам

(Foote, 1996; Roy, Foote, 1997). В результате вне сферы интересов биологов, имеющих дело с этим природным феноменом, остались многие другие проявления биологического разнообразия, также «данные» исследователям как морфологические различия между организмами. Таковы формы внутривидовой дифференциации (половая, возрастная и др.), разнообразие жизненных форм.

Между тем, если иметь в виду структуру биоты в целом, то названные (и прочие) проявления разнообразия организмов (формы групповой изменчивости) ничуть не менее значимы, чем видовые различия. Соответственно, их изучение во всей полноте — одна из ключевых задач в познании биологического разнообразия. Возможно, первым ответом на этот запрос стала одно время популярная популяционная морфология (Шварц, 1963; Яблоков, 1966). Но этот ответ оказался несколько преждевременным, да и далеко не полным (во многом из-за ограничения популяционным уровнем), если судить по тому, что современных обобщающих исследований в этом направлении — считаное число (Фалеев и др., 2003; Васильев, 2005).

Коль скоро выше было отмечено противопоставление таксономического и морфологического разнообразия, следует подчеркнуть, что оно не имеет отношения к принятому в одной из современных версий типологии таксономическому и мерономическому аспектам рассмотрения типологического универсума (соответствует морфопространству в его общем понимании, см. далее по тексту) (Мейен, 1977). Как мне представляется, морфологическое разнообразие, трактуемое как *различия между группами организмов*, в терминологии С.В. Мейена соответствует таксономическому, а не мерономическому аспекту. Примером изучения последнего может служить анализ рефренов (Воробьева, Мейен, 1978), не имеющих отношения к морфологическому разнообразию в принятом здесь его понимании. Это, несомненно, обедняет данное понятие, которое в дальнейшем, возможно, потребует более широкого толкования.

В настоящей статье в самом сжатом виде предпринята попытка введения в новейшую проблематику исследований в области морфологического разнообразия, как она представляется автору этих строк. Будут рассмотрены: базовая теоретическая модель, в контексте которой возможна разработка самой этой концепции; биологическое содержание исследований в этой области; ключевые формализмы, с помощью которых описывается этот аспект биологического разнообразия; некоторые методологические проблемы данной исследовательской программы. При этом основное внимание будет уделено

проявлениям изменчивости размерных морфометрических признаков; однако по крайней мере некоторые общие понятия справедливы в отношении и прочих категорий признаков.

Базовая модель

Разнообразие организмов можно понимать и определять по-разному. Способы определения зависят от двух взаимосвязанных причин общего порядка, одни из которых относятся к области онтологии (*что* есть исследуемое разнообразие), другие — к области эпистемологии (*как* изучать это разнообразие). В трактовке соотношения между ними существует широчайший диапазон мнений, из которых здесь заслуживают краткого рассмотрения два, в известном смысле противоположные.

В одном случае, который можно обозначить как инструментализм (наиболее продвинутая стадия эмпирицизма), принципы исследования (эпистемология) предшествуют определению самого объекта исследования (онтологии). Это предшествование обеспечивается утверждением, что включать в познавательную ситуацию в качестве объекта исследования можно лишь то, что исследуемо доступными средствами. Доведённая до логического завершения, такая позиция означает, что изучать можно лишь то, что доступно прямому наблюдению и измерению. Соответственно, понимание природы «подгоняется» под средства её изучения, доступные на данном этапе развития науки. Биологическое разнообразие с этой точки зрения представимо и изучаемо как совокупность различий между конкретно наблюдаемыми и описываемыми организмами.

Подобный эмпирицизм, запрещающий обращаться к «умопостигаемым сущностям», с одной стороны, подкупает своей простотой и «арифметической» решаемостью всех задач, стоящих перед дисциплинами, которые имеют дело с биологическим разнообразием (Sarkar, Margules, 2001). С другой стороны, такой подход означает ни что иное как онтологический редуцкционизм, избыток коего доводит до абсурда. Действительно, эмпирическое видение биоты как «суммы организмов» не подобно ли пониманию организма как «суммы клеток»? Воистину, за деревьями не видят леса... Неэффективность подобной онтологии показана всей новейшей историей развития науки (Ильин, 2003).

Иная позиция признаёт, что онтологические предпосылки любой естественно-научной дисциплины в определённом смысле (и с определёнными оговорками, см. далее) первичны относительно

эпистемологических и поэтому первые не столь строго ограничены вторыми. В конечном итоге это означает признание необходимости введения некой метафизической составляющей в онтологию той познавательной ситуации, в которой в качестве предметной области фигурирует биологическое разнообразие. И уже из этой онтологии, из понимания того, что такое по своей сути биологическое разнообразие, выводятся общие принципы его исследования.

Впрочем, абсолютизация второй из обозначенных позиций столь же ущербна, как и первой. Очевидно, для того, чтобы знание о биологическом разнообразии было научным, оно должно отвечать хотя бы некоторым критериям научности, среди которых один из ключевых — воспроизводимость (повторяемость) процедуры получения этого знания (Ильин, 2003). Чтобы соответствовать данному критерию, должны применяться некие повторяемые алгоритмы, реализованные в качестве более или менее формализованных методов. Так что «технические» ограничения неустранимо присутствуют в любом исследовании биологического разнообразия — онтология неизбежно в той или иной мере (главное, чтобы не избыточно) «адаптируется» к эпистемологии.

* * *

Онтология онтологии — рознь: здесь также существует некоторый диапазон концепций, которые существенно различаются трактовкой природы биологического разнообразия. Чтобы понять соотношение между ними, рассмотрим простейший «скелет» той познавательной ситуации, в которой проводятся исследования этого направления.

Эмпирической данностью в этой ситуации является некоторая совокупность более или менее сложно устроенных организмов, между которыми существуют некоторые (более или менее сложные) отношения сходства, родства и т.п. Результатом теоретического осмысления этой данности являются представления о многоуровневой иерархической организации живого, к высшему уровню которой относится биота, к низшему — субклеточные структуры. Каждый из этих уровней фигурирует в качестве некоего «фокуса», вокруг которого формируются биологические дисциплины со своими исследовательскими программами. В контексте каждой из них именно данный уровень считается как минимум приоритетным, как максимум — основным в организации живого и в понимании его сущности.

На одном краю этой иерархии фигурирует «геоцентрическая» концепция «эгоистического гена» (Докинз): в ней вся биота — суть

«надстройка» над генами, а биологическое разнообразие сводится к различиям между индивидуальными генами. К одному из более высоких уровней относится классическая организмоцентрическая концепция, ключевым элементом живого считающая организм «как целое в индивидуальном и историческом развитии» (Шмальгаузен; большая часть типологических воззрений). Соответственно, эту позицию можно считать теоретическим обоснованием вышеназванной эмпирической трактовки биологического разнообразия как разнообразия именно организмов. Неодарвинистическая эволюционная доктрина концентрирует внимание на популяционно-видовом уровне, её можно назвать «видоцентрической»: этому соответствует доминирующее ныне понимание биологического разнообразия как разнообразия видов. Наконец, к высшему уровню следует отнести концепцию Вернадского, согласно которому биота и есть «живое», а все нижележащие уровни — это формы существования, формы организации (структурированности) биоты. С этой точки зрения биологическое разнообразие есть ни что иное как одно из проявлений этой структурированности. Т.е. речь идёт не о разнообразии видов или организмов, а о *разнообразии биоты*: хотя семиотика этой «формулы» наверняка сомнительна, её семантика вполне очевидна.

Для развития онтологии биологического разнообразия как некоего свойства биоты принципиальное значение имеет ссылка на ту её модель, которую развивает синергетика: а именно, на трактовку биоты как сложно организованной развивающейся неравновесной системы (Баранцев, 2003). Здесь едва ли место для подробного рассмотрения этой модели; важно лишь подчеркнуть, что смысл её применительно к концепции биоразнообразия можно выразить служащим тезисами. Структура биоты не случайна относительно процессов её развития и функционирования, а возникает как их следствие. Разнообразие организмов есть одно из проявлений этой структуры. Соответственно, между развитием биоты, её структурой и проявлениями её разнообразия имеется причинная связь (Pavlinov, 2007).

* * *

Такое понимание соотношения между биологическим разнообразием и структурой эволюирующей биоты имеет ряд следствий, важных для того пула биологических дисциплин, для которых оно служит особой предметной областью.

Прежде всего, стоит ещё раз подчеркнуть, что названное разнообразие представляет собой одно из свойств биоты как сложно ор-

ганизованного и структурированного целого. Соответственно, оно должно исследоваться не как «сумма различий» между отдельными элементами биоты, как бы они ни трактовались (организмы, популяции и т.п.), а как некое структурированное целое.

Здесь более чем уместно отметить, что биологическое разнообразие как таковое не существует «само по себе». Оно представляет собой некий макропараметр структуры биоты, базовыми элементами которой являются определённые группы организмов, занимающие определённое место в названной структуре. Группы различаются своими свойствами, что и регистрируется как разнообразие, именуемое биологическим в силу того, что эти группы — биологические по своим функциям и свойствам. Важно, что такое видение биологического разнообразия имеет ключевое значение для понимания того, каковы его собственные базовые свойства — такие, например, как его структура. Как следует из предыдущего, последняя представляет собой некое отражение структуры биоты, между ними существует определённое соответствие (вопрос о том, является ли оно взаимно однозначным или нестрогим, здесь пока не рассматривается).

В контексте развиваемых здесь представлений, которые можно назвать *структуралистскими*, разные формы изменчивости как компоненты биологического разнообразия (об этом см. далее) считаются в известном смысле эквивалентными друг другу. Данное обстоятельство следует особо обозначить в связи с тем, что уже упоминавшаяся неodarвинистическая эволюционная концепция, хоть и морально устаревшая, но по-прежнему составляющая основу представлений о биологическом разнообразии, ключевым элементом последнего обязывает считать вид (Norton, 1986; Sarkar, 2002). Между тем с «точки зрения» (если таковую попытаться себе представить) именно структуры биоты нет принципиальной разницы, скажем, между двумя видами или двумя жизненными формами или двумя стадиями онтогенеза насекомого с полным превращением. Все такого рода группировки, занимающие разные места в структуре биоты (в конкретных природных сообществах), в контексте этой структуры эквивалентны друг другу, в некотором смысле «одно и то же». Соответственно, таким же «одним и тем же» мы вправе считать различия между ними, фиксируемые в качестве разных форм изменчивости. Все они соответствуют эквивалентным (равнозначным) аспектам рассмотрения структуры биологического разнообразия, в которых проявляется структура самой биоты.

С этой точки зрения сложившиеся представления о некоей «выделенности» таксономического (более узко, видового) разнообразия не имеют серьёзного обоснования. С одной стороны, они обусловлены историческими причинами (см. следующий раздел), с другой — неodarвинистической доктриной, которая придаёт особое значение разнообразию видов на том основании, что последние участвуют в эволюционном процессе, а скажем, половые или возрастные группы — нет. Последнее обстоятельство делает вполне очевидным, что такого рода «ранжирование» форм разнообразия в конечном итоге зависят от всё той же онтологии — от понимания природы биологического разнообразия как такового. Из этого явствует, что придание особого статуса той или иной форме групповой изменчивости осмысленно лишь в контексте некоторой содержательной теории; очевидно, таких теорий может быть много. Поэтому, рассматривая разнообразие организмов как совокупность самых разных его форм (проявлений), возникающих в результате процесса структуризации биоты, мы можем считать разнообразие таксонов (видов) лишь одной из таких форм, ничуть не лучше (но и не хуже) любых других.

Всё изложенное выше по поводу биологического разнообразия представляется справедливым в отношении разнообразия морфологического. Далее оно рассматривается более подробно.

Морфологическое разнообразие

Как было отмечено в вступительном разделе статьи, выделение морфологического разнообразия было предложено как своего рода дополнение к чисто таксономическому описанию разнообразия организмов. В основе этого было осознание того, что таксономический аспект разнообразия не исчерпывает описания последнего, что таксоны характеризуются не только составом, но и признаками. Однако при таком способе введения понятие «морфологическое разнообразие» по своей сути так и осталось таксономическим, ибо было «привязано» к единицам таксономической системы. Речь шла не о морфологическом разнообразии вообще, а разнообразии морфологических (в широком смысле) признаков всё тех же таксонов.

И это, по правде сказать, неудивительно: представления о морфологическом разнообразии в исторической ретроспективе в значительной мере «привязаны» к таксономическим классификациям. Причина понятна: в той мере, в какой биологическое разнообразие исходно мыслилось как таксономическое (Естественная система жи-

вых организмов как закон «биологической природы»), ровно в такой же мере оно было и по сей день остаётся во многом морфологическим. Исторически эти понятия действительно были почти синонимичными, поскольку исходно вся биологическая систематика была «морфологической» (точнее, анатомической). Но и применительно к современной систематике в сказанном нет большого преувеличения. Действительно, по каким бы характеристикам классификационные единицы, будь то таксоны или биоморфы, не распознавались — по классическим морфологическим, молекулярно-генетическим, это- или экологическим, биохимическим или физиологическим и т.п., все они по принципам своего выделения остаются «морфологическими» в широком смысле. Это видно из нижеследующего простейшего представления процедуры сравнительного анализа как основы всякого классификационного исследования.

На означенной тем или иным способом совокупности (выборке) организмов выделяются некие их свойства (мероны в широком смысле), которым ставятся в соответствие признаки. Для каждого признака на основе операции первичного сравнения так или иначе определяются значения (состояния) и устанавливается их диапазон. После этого в результате вторичного сравнения либо а) апостериорно выявляются группы организмов, заданные значениями признаков, либо б) для априорно заданных (по, формально говоря, классифицирующей переменной) групп организмов выявляются их специфические значения признаков. В любом случае на некотором этапе сравнительного исследования мы получаем некую классификацию групп организмов, так или иначе различающихся по данному набору признаков. Её последующая интерпретация может давать либо некую базовую классификацию, подлежащую последующей интерпретации в терминах, скажем, систематики (таксоны) или филогенетики (филогруппы), либо диагностическую классификацию априори заданных групп (тех же таксонов, а также возрастных, половых и др.). Либо результатом этой интерпретации оказывается некая «система» форм изменчивости, заданных различиями между так или иначе выделенными (опознанными) группами. И эта изменчивость, по определению, будет «морфологической» — или, если необходим более нейтральный и широкий термин, *мерономической*.

* * *

Из предыдущего видно, что принятое англоязычными авторами «таксономическое» понимание морфологического разнообразия

(Foote, 1996; Roy, Foote, 1997; Pie, Weitz, 2005) во многом искажает и сильно упрощает представление о том, что это такое на самом деле. Оно заслуживает значительно более широкого толкования и более серьёзного внимания — как один из наиболее общих аспектов рассмотрения (описания) структуры биоты, если не всей, то по крайней мере многих её форм.

Морфологическое разнообразие — то, чем нам явлена названная структура. Посредством именно внешних, «морфологических» проявлений мы изучаем эту структуру, опознавая и характеризуя её элементы, отношения между ними. Другого нам просто не дано в тех эпистемологических рамках, которые заданы сравнительным методом (это, как видно, возвращает нас к вопросу о соотношении онтологии и эпистемологии). На каком-то этапе развития представлений о биологическом разнообразии морфологический (мерономический) аспект последнего становится самостоятельным естественнонаучным объектом — не столько средством, сколько целью биологических исследований, так или иначе связанных с изучением структуры биоты, её разнообразия. Этот этап соответствует зрелому, разрабатываемому синергетикой «биотоцентрическому» пониманию живого, его проявлений и свойств, одним из которых является разнообразие вообще и морфологическое разнообразие в частности.

Терминологическое разделение *diversity* и *disparity* в англоязычной литературе, по-видимому, потребует аналогичной операции и в русскоязычном тезаурусе. Второму из этих терминов может быть поставлен в соответствие некогда популярный в отечественной литературе, хотя и несколько неуклюжий, неологизм «разнокачественность» (Яблоков, 1966). Впрочем, я предпочитаю пока по-прежнему использовать общее понятие разнообразия для обозначения его морфологического аспекта: необходимо разобраться в представлениях о структуре разнообразия, прежде чем предлагать какие-либо терминологические новшества. По этой же причине далее в тексте термины «разнообразие» и «изменчивость» будут в основном использоваться как синонимы: данное обстоятельство объясняется (и отчасти извиняется) тем, что основным предметом рассмотрения будет разнообразие (= изменчивость) морфометрических признаков в пределах одного или близких видов.

Сколько «биологии» в морфологическом разнообразии?

На первый взгляд, вопрос, вынесенный в заголовок настоящего раздела, лишён смысла, особенно для биолога, воспитанного в «мор-

фологическом» стиле мышления. Действительно, биология в исторические времена почти целиком была, да и по сию пору в значительной мере остаётся «морфологической». Этот тезис не кажется большим преувеличением, если принять за основу, что а) биология начинается с организменного уровня и б) организм есть особого рода «морфо-процесс» (Шмальгаузен, 1968; Беклемишев, 1994). Поэтому всякая морфология (почти по определению) биологична. Если так, то и исследуемое разнообразие организмов «биологично» в той мере, в какой оно «морфологично».

Тем не менее, такой вопрос имеет право на существование: он равносильен вопросу — каков биологический смысл изучения морфологического разнообразия, кроме его простого «позитивного» описания, т.е. констатации различий между организмами и их группами.

* * *

Морфология в её классическом варианте имеет дело с конкретными организмами и их свойствами (меронами). Она объясняет, почему данные организмы устроены именно так, а не иначе. Анализ разнообразия проводится на надорганизменном уровне, любая его характеристика является уже упоминавшимся выше *макропараметром* относительно описания организмов. Изучение же макропараметров всякой сложной макросистемы (в нашем случае — биоты) в очень малой степени отражается на понимании поведения элементов макросистемы (в нашем случае — организмов). Это, по-видимому, может трактоваться как то, что в работах по морфологическому разнообразию меньше «морфологии», нежели в классических морфологических исследованиях (впрочем, см. следующий раздел о соотношении теоретических и эмпирических морфопространств). А раз так, то, очевидно, меньше и «биологии».

Но это — точка зрения организмоцентризма. А как было подчеркнуто в одном из предыдущих разделов, организмоцентризм — во-первых, не единственная, а во-вторых, не самая удачная (как представляется автору) позиция в понимании того, что такое жизнь, что такое биота и каковы её существенные свойства, заслуживающие внимания биологов. С биотоцентрической точки зрения, кратко изложенной выше, именно макропараметры биоты в высшей степени биологичны. Таковым является биологическое разнообразие вообще и морфологическое разнообразие как один из его аспектов в частности. Они, соответственно, и должны быть одними из основных объектов исследований в разделах биологии, ориентированных на

биоцентрическую парадигму. Уже упоминавшаяся выше популяционная морфология появилась как, возможно, первый ответ на этот запрос.

Одна из фундаментальных причин кажущейся «бедности» концепции морфологического разнообразия биологическим содержанием — её довольно высокий уровень формализации. Морфологическое разнообразие дано исследователю лишь в определениях, каковые неизбежно в той или иной мере формализованы, и в количественных оценках, каковые неизбежно в той или иной мере «математизированы» (об этом см. следующий раздел). Проблема здесь — в известном из логики обратном (впрочем, не обязательно строгом) соотношении между «заформализованностью» и содержательностью всякого понятия, с помощью которого описывается то или иное природное явление (Перминов, 2001). Наиболее формализованы математические понятия — но они и наименее содержательны. Нечто подобное — и с предметом рассмотрения в настоящей статье. Морфопространства, перекрывания подпространств в них, направления основных трендов изменчивости относительно осей морфопространства, о чём пойдёт речь в следующем разделе, — всё это формализмы достаточно высокого уровня, для биолога с преобладающей натуралистической интуицией едва ли понятные и поэтому едва ли воспринимаемые как «биологические».

Да, это так. Но ведь такого рода интуиция («организмическая», если угодно) — не единственно возможная, как не единственно возможна организмоцентрическая концепция биоты. Как есть математики, для которых их формулы и уравнения — некие чуть ли не одухотворённые «существа», живущие своей собственной увлекательной жизнью, так есть и биологи, для которых морфопространство со всеми его подпространствами — то, что есть «на самом деле», что можно не только «умопостичь» с помощью формализмов, но и почувствовать своей интуицией.

Некое понимание биологического смысла развиваемых здесь представлений о морфологическом разнообразии и его свойствах может быть достигнуто, если обратиться ещё раз к содержанию раздела о базовой модели. Действительно, в самом простом и потому вполне очевидном случае всякая форма морфологического разнообразия (изменчивости) есть ни что иное как совокупность различий между организмами и их группами. Коль скоро такие группы выделяются не по произволу исследователя, а согласно неким естественным причинам, то и сами эти группы, и различия между ними вполне есте-

ственные и «биологичны». Возрастные фазы, половые группы, касты общественных насекомых — всё это объективно существующие группы организмов, которые так или иначе различаются вследствие действия тех или иных объективных причин.

На одни и те же организмы одновременно могут действовать разные категории причин, порождающие разные формы изменчивости. Эти последние являются *взаимовложенными* в том смысле, что каждый данный организм может одновременно принадлежать группировкам, которые дифференцируются разными категориями причин: он может принадлежать некоторому виду, некоторой половой и возрастной группе, некоторой биоморфе. Все эти формы изменчивости, собственно, и составляют общее разнообразие; и в той мере, в какой «биологична» каждая из форм, «биологична» и их совокупность — т.е. морфологическое (в самом широком смысле) разнообразие биоты.

Морфологическое разнообразие и каузальный анализ

Цель науки в её классическом (не-позитивистском, не-прагматическом) толковании есть понимание «природы вещей»; в нашем случае — природы морфологического (и вообще биологического) разнообразия. В это понимание в первую очередь входит выявление причин, порождающих данное явление; в нашем случае — причин морфологического (биологического) разнообразия. Таким образом, биологический смысл изучения морфологического разнообразия состоит в том, чтобы понять причины, его порождающие — понять, почему возникают так или иначе различающиеся группировки организмов как элементы структуры биоты. Иными словами, речь должна идти о том (несколько перефразируя вышеуказанную задачу классической морфологии), почему это разнообразие «устроено» (более строго, структурировано) именно так, а не иначе — и вообще, и в конкретных таксономических группах.

Как видно из предыдущего, основным объектом этих исследований должно быть именно морфологическое разнообразие в целом — не отдельные формы изменчивости, а их «сложнопересечённая» совокупность. Анализ соотношений между ними — одно из средств понимания взаимодействия причин, определяющих структуру морфологического разнообразия. При этом основной рабочей гипотезой служит кажущееся вполне разумным допущение, что чем более сходны причины, порождающие разные формы разнообразия, тем более сходными должны быть их проявления (свойства).

Здесь следует обратить внимание на то важное обстоятельство, что различия по размерным признакам, которые в основном имеют-ся в виду в данной статье, во многом (если не целиком) по своей природе являются «ростовыми»: они возникают вследствие того, что данная морфологическая система (= морфосистема) меняется с воз-растом по-разному у разных организмов. Различными могут быть продолжительность или скорость роста, но конечный результат (при прочих равных) будет одним и тем же: у одной особи величина при-знака будет больше, у другой меньше. Соответственно разные формы групповой изменчивости могут считаться проявлениями специфики роста, присущей исследуемым биологическим группам — полам, видам и т.д. Следовательно, изучение причин того или иного соот-ношения форм изменчивости размерных признаков создаёт пред-посылки к выявлению факторов, которые регулируют особенности роста организмов, принадлежащих к выделяемым группам. В этом — один из «мостиков» между исследованиями морфологического разнообразия и классической морфологией.

С этой точки зрения оказывается допустимым некое ранжирование форм изменчивости на «первичные» и «вторичные» на том основании, что одни из них составляют нечто вроде «базиса» морфологического разнообразия, тогда как другие — «надстройки» над ними. При таком рассмотрении соотношения между формами разнообразия меняющихся с возрастом признаков допустимо вводить следующую содержательную нуль-модель (Павлинов и др., 2008). При отсутствии специфических факторов, структурирующих морфологическое разнообразие, по край-ней мере некоторые формы групповой изменчивости могут считаться «надстройкой» над возрастными различиями. Соответственно, между этими формами групповой изменчивости должна существовать прямая связь в той мере, в какой они подпадают под такую интерпретацию. Существенные отклонения от постулируемой связи означают невыпол-нение условий, вводимых нуль-моделью: это заставляет предполагать, что в структурировании разнообразия участвуют иные механизмы, не-сводимые к «ростовому».

Такое ранжирование применимо к более широкому классу форм изменчивости, когда в качестве «базиса» не обязательно фигурируют возрастные различия. Так, подобная трактовка верна в отношении феномена Клюге–Керфута, утверждающего прямую связь между ди-апазонами индивидуальной и географической изменчивости призна-ков (Kluge, Kerfoot, 1973; Mitton, 1997). В данном случае в соответ-ствии с дарвиновской трактовкой микроэволюции индивидуальная

изменчивость должна трактоваться как «базисная», географическая — как её «производное», или как «экстраполяция» индивидуальной изменчивости на территории. Сходным образом можно интерпретировать соотношение различий между подвидами и близкими (сестринскими) видами: коль скоро с точки зрения той же дарвиновской трактовки видообразование является «продолжением» подвидовой дифференциации, между географической и межвидовой изменчивостью также должна существовать в той или иной мере выраженная прямая связь. Существенное отклонение от соотношения, постулируемого этой нуль-моделью, позволяет говорить о невыполнении в данном случае дарвиновской микроэволюционной модели и предполагать иную модель видообразования — возможно, разрабатываемую концепцией прерывистого равновесия.

На этом основании представляется допустимым говорить о некоей *преемственности* между формами изменчивости, которые связаны такого рода зависимостью: имеется в виду, что по крайней мере некоторая доля одной из таких форм является следствием другой формы (Pavlinov et al., 1993; Павлинов и др., 2008). Прямая связь между ними, очевидно, означает сильную преемственность, её отсутствие — слабую преемственность. Такая общая трактовка с теоретической точки зрения привлекательна следующим: коль скоро между разными компонентами морфологического разнообразия существует в той или иной степени выраженная преемственность, по крайней мере в некоторых аспектах оно действительно может трактоваться как нечто (структурированное) целостное.

По-видимому, существует принципиальная возможность на основании соответствующего теоретического анализа соотношения между различными формами изменчивости разработать некую схему отношений «исходная–производная» между ними. Она может послужить предпосылкой для построения своего рода «генетической» классификации проявлений морфологического (в широком смысле) разнообразия.

Понятно, что феномен преемственности не исчерпывает всех проявлений указанного разнообразия. Так, сходные особенности половых или возрастных различий у разных видов несомненно не подпадает под такую трактовку. В таких случаях уместнее говорить о некоем *параллелизме* проявлений морфологического разнообразия в разных таксономических группах. Такого рода параллелизмы, как и в других случаях сходства форм многообразия организмов, будь то гомологические ряды Вавилова, рефрены Мейена или параллельные макроэволюционные тренды (аристогенез Осборна), означают

сходство причин, структурирующих морфологическое разнообразие в разных группах.

* * *

Хотя в задачи настоящей статьи не входит сколько-нибудь детальный разбор причин, структурирующих биоту и определяющих самоё существование разных форм и проявлений разнообразия организмов, всё же следует остановиться на двух из них, относящихся к числу наиболее общих. Эти причины, или скорее категории причин, — экологические и исторические: в классической (восходящей к Аристотелю) системе понятий они соответствуют действующим и начальным категориям причин.

В современных биологических исследованиях выявлению соотношения между ними придаётся особое значение. Побудительный мотив к такому вниманию хорошо выражает известный афоризм, родившийся в рамках «синергетического мировосприятия»: каждая развивающаяся система есть жертва собственной истории (Brock, Wiley, 1986). Он накладывает известные ограничения на применимость адапционистской парадигмы к анализу сходства и различия между организмами (Miles, Dunham, 1993). Для классической морфологии это означает, что в строении организмов отражены не только особенности их образа жизни, но и особенности строения их предков.

С точки зрения разбираемой здесь проблематики данная общая позиция обязывает искать в структуре морфологического разнообразия проявления двух названных категорий причин — действующих (экологических) и начальных (исторических). Можно без большого преувеличения считать, что почти все многообразие форм внутривидовой изменчивости, а также глобальная структура жизненных форм, возникает под действием первой из этих категорий. Что касается начальных причин, то их действие проявляется в существовании так называемого филогенетического паттерна — иерархии монофилетических групп (Eldredge, Cracraft, 1980; Павлинов, 2005). Эти группы, как и жизненные формы, своей иерархией охватывают всю биоту, от географических рас и подвидов до типов и царств.

Та часть общего разнообразия, которая обусловлена действующими причинами, называется *адаптивным сигналом*, начальными причинами — *филогенетическим сигналом*. Последний термин стал одним из ключевых в современной филогенетике (Miles, Dunham, 1993; Павлинов, 2005), на его выявление нацелены многие новейшие филогене-

тические реконструкции, прежде всего те, которые основаны на анализе молекулярно-генетических данных. Последнее обстоятельство, к сожалению, способствует примитивизации исследований этого направления: причина в том, что, как уверяют одни из его лидеров (Nei, Kumar, 2000), в нём в силу разных причин активнее всего участвуют специалисты, не имеющие биологического образования и поэтому не обременённые пониманием именно биологического содержания решаемых задач. Поэтому нередко считается (например, Lyons-Weiler et al., 1996; Salisbury, 1999), что выявление филогенетического сигнала представляет собой статистическую задачу перевода некоей матрицы данных по некоему секвенированному фрагменту информационной макромолекулы в древовидную конфигурацию (чем занимается т.н. филоинформатика, см. Page, 2006).

Между тем различие двух категорий «сигналов» в структуре морфологического разнообразия как отражения действия двух категорий причин — задача более чем нетривиальная. Причём эта нетривиальность двоякого рода. С одной стороны очевидно, что трактовка содержания этих сигналов, как и во всём, что касается изучения разнообразия, во многом зависит от исходных определений. В частности, приходится принимать во внимание, что сам филогенез как источник филогенетического сигнала может пониматься очень по-разному. Его толкование нынешними «молекулярщиками» гораздо проще классического и скорее ограничено кладогенетическим аспектом эволюционного развития, соответственно чему и сигнал этот должен называться «кладогенетическим» (Павлинов, 2005).

С другой стороны, филогенез не протекает в каком-то абстрактном «экологическом вакууме»: обе категории причин действуют одновременно, совместно структурируя итоговое морфологическое разнообразие. В случае если члены данной монофилетической группы осваивают общую адаптивную зону, их морфологическое единство в равной степени может отражать как филогенетический, так и адаптивный сигнал. В такой ситуации эти два сигнала оказываются почти неразличимыми. Но даже если в эволюции группы преобладает адаптивная радиация, а не параллелизмы, то и здесь одних только результатов (молекулярно-)филогенетических реконструкций несомненно недостаточно.

Понятно, что для того, чтобы различить два названных сигнала, необходимо располагать соответствующим образом подобранными данными. Они обязаны включать характеристики, которые позволяют непосредственно судить как о начальных, так и о действующих

причинах. Это значит, что выявление филогенетического паттерна как такового ещё не есть выявление филогенетического сигнала. Филогенетические (точнее, кладогенетические) реконструкции должны дополняться анализом экологических факторов, равно как и адаптационистской интерпретацией морфологических различий.

Основные концепции и понятия

«Всякая вещь становится тем, что она есть, когда названа» — этот на первый взгляд кажущийся парадоксальным даосистский афоризм более чем уместен при рассмотрении морфологического разнообразия. Действительно, оно непосредственно ненаблюдаемо, если только его не редуцировать до суммы различий между наблюдаемыми индивидами. А раз так, то оно — как некий макропараметр биоты — «дано» исследователю лишь в концепциях, понятиях и оценках. Следовательно, для того, чтобы изучение морфологического разнообразия было продуктивным, необходимо располагать достаточно развитым тезаурусом, позволяющим вычленять, обозначать и характеризовать как сами формы разнообразия, так и соотношения между ними.

В настоящем разделе рассмотрены наиболее важные концепции и понятия, посредством которых морфологическое разнообразие может быть представлено как объект исследования. Кроме того, будут упомянуты основные количественные методы описания ключевых параметров морфопространств. При этом я намеренно оставляю в стороне «технические» стороны решения задач, связанных с анализом свойств морфологического разнообразия. Прежде нужно научиться биологически осмысленно и корректно формулировать эти задачи, а уже потом на этой основе «ловить» второй знак после запятой в оценках этих свойств (что нередко лишено биологического смысла, см. об этом далее раздел о «неевклидовости» морфопространства).

В связи с этим следует обратить внимание на то, что некоторые из общих параметров морфопространств, такие как их объём, структура, перекрывание, в значительной мере перекликаются с теми, которые используются для описания структуры сообществ, в первую очередь для анализа экологических ниш (Zelditch et al., 2004; Павлинов, Нанова, 2009). Соответственно, сходными являются и аналитические задачи, с которыми сталкиваются исследователи в области морфологического разнообразия и синэкологии при определении названных параметров и разработки методов их количественного описания.

* * *

Будем считать **формой изменчивости** (= разнообразия, разнокачественности) любой компонент (или аспект) разнообразия организмов, выделенный и обозначенный как объект исследования морфологическими средствами. *Групповой изменчивостью* будем считать различия между группами организмов, выделенными согласно некоторому критерию (пол, возраст, вид и т.п.). *Индивидуальная изменчивость* — разнообразие в пределах отдельной группы, в рамках проводимого исследования (и в заданном масштабе рассмотрения) рассматриваемой в качестве биологически однородной.

В современных исследованиях данного направления ключевой является концепция **морфопространства** (McGhee, 1991, 1999). В общем случае последнее может быть определено как *совокупность актуальных и потенциальных состояний некоторой морфосистемы, реализованных на некоторой совокупности организмов*. Оно может считаться частной версией фенетического гиперпространства, достаточно развитая концепция которого разрабатывается нумерической таксономией (Sneath, Sokal, 1973); соответственно, к нему приложимы некоторые ключевые понятия этой второй концепции.

Очевидно, морфологическое разнообразие не тождественно морфопространству: первое — то, что есть «на самом деле», второе — абстракция, репрезентация (модель) реального разнообразия. Понятие морфопространства есть способ редукции морфологического разнообразия до некоторого операционального состояния, делающего его частью познавательной ситуации. Очевидно, между ними существует определённое соответствие: по понятным причинам оно не может считаться взаимно-однозначным, но именно оно делает само морфопространство и все операции над ним биологически осмысленными. Это соответствие означает, что все базовые концепции и понятия, с помощью которых даётся описание морфопространства, имеют отношение и к морфологическому разнообразию.

Морфопространство в его «фенетическом» понимании задано набором переменных (признаков): их посредством описывается морфосистема, разнообразие состояний которой исследуется. Эти переменные обозначают *оси* морфопространства. Геометрическим представлением последнего в общем случае служит гиперобъём; в одном из простейших случаев, наиболее пригодном для визуализации, это двумерная плоскость. Следует заметить, что переменные, вообще говоря, не обязательно должны задаваться в явном виде:

исследования классической эволюционной морфологии чаще всего обходятся без этого. Однако в количественных подходах необходимо явное указание переменных, определяющих морфопространство. Морфопространства, заданные тождественным набором переменных, можно считать строго *гомологичными*; если их определяют разные переменные, они негомологичны.

Элементами морфопространства являются единичные комбинации значений признаков. В исследованиях традиционного толка таковы морфотипы, в количественных подходах они приписываются экземплярам исследуемой выборки. При геометрической интерпретации морфопространства этим комбинациям признаков (морфотипам, экземплярам) соответствуют точки гиперобъёма.

Компонентами морфопространства являются отдельные *подпространства*, соответствующие разным компонентам морфологического разнообразия, выделяемым в данной познавательной ситуации. *Элементарные* подпространства соответствуют группам, различия между которыми изучаются и которые в данном исследовании далее не делятся (элементарные группы). Впрочем, коль скоро морфопространство определяется не через группы, а через изменчивость, более строгим будет определение элементарных подпространств как изменчивости таких групп; по определению (см. выше) она является индивидуальной. *Композитные* подпространства соответствуют формам групповой изменчивости, они задаются совокупностью различий между элементарными группами. В некоторых подходах эта категория подпространств не рассматривается, общее морфопространство определяется как сумма элементарных подпространств (Foote, 1996; Zelditch et al., 2004). Очевидно, этот последний подход даёт искажённую, сильно упрощённую модель морфологического разнообразия: групповая изменчивость в ней просто не учитывается.

Характеристики, с помощью которых описываются параметры морфопространства, можно разделить на *скалярные* и *векторные* (Лисовский, Павлинов, 2008). С помощью первых, например, характеризуются мерность и объём морфопространства, перекрывание подпространств в нём, с помощью вторых — направления преобладающих трендов изменчивости в морфопространстве.

Следует различать *эмпирическое* и *теоретическое* морфопространства; собственно, это различие послужило одной из причин введения данной концепции (Raup, Gould, 1974; McGhee, 1991, 1999). Эмпирическое морфопространство задано актуальными значениями переменных, наблюдаемыми на исследуемой совокупности организ-

мов. Теоретическое морфопространство, или пространство логических возможностей (Заварзин, 1974), может быть задано двояким образом. В идеальном случае оно задаётся не признаками, а алгоритмами преобразования морфосистемы, т.е. конструируется именно теоретически: эмпирические данные могут быть апостериорно «вписаны» в это морфопространство (McGhee, 1999). В более простом случае, с которым очень часто имеют дело практикующие морфологи, оно «достраивается» над эмпирическим морфопространством, потенциальные значения переменных выводятся исследователем из актуальных значений на основании тех или иных алгоритмов.

Среди потенциальных значений (и соответственно среди теоретических морфопространств) полезно различать *интерполированные* и *экстраполированные*. Первые лежат в пределах диапазонов, заданных актуальными значениями и просто детализируют исследуемое морфопространство: они служат средством построения непрерывных сравнительно-морфологических рядов (возможность чего включается в систему критериев гомологии, по Ремане). Вторые находятся вне этих диапазонов и, соответственно, расширяют теоретическое морфопространство. Чаще всего в конкретных исследованиях эмпирическое морфопространство является подпространством «надстроенным» над ним теоретического, однако это едва ли можно считать общим случаем. В принципе возможны и иные соотношения между ними — вплоть до их неперекрывания, когда экстраполированное теоретическое морфопространство является дополнением к эмпирическому. Понятно, что чем больше перекрываются эмпирическое и теоретическое морфопространство, тем в общем случае надёжнее экстраполяции во втором.

Соотношение между эмпирическим и теоретическим морфопространствами является важным аспектом морфологического разнообразия, его анализ служит одной из важных задач теоретической морфологии. С точки зрения излагаемых здесь представлений оно значимо тем, что позволяет соединить в единой проблематике два общих направления в морфологии, одно из которых имеет дело с морфосистемами как таковыми, а другое — с разнообразием их состояний (так что указанная в предыдущем разделе граница между ними оказывается вполне преодолимой). Выяснение принципиально разрешённых и запрещённых состояний морфосистем, разрешённых и запрещённых переходов между ними — всё это задачи как собственно морфологии (конструктивной, конструкционной, см. Levinton, 1988), так и дисциплин, изучающих морфологическое разнообразие.

Понимание морфопространства как формализованной теоретической модели реального морфологического разнообразия обязывает чётко обозначить один важный момент, входящий в круг вопросов, затрагиваемых проблематикой соотношения онтологии и эпистемологии (см. выше один из предыдущих разделов). Объективно существующее разнообразие организмов познавательного неисчерпаемо: изучается не всё оно в его всеобщности, а лишь некоторые его аспекты. Морфопространство же конечно и именно поэтому может служить объектом аналитического исследования: с его помощью фиксируется и анализируется отдельный аспект морфологического разнообразия, выделенный исследователем исходя из неких представлений о том, что именно надлежит отобразить в морфопространстве.

Конечность последнего означает, что все выводы о его свойствах, строго говоря, действительны только в рамках данной модели: ведь даже если речь идёт о теоретическом морфопространстве «возможных форм», всё равно оно конструируется исследователем исходя из каких-то своих представлений о том, что может или не может быть в природе. К этому следует добавить, что всякое аналитическое исследование морфопространства базируется на некоторой совокупности методов, выбор которых не может быть определён единственным тривиальным образом. Поэтому, используя расхожие выражения типа «изменчивость вида» или «половые различия значимее возрастных», всегда необходимо осознавать, что на самом деле они являются расширением (не слишком оправданным, по правде сказать) суждений, означенных для конкретных морфопространств — конкретных совокупностей организмов, описываемых конкретными наборами признаков с помощью конкретных аналитических инструментов.

Морфопространство может рассматриваться двояким образом: используя терминологию, развитую нумерической таксономией, основные способы его рассмотрения можно обозначить как *Q*- и *R*-аспекты (рис. 1). В первом случае рассматриваются разные формы изменчивости в пространстве признаков: это соответствует стандартному представлению морфопространства, когда его оси отождествляются с признаками. Во втором случае рассматриваются разные признаки в пространстве форм изменчивости: в данном случае мы имеем дело с инверсным морфопространством, оси которого заданы некими количественными характеристиками указанных форм.

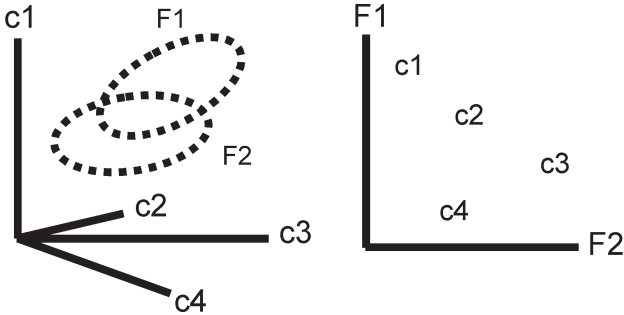


Рис. 1. Схема, показывающая определение Q- (слева) и R- (справа) аспектов рассмотрения морфопространства. F1, F2 — формы изменчивости, c1–c4 — признаки.

Fig. 1. Diagram showing definition of Q- (left) and R- (right) aspects of morphospace consideration. F1, F2 — form of variation, c1–c4 — characters.

Вообще говоря, такой способ фиксации разных аспектов рассмотрения морфопространства — не единственно возможный. Любое преобразование его осей, исходно задающих морфопространство, означает ни что иное как изменение аспекта его рассмотрения. Так, в случае размерных признаков этот аспект может варьировать в зависимости от того, включена или исключена из анализа размерная составляющая разнообразия (см. об этом далее в описании объёма и иерархии морфопространства).

Сказанное означает, что если различающиеся между собой организмы объективно существуют и в этом смысле их разнообразие (в том числе морфологическое) также объективно, то морфопространство — субъективный конструкт, задаваемый исследователем исходя из своих задач. Его объективное содержание определяется адекватностью морфопространства описываемому разнообразию, субъективное содержание — «вкладом» исследователя в определение выделенного аспекта разнообразия и ключевых параметров морфопространства. Этой субъективности не следует бояться: её просто нужно отчётливо осознавать, в том числе и как «лекарство» от избыточного натурализма, претендующего (без особых на то оснований) на исследование реальности в её исчерпывающей таковости.

* * *

Одним из общих параметров морфопространства является его **мерность**, понимаемая во вполне топологическом смысле. Она мо-

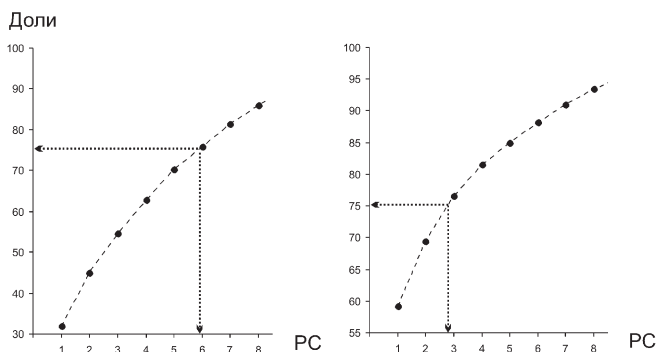


Рис. 2. Определение достаточной мерности морфопространства для признаков черепа лошади (вверху) и песца (внизу) с помощью метода главных компонент (ГК). Стрелки указывают пороговый критерий (доля объяснённой дисперсии) и соответствующее ему число ГК.

Fig. 2. Definition of sufficient dimensionality of morphospace of cranial traits of the horse (above) and the polar fox (below) by principal component (PC) analysis. Arrows indicate threshold criterion (explained variance) and corresponding PC number.

жет быть определена двояко. *Полная* мерность определяется числом всех переменных, которыми задано морфопространство. *Достаточная* мерность определяется тем числом переменных, совокупность которых считается достаточной (согласно тем или иным критериям) для адекватного описания исследуемого морфопространства. *Полное* морфопространство, описываемое всеми переменными, включает в себя (как подпространство) *редуцированное* морфопространство, описываемое «достаточным» набором переменных.

Основными способами определения достаточной мерности являются стандартные ординатные методы (факторный анализ, многомерное шкалирование и т.п.). Основным критерием служит некоторая фиксированная доля исследуемого разнообразия, приходящаяся на некоторое число переменных: это число и даёт мерность морфопространства (рис. 2). Её количественная оценка может быть как целочисленной, так и дробной.

Имеется определённое соответствие между достаточной мерностью морфопространства и его структурой (о последней см. далее). Чем более оно структурировано (менее равномерно заполнено), чем

меньше перекрывание его подпространств, тем меньше (при прочих равных) его мерность. Из этого виден биологический смысл оценки мерности морфопространства: она служит косвенным показателем его общей структурированности.

Следующий важный параметр морфопространства и любого из его подпространств — **объём**. В самом общем случае он определяется как сумма различий между экземплярами выборки по заданному набору признаков: это *абсолютный* объём. При геометрической интерпретации морфопространства его объём определяется как сумма расстояний между точками соответствующего гиперобъёма. Для композитного (общего и частного) морфопространства его *общий* объём определяется как совокупность *частных* объёмов составляющих его подпространств. Объём может рассчитываться как для некоторой совокупности признаков (*совокупный* объём), так и для каждого из них в отдельности (последнее зависит от возможностей конкретного метода). Первый способ актуален для *R*-аспекта рассмотрения морфопространства, второй — для *Q*-аспекта.

Как видно из предыдущего, объём морфопространства есть некая мера отображаемого им морфологического разнообразия. Существует множество методов количественной оценки разнообразия. Специально для объёма морфопространства в настоящее время разрабатываются два основных подхода: дистантный анализ (вычисление фенетических расстояний) и дисперсионный анализ — классический метод Фишера и анализ компонент дисперсии. Идеология их приблизительно одинакова: оба основаны на допущении аддитивности абсолютного совокупного объёма, складывающегося из суммы различий между экземплярами по сумме признаков. Оба подхода позволяют «измерять» общий абсолютный объём морфопространства и частные абсолютные объёмы составляющих его подпространств.

Вместе с тем, имеется различие, весьма существенное с точки зрения задач изучения морфологического разнообразия. В дистантном анализе дополнением суммы объёмов элементарных подпространств до общего объёма служит объём подпространства, соответствующего межгрупповым различиям. В дисперсионном анализе общий объём получается как сумма объёмов композитных подпространств (соответствуют формам групповой изменчивости, рассматриваемых в качестве факторов) и т.н. неопределённой изменчивости (которая в принципе также может рассматриваться как отдельное подпространство). Таким образом, если объёмы общего пространства и частью элементарных подпространств в обоих подходах трактуются сход-

ным образом, то дополнение их суммы до общего объёма морфопространства принципиально различное.

Соотношение между этим общим объёмом и частными объёмами подпространств зависит от исходных определений и способов их вычисления. Абсолютные объёмы, как только что отмечено, строго аддитивны; существующие подходы различающие лишь тем, что в оценку общего объёма включаются только объёмы элементарных подпространств (подгрупп), или также объём подпространства межгрупповых различий, или также объём «подпространства», соответствующего неопределённой изменчивости. Относительные объёмы подпространств также аддитивны, в сумме дополняют друг друга до единицы, соответствующую общему морфопространству.

Удельные объёмы таким свойством не обладают: удельные объёмы подпространств в сумме всегда больше такового всего морфопространства. Причина в том, что каждый из них рассчитывается сугубо для данного пространства/подпространства на некую «усреднённую» его точку (экземпляр). В результате удельный объём всего морфопространства представляется собой нечто вроде средней величины удельных объёмов составляющих его подпространств. Поэтому неизбежно удельные объёмы одних подпространств меньше, а других больше, чем удельный объём всего морфопространства. И это не «вычислительный» артефакт: просто в такой системе оценок разнообразие одних подгрупп превышает среднее для всей исследуемой совокупности, а других — меньше неё.

* * *

На оценку абсолютного объёма, как общего, так и любого из частных, влияют три параметра исследуемой выборки: число экземпляров в ней, число характеризующих их признаков, абсолютные значения последних. Их эффекты делают некорректным сравнение оценок для выборок, различающихся хотя бы одним из названных параметров, и поэтому требуют устранения. Влияние числа признаков устраняется достаточно просто: в обоих указанных подходах получаемая оценка совокупного объёма делится на число признаков. Способы устранения эффектов двух других параметров выборки зависят от применяемого метода.

В дисперсионном анализе их влияние устраняется одновременно путём замены оценок абсолютных объёмов на оценки *относительных* объёмов каждого из композитных подпространств: для этого оценки их абсолютных объёмов делятся на таковую общего морфопростран-

ства. При этом может быть получена также оценка относительного общего объёма как сумма относительных частных объёмов, приходящихся на совокупный эффект рассматриваемых форм групповой изменчивости (т.е. без учёта неопределённой изменчивости).

В дистантном анализе влияние числа экземпляров (объёма выборки) устраняется за счёт «взвешивания» оценки абсолютного объёма морфопространства и любого из его подпространств относительно мерности матрицы расстояний: результатом оказывается оценка *удельного* объёма (аналогична девиате в дисперсионном анализе). При этом для общего морфопространства, композитных и элементарных подпространств соответствующий поправочный коэффициент вычисляется по-разному (Павлинов, Нанова, 2009): в последнем случае — с учётом числа экземпляров соответствующей подгруппы, в первых двух — с учётом числа экземпляров в общей выборке или композитной подгруппе и числа выделяемых подгрупп (подпространств).

Влияние абсолютных значений признаков устраняется размерной стандартизацией, которая может быть *априорной* или *апостериорной* относительно вывода оценки объёма. Априорная нормировка (стандартизация самих признаков) устраняет разницу между отдельными промерами черепа, апостериорная (стандартизация вычисленных расстояний) — разницу в размерах черепов. Эти две процедуры исключения размерного фактора могут приводить к разным оценкам удельного объёма. Данное обстоятельство при некоторых допущениях можно использовать в качестве косвенной оценки соотношения объёмов морфопространств, рассматриваемых с точки зрения разных аспектов (Павлинов, Нанова, 2009).

* * *

Ещё один важный (в каком-то смысле — самый важный) общий параметр морфопространства — его **структура**, определяемая как соотношение между его элементами и подпространствами. Этот параметр содержательно очень богат, может характеризоваться с различных сторон. Одни задачи, связанные с изучением структуры морфопространства, опираются на вполне классические подходы; в других, ориентированных на количественные методы, при анализе данного параметра часто используются показатели, производные от оценок объёма.

В первую очередь, среди ключевых характеристик структуры морфопространства (и морфологического разнообразия в целом)

следует указать его *заполнение*. Хотя в последние годы эту характеристику обсуждают весьма оживлённо в контексте проблемы связи между эволюцией таксономического и морфологического разнообразия (Foote, 1996; Roy, Foote, 1997; Erwin, 2007), её **удовлетворительное** содержательное определение не выработано, поэтому нередко приходится ограничиваться некоторыми наглядными примерами.

В их числе — разные схемы представления соотношения между теоретическими и эмпирическими морфопространствами (Erwin, 2007). Они разрабатываются преимущественно классическими подходами исследования морфологического разнообразия, не предусматривающими выделение разных форм изменчивости. В простейшем случае это таблицы (в том числе «периодические»), где указываются распределения признаков на некотором множестве таксонов. Схемы гомологических рядов и рефренов выгодно отличаются от таблиц указанием вероятных переходов между разными состояниями морфосистемы. В наиболее продвинутой версии, центральной для некоторых современных концепций теоретической морфологии, эти схемы предстают в качестве т.н. эпигенетического ландшафта (Шишкин, 1988; McGhee, 1999).

В подходах, связанных с выделением и количественным анализом групповой изменчивости, своего рода «первичным» показателем структуры морфопространства является его *состав* — перечень этих форм. Для более полной количественной характеристики по крайней мере некоторых аспектов структуры морфопространства, как уже было отмечено, используются различные скалярные характеристики разнообразия, производные от оценок объёма.

Среди них простейшая — *доля* данного подпространства в общем морфопространстве, которая определяется как часть объёма общего морфопространства, приходящаяся на объём данного подпространства. Как видно, данная характеристика равносильна оценке относительного объёма подпространства (определена выше). Соответственно, доли разных подпространств могут быть оценены количественно с помощью тех же методов, которые используются при оценке их относительных объёмов. Для композитного подпространства она означает долю соответствующей формы групповой изменчивости в изучаемом разнообразии.

Важной характеристикой структуры морфопространства, включающего несколько подпространств, является **перекрывание** последних: по-видимому, эту характеристику можно считать эквивалентом заполнения морфопространства при анализе соот-

ношения между разными формами изменчивости. Смысл её в том, что она (наряду с векторным представлением изменчивости, см. далее) позволяет исследовать важнейший вопрос структуризации морфологического разнообразия, указанный в одном из предыдущих разделов, — сходство причин, обуславливающих разные его проявления. При этом подразумевается, что чем больше область перекрытия подпространств, тем более сходны факторы, воздействующие на соответствующие формы изменчивости. К сожалению, эта характеристика — в настоящее время одна из наиболее «проблемных» с методической точки зрения, используемые показатели далеки от совершенства (Павлинов, Нанова, 2009). В простейшем случае перекрытие подпространств оценивается через соотношение внутри- и межгрупповых различий (например, с помощью дискриминантного анализа), в более сложном — через довольно сложное соотношение общего, межгруппового и внутригруппового разнообразия (т.е. через соотношение общего и частных объёмов).

Отдельного упоминания заслуживает **иерархия** форм морфологического разнообразия. Как и многие другие важные характеристики структуры морфопространства, она не имеет общего однозначного толкования: с некоей претензией на операциональность её можно определить через отношение включения разных подпространств при описании общего морфопространства. Это последнее относится к высшему уровню иерархии; к низшему уровню относится индивидуальная изменчивость, коль скоро она определена выше как разнообразие в пределах элементарных подпространств. Что касается форм групповой изменчивости (композитивных подпространств), здесь ситуация очевидна лишь в тех случаях, когда иерархия этих форм отражает иерархию групп организмов, выделение которых не связано с анализом морфологического разнообразия как такового. Например, можно считать, что видовое разнообразие соответствует более высокому иерархическому уровню, чем внутривидовое.

В тех случаях, когда исследуются именно формы групповой изменчивости, понимание иерархии не столь очевидно. С одной стороны, она может быть задана априорно как дизайн дисперсионного анализа аналогично только что рассмотренному случаю. Более интересным, однако, представляется апостериорное выведение иерархии, например, в результате процедуры кластеризации совокупности элементарных подпространств (подгрупп). В данном случае положение форм групповой изменчивости в общей иерархии морфопространства

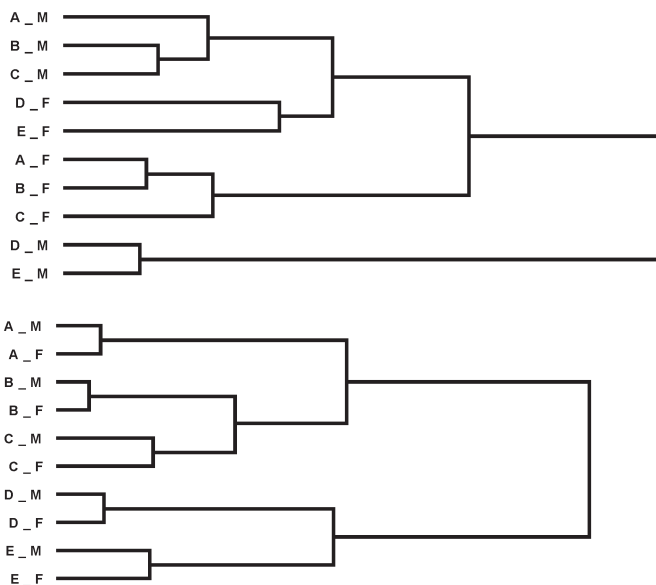


Рис. 3. Дендрограммы, показывающие иерархию географических и половых различий признаков черепа песца. Вверху евклидово расстояние, внизу корреляционное расстояние. А–Е — географические выборки, F–М — половые группы.

Fig. 3. Dendrograms indicating hierarchy of geographic and sex differences of skull traits of the polar fox. Euclidian distances are above, correlation distances are below. A–E — geographic samples, F–M — sex groups.

может варьировать в зависимости от аспекта рассмотрения морфопространства — в частности, от наличия или отсутствия размерной составляющей в описании задающих его признаков. В качестве примера можно привести иерархическое представление морфопространства, соответствующего изменчивости признаков черепа песца. При включении размерной составляющей (для оценки различий использовано евклидово расстояние) географическая изменчивость оказываются «внутри» половой, при её исключении (использовано корреляционное расстояние) соотношение обратное (рис. 3). Данный пример служит хорошей иллюстрацией подчёркнутой выше аспектной заданности рассмотрения морфопространства и его фундаментальных свойств: в данном случае изменение аспекта рассмотрения влечёт за собой изменение иерархической соподчинённости форм изменчивости.

* * *

Важной частью исследования Q -аспектно заданного морфопространства является **векторное** представление морфологического разнообразия. Оно пока не столь популярно, как скалярное, хотя достаточно просто как исходные формализмы и содержательная интерпретация результатов, так и технические средства анализа (Блэкинт, 1968; Лисовский, Павлинов, 2008). Хорошо известным аналогом данного подхода можно считать использование разного рода корреляционных мер сходства (точнее, подобия) в нумерической таксономии, биогеографии, синэкологии.

Общая идея состоит в выделении для каждой данной формы изменчивости *преобладающего тренда (вектора) относительно осей общего морфопространства* и последующем сопоставлении этих трендов (векторов) с целью выявления их *сонаправленности* (рис. 4). Методической основой такого рода исследования может служить дисперсионный анализ: преобладающий тренд соответствует первому собственному вектору ковариационной матрицы эффекта фактора, заданного некоторой формой групповой изменчивости (Лисовский, Павлинов, 2008). Мерой сонаправленности разных форм изменчивости служит косинус угла между соответствующими векторами: чем больше величина данного показателя, тем меньше их сонаправленность.

Анализ сонаправленности трендов разных форм изменчивости возможен только в пределах единого морфопространства или разных, но строго гомологичных морфопространств. В этом данный подход отличается от рассмотренных выше «скалярных», где по крайней мере оценки удельных и относительных объемов могут считаться вполне сопоставимыми для негомологичных морфопространств. Так, для разных морфопространств (например, заданных совокупностями черепных и зубных промеров) сравнение сонаправленности половых различий бессодержательно, но сравнение долей этих различий в таких морфопространствах допустимо и содержательно интересно.

В отличие от характеристик объема морфопространства, оценка сонаправленности осмысленна не для него всего, но только для его композитных подпространств. Как и в случае объема, указанная оценка может быть дана как для всей совокупности признаков (общая сонаправленность), так и для каждого из них в отдельности.

Содержательная интерпретация данной характеристики морфологического разнообразия вполне очевидна: степень сонаправленности разных форм изменчивости может отражать степень сходства определяющих их факторов.

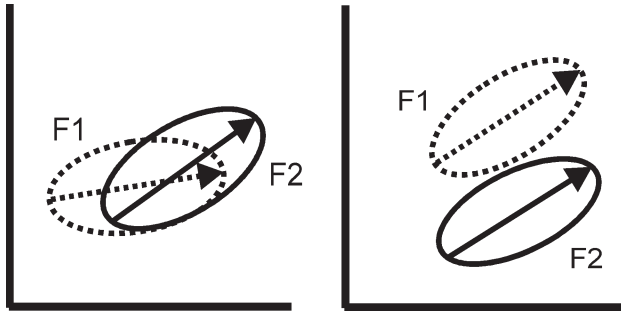


Рис. 4. Схема, показывающая соотношение между сонаправленностью (векторы) и перекрытием подпространств (эллипсы) форм изменчивости (F1, F2).

Fig. 4. Diagram showing comparison of co-directionality (vectors) and overlapping of subspaces (ellipses) of disparity forms (F1, F2).

* * *

Все проанализированные выше скалярные характеристики морфопространства имеют отношение к Q -аспекту его рассмотрения, при котором оси морфопространства стандартно интерпретируются как признаки и исследуются распределения экземпляров в получаемом гиперобъёме. Не менее важным является его исследование в контексте R -аспекта: в данном случае оси инверсного морфопространства соответствуют формам изменчивости, в пространстве которых исследуются распределения признаков. Такой подход позволяет сравнивать проявления на некоторой совокупности признаков как разных форм изменчивости у одного вида, так и одной и той же её формы у разных видов.

Для содержательной интерпретации результатов такого сравнения важно операциональное определение осей R -аспектно рассматриваемого морфопространства. Каждая из них соответствует градиенту значений переменной, характеризующей некое проявление данной формы изменчивости на разных признаках. Так, при анализе уже упоминавшегося феномена Клюге–Керфута оси заданы значениями коэффициентов вариации, характеризующих степень индивидуальной и географической изменчивости признаков. Другим вариантом задания осей является их определение как долей дисперсии, приходящихся на разные признаки по выделенным формам морфологического разнообразия.

Такая трактовка осей инверсного морфопространства позволяет рассматривать их как тренды разных форм изменчивости у одного вида или одной формы у разных видов (разумеется, изменчивости конкретной совокупности признаков). Детальную картину соотношения форм изменчивости можно получить из графического представления соответствующего морфопространства (рис. 5). Рассматривая распределение признаков в исследуемом гиперобъёме, мы можем судить о том, каким образом соотносятся между собой эти тренды: в частности, можно обсуждать выполнимость нуль-модели (см. предыдущий раздел), предполагающей сильную преемственность разных форм изменчивости (Павлинов и др., 2008). т.е. насколько та или иная форма изменчивости сводима к «ростовым» закономерностям; или насколько различия между близкими видами сводимы к межподвидовым. Так, из представленного рисунка видно, что у песка половые различия размеров черепа в существенно большей степени обусловлены «ростовым» фактором, чем географические. Следовательно, логично предполагать, что в подвидовой дифференциации этого вида по краниометрическим показателям значительную роль играют какие-то иные причины, нежели рост как таковой.

Количественной интегральной оценкой степени их совпадения может служить, например, корреляция долей дисперсии признаков по каждой из осей. Очевидно, чем более сходно распределены эти доли на совокупности признаков, тем выше корреляция, тем больше совпадают сравниваемые тренды. Из этого видна отчётливая аналогия данного подхода с векторным представлением форм изменчивости в контексте Q -аспектно рассматриваемого морфопространства, где мерой совпадения векторов служит косинус угла между ними (см. выше). Сходство подчёркивается тем, что в обоих случаях сопоставления осмысленны только в рамках строго гомологичных морфопространств.

Графическое представление R -аспектно рассматриваемого морфопространства делает весьма наглядным и биологически содержательным анализ соотношения не только трендов в целом, но и их проявлений на отдельных признаках. Если для данного признака по сопоставляемым формам изменчивости отмечается одинаково высокие доли дисперсии, такое соотношение может рассматриваться как показатель сильной преемственности или существенного параллелизма. Напротив, если доли дисперсии различны, то для такого признака преемственность анализируемых форм изменчивости слаба (или параллелизм не выражен).

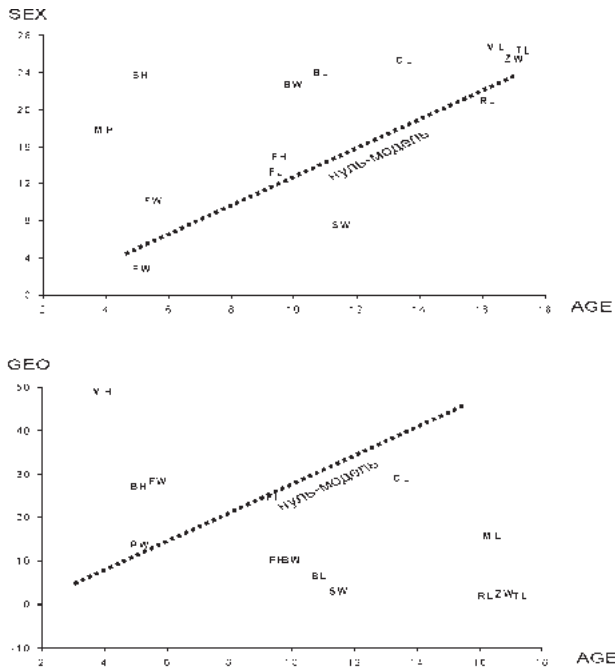


Рис. 5. Соотношение долей дисперсии, приходящихся на признаки черепа песца по возрастным (AGE), половым (SEX) и географическим (GEO) различиям. Пунктиром показано соотношение, соответствующее нуль-модели.

Fig. 5. Correlation of dispersion portions of skull traits of the polar fox explained by age (AGE), sex (SEX) and geographic (GEO) differences. Dotted line indicate strong correlation corresponding to the null-model.

Очевидно, важным условием исследования морфологического разнообразия в таком ключе служит отказ от рассмотрения совокупности признаков как некоего «статистического ансамбля», на котором должны выполняться выражаемые интегральными оценками простые зависимости вроде феномена Ключе–Керфута. Не менее продуктивен индивидуальный подход к признакам, отвергающий противопоставление статистических закономерностей и «исключений» из них, якобы незаслуживающих внимания. Те или иные проявления анализируемых форм изменчивости на разных признаках

— ни что иное как разные «локальные» биологические закономерности, которые нужно уметь видеть.

* * *

Из предыдущего явствует, что существенно разные подходы к описанию морфологического разнообразия могут иметь одинаковую содержательную интерпретацию с точки зрения базовой нуль-модели. Последнее верно в отношении двух способов выявления и сопоставления трендов — «векторного» в контексте Q -аспекта и «скалярного» в контексте R -аспекта рассмотрения морфопространства. Это, очевидно, свидетельствует о единой причинной обусловленности совпадения трендов, выявляемой независимо от того, в каком аспекте они рассматриваются.

Вместе с тем, подобные совпадения — далеко не общее правило. Так, степень совпадения трендов и перекрывания подпространств, соответствующих формам групповой изменчивости, между собой никак не связаны (см. рис. 4). Тренды могут совпадать (точнее, быть параллельными) при неперекрывании подпространств и, напротив, быть разнонаправленными при их существенном перекрывании. Между тем выше было выдвинуто допущение, что степень перекрывания подпространств отражает сходство факторов, структурирующих изменчивость. Обоснованность такой интерпретации косвенно подтверждается тем, что в синэкологии «векторное» представление разнообразия используется именно для оценки перекрывания ниш — аналога перекрывания морфопространств (Пианка, 1981; Sohn, 2001).

Налицо противоречие, тем более явное, что оба параметра — совпадение трендов и перекрывание подпространств — имеют отношение к Q -аспекту рассмотрения морфопространства. Оно может свидетельством о том, что либо такие параметры отражают существенно разные аспекты структуры морфологического разнообразия, формируемые разными факторами, либо какой-то из них (например, перекрывание подпространств) формально допустим и даже интуитивно понятен, но не имеет (как минимум явного) биологического смысла.

В подходах, опирающихся на дисперсионный анализ, открытым остаётся вопрос о соотношении оценок перекрывания (или преемственности) форм изменчивости и их сопряжённого факторного эффекта. Имеющиеся (правда, более чем ограниченные) данные показывают, что здесь прямой связи нет (Павлинов и др., 2008).

Из этого видно, что одна из актуальных методологических проблем, связанных с изучением структуры морфологического разноо-

бразия, — выяснение соотношения между разными его параметрами. При этом одинаково значимым представляется анализ этой проблемы как с формальной (на уровне языка описания), так и содержательной (на уровне интерпретации) точек зрения.

Нуль-гипотезы и их тестирование

Всякий макропараметр, описывающий вероятностное поведение или состояние некоторой совокупности объектов, по определению является статистикой. Это значит, что его характеристикой служит не столько некоторое единичное значение («математическое ожидание»), сколько некоторый диапазон таких значений («доверительный интервал»), в пределах которого вероятность повторного получения этого же значения при соблюдении стандартных условий исследования выше, чем за его пределами. Согласно этому, в стандартный протокол исследований таких совокупностей в качестве условия корректности включается определение доверительных интервалов для оценок макропараметров. Они служат средством проверки достоверности («статистической значимости») полученных результатов, имеющей форму тестирования реальных данных относительно нуль-гипотезы. Последняя включает простейшее допущение о таком поведении или состоянии исследуемой совокупности, которое является случайным с точки зрения утверждений рабочей гипотезы. В зависимости от характера макропараметра, это может быть случайным образом выбранное значение оценки из всего диапазона возможных значений или случайный характер различия/сходства значений оценок, полученных для разных подвыборок или параметров исследуемой совокупности.

Всё это, очевидно, верно в отношении исследования морфологического разнообразия. Хотя в некоторых (возможно, во многих) случаях допустимо ограничиваться строго количественными сравнениями, всё-таки желательно дополнять их проверкой достоверности результатов. Проблема здесь в том, что в настоящее время не известно аналитически строгих методов вычисления доверительных интервалов для оценок большинства параметров, используемых при описании названного разнообразия как некоего структурированного целого. В связи с этим широкое применение находят методы реорганизации исследуемых реальных совокупностей (*resampling*), такие как рандомизация и бутстреп. Первый служит для проверки нуль-гипотезы случайного характера самой оценки данного параметра в данной совокупности или любой из её подвыборок. Второй служит для проверки случайного характера

сходства/различия оценок данного параметра, полученных для разных совокупностей (подвыборок).

В исследовании морфологического разнообразия, ориентированных на таксономические его формы, нуль-гипотезы формулируются в отношении заполнения морфопространства (Pie, Weitz, 2005). Из параметров, рассмотренных в предыдущем разделе, нуль-гипотезы наиболее очевидны для объёма и перекрывания подпространств, их долей в общем разнообразии, преобладающих трендов (векторов).

Для композитных подпространств, соответствующих групповой изменчивости, принимаются нуль-гипотезы о том, что: а) доля (удельный объём подпространства) данной формы изменчивости равна доле (объёму подпространства) для случайного варьирования, т.е. групповая изменчивость не выражена; б) доли (объёмы подпространств) двух форм изменчивости равны. Сходные гипотезы выдвигаются в отношении направлений векторов: а) данный вектор случаен относительно осей морфопространства; б) различия между векторами случайны. Для обоих параметров при проверке нуль-гипотезы (а) применяется рандомизация значений переменной, обозначающей данную форму изменчивости; для проверки гипотезы (б) — процедура бутстрепа.

Элементарное подпространство по определению (см. выше) соответствует индивидуальной изменчивости в биологически однородной группе организмов. Для него несомненно осмысленна нуль-гипотеза (б) о равенстве долей изменчивости (объёмов подпространств) в общем морфопространстве. Что касается нуль-гипотезы (а), то в данном случае она имеет несколько иной смысл: речь может идти об однородности элементарного подпространства, соответствующего строго случайному варьированию признаков. Методы проверки нуль-гипотез те же, что и в предыдущем случае.

В отношении перекрывания элементарных подпространств, очевидно, должна проверяться нуль-гипотеза об их тождестве, т.е. отсутствии различий между ними. По сути это утверждение аналогично нуль-гипотезе (а) для включающего композитного подпространства, что, очевидно, предполагает и сходный способ проверки посредством бутстрепа. Случай с перекрыванием композитных подпространств не столь однозначен, поскольку их удельный объём определяется с учётом элементарных подпространств, что существенно усложняет процедуру бутстрепа.

Для дисперсионного анализа процедуры рандомизации и бутстрепа определены достаточно строго и, видимо, не вызывают осо-

бых нареканий. Следует только иметь в виду, что разные модели этого анализа дают несколько различные доверительные интервалы: на основе модели III в методе MANOVA они оказывают более широкими, чем на основе модели наибольшего правдоподобия в методе Variance Components (Павлинов и др., 2009). Таким образом, первый метод более консервативен и даёт более низкие оценки значимости различий.

В отношении дистантного анализа эмпирические (всё те же, очень ограниченные) данные показывают, что бутстреп даёт несколько смещённые в сторону меньших значений доверительные интервалы (Лисовский, Павлинов, 2008). Причина в том, что «дублирование» экземпляров в матрице данных при её бутстрепировании приводит к появлению избыточных нулей в матрицах евклидовых расстояний, рассчитанных для бутстреп-реплик. Поэтому полученные для последних значения удельного объёма оказываются в среднем меньше вычисленного для исходных данных. Таким образом, показываемое бутстрепом смещение доверительного интервала для оценки объёма морфопространства объясняется не свойствами последнего (Zelditch et al., 2004), а представляет собой «математический артефакт». Следовательно, стандартная процедура бутстрепа в данном случае применима с оговорками и требует определённой доработки.

Отдельного упоминания требует та нуль-модель, которая была сформулирована выше в отношении «преемственности» разных форм изменчивости. Разумеется, она по содержанию принципиально отличается от стандартного стохастического понимания нуль-моделей, в том числе тех, которые выдвигаются, например, при анализе заполнения морфопространства. Приписывать ей «нуль»-статус имеет смысл в связи с тем, что она предполагает простейшую причину формирования «производной» формы групповой изменчивости — её полную зависимость от «исходной» формы и отсутствие влияния других факторов. Соответственно, опровержение нуль-модели означает признание, что это последнее влияние присутствует и иные факторы хотя бы частично определяют структуру анализируемого морфопространства (разумеется, речь не идёт об указании природы этих факторов).

Очевидно, такой анализ подразумевает индивидуальный подход к признакам (см. предыдущий раздел о *R*-аспекте рассмотрения морфопространства). Если их совокупность считать статистическим ансамблем, в такой ситуации должна приниматься стандартная нуль-гипотеза, предполагающая случайный характер связи между фор-

мами изменчивости. Соответственно, её опровержение приводит к признанию сильного влияния каких-то факторов, упорядочивающих структуру морфопространства, в том числе и тех, которые подразумеваются вышеуказанной нуль-моделью.

Проблема «неевклидовости» морфопространства

Всякое морфопространство, которое задано исходными признаками, характеризующими непосредственно особей, является неевклидовым. Это означает, что а) его оси неортогональны вследствие корреляции признаков и б) в силу аллометрических отношений между признаками их корреляции варьируют по градиентам осей.

Общая проблема здесь в том, что практически все упомянутые выше методы, используемые для описания свойств морфопространства, предполагают его евклидовость, поскольку не учитывают указанных свойств осей. Это означает, что получаемые с их помощью оценки в любом случае оказываются смещёнными и из-за этого приближёнными, несмотря на всю точность и строгость итоговых цифр. Отчасти эта мнимая точность устраняется вычислением доверительных интервалов; но они не могут считаться средством решения названной проблемы.

Межпризнаковые корреляции служат одним из основных её источников. Причина в том, что рассмотренные выше оценки абсолютных и относительных объёмов, получаемые с помощью дисперсионного и дистантного анализов, являются строго аддитивными. В них каждый признак вносит свою долю разнообразия без учёта его связей с другими признаками. Однако если признаки сильно скоррелированы, они формально «дублируют» друг друга как носители информации о разнообразии. Поэтому, очевидно, суммарная оценка разнообразия, полученная на основании таких признаков, будет (при прочих равных) завышенной в сравнении с тем случаем, когда признаки не скоррелированы (Павлинов и др., 2009).

В стандартных статистических процедурах данная проблема решается с помощью множественного **F-критерий** или «лямбда» Уилкса. Однако они позволяют оценить значимость эффектов, но не их «количество». В исследованиях, связанных с изучением морфологического разнообразия, используется переход от исходных скоррелированных признаков к ортогональным переменным, вычисляемым на их основе, таким как главные компоненты, число которых определяется заданным критерием достаточной мерности морфопространства (как она определена выше) (Zelditch et al., 2004). Возможным

решением было бы введение неких поправочных коэффициентов в оценки объёмов, учитывающие уровень скорелированности признаков (вроде коэффициента детерминации), но...

Но с содержательной точки зрения такого рода формальные решения едва ли состоятельны. Дело в том, что причины межпризнаковых корреляций бывают разными, в том числе биологически значимыми — функциональными, топографическими, эргонтическими и т.п. Кроме того, связи между размерными признаками формируются в процессе роста животных. Но как отмечалось выше, размерные различия между группами, которые мы фиксируем и анализируем как формы изменчивости, во многом обусловлены именно разной продолжительностью и/или скоростью роста особей. Следовательно, исключение таких «ростовых» корреляций формальными средствами будет означать утрату части биологического содержания и приводить к оценкам параметров морфологического разнообразия, «смещённым» в биологическом смысле.

Это значит, что при решении рассматриваемой проблемы необходимо различать «формальные» и «биологические» корреляции. Первые (между буквально «дублирующими» друг друга промерами — например, разных длин черепа) действительно следует исключать из анализа, вторые (функциональные, эргонтические и т.п.) должны, очевидно, сохраняться. Такой способ решения ещё раз возвращает нас к тому, что совокупности признаков, на основе которых исследуется разнообразие морфосистем, нельзя рассматривать как «статистические ансамбли»: и их выбор, и их анализ должны быть биологически осмысленными, т.е. опираться на методологию классической морфологии, имеющей дело с организмами и их свойствами.

Ещё один важный источник неевклидовости морфопространства — нелинейность связей между его характеристиками, означающая, что эта связь может меняться по градиенту осей. Данное обстоятельство в первую очередь необходимо принимать во внимание, работая с такими показателями как сонаправленность трендов изменчивости. Очевидным решением этого аспекта проблемы может быть «детализация» градиентов осей морфопространства и определение соответствующих характеристик для каждого фрагмента в отдельности.

Заключение

Ниже представлены некоторые позиции, важные для развития проблематики морфологического разнообразия, которая может составить теоретическое ядро соответствующей исследовательской программы.

1. Морфологическое разнообразие (МР) есть «внешнее» проявление биологического разнообразия — имманентного свойства развивающейся структурированной биоты. МР есть макропараметр биоты, несводимый к простой сумме различий между организмами. Имеется определённое соответствие между структурой биоты и структурой МР

2. Структура биоты есть следствие действия совокупности разных категорий причин (в первую очередь экологических и исторических). Изучение свойств МР служит необходимой предпосылкой познания причин структуризации биоты.

3. Компонентами МР являются формы разнообразия (изменчивости). Со структуралистской точки зрения разные формы групповой изменчивости эквивалентны друг другу, выделенность любой из них осмысленна в контексте некоторой содержательной теории. Изучение МР есть изучение всей совокупности составляющих его форм разнообразия.

4. Между по крайней мере некоторыми формами разнообразия предполагаются определённые причинно-следственные отношения, позволяющие говорить о своего рода преемственности между ними и разделять их на «первичные» (исходные) и «вторичные» (производные). Для анализа названных отношений эффективна нуль-модель, подразумевающая прямую связь между исходными и производными формами разнообразия. Отклонения от неё свидетельствуют о действии иных причин, несводимых к преемственности.

5. Ключевым формализмом для исследований МР является концепция морфопространства; формы разнообразия образуют его подпространства. Элементарные подпространства соответствуют индивидуальной изменчивости биологически однородных групп организмов; композитные подпространства соответствуют формам групповой изменчивости. Они могут рассматриваться с точки зрения Q - и R -аспектов; для их описания используются скалярные (мерность, объём, доли, перекрывание) и векторные (направленность, сонаправленность) характеристики.

6. Разрабатываются два основных стандартных подхода к количественному анализу свойств МР: дисперсионный анализ и дистантный анализ. Существенное различие между ними состоит в том, что дополнением совокупности элементарных подпространств до общего морфопространства в первом случае является неопределённая изменчивость, во втором — подпространство, соответствующее межгрупповым различиям.

6. Основную методологическую проблему изучения МР составляет противоречие между неевклидовой природой морфопространства и «линейными» свойствами основных количественных методов его описания (см. п. 6), предполагающих аддитивность оценок его параметров. Поэтому эти оценки следует рассматривать как смещённые и приближённые. Для эффективного исследования свойств МР это противоречие должно быть устранено.

Благодарности

Разные фрагменты настоящей статьи и изложенные в ней идеи обсуждались с А.А. Лисовским, О.Г. Нановой, А.Г. Васильевым, В.С. Лебедевым, которым я весьма признателен за критику и конструктивные предложения.

Статья подготовлена при частичной поддержке РФФИ (грант 06-04-49134-а).

Список литературы

- Баранцев Р.Г. 2003. Синергетика в современном естествознании. М.: УРСС. 144 с.
- Беклемишев В.Н. 1994. Методология систематики. М.: КМК Sci. Press. 250 с.
- Блэкит Р.Э. 1968. Морфометрический анализ // Математическая и теоретическая биология. М.: Мир. С. 248–273.
- Вайнберг С. 2004. Мечты об окончательной теории. М.: Едиториал УРСС. 256 с.
- Васильев А.Г. 2005. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига. 640 с.
- Воробьева Э.И., Мейен С.В. 1978. Морфологические исследования в палеонтологии // Современная палеонтология. Т.1. М.: Недра. С. 90–123.
- Заварзин Г.А. 1974. Фенотипическая систематика бактерий: пространство логических возможностей. М.: Наука. 141 с.
- Ильин В.В. 2003. Философия науки. М.: Изд-во МГУ. 360 с.
- Лисовский А.А., Павлинов И.Я. 2008. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 2. Скалярные и векторные характеристики форм групповой изменчивости // Журн. общ. биологии. Т. 69. № 6 (в печати).
- Мейен С.В. 1977. Мерономия и таксономия // Вопросы методологии в геологических науках. Киев: Наук. думка. С. 25–33.
- Павлинов И. Я. 2005. Введение в современную филогенетику (кла-

- догенетический аспект). М.: Тов-во научно изд. КМК. 391 с.
- Павлинов И.Я., Нанова О.Г. 2009. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 3. Дистантный анализ объема и заполнения морфопространства // Журн. общ. биологии. Т. 70. № 1 (в печати).
- Павлинов И.Я., Нанова О.Г., Спасская Н.Н. 2008. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 1. Соотношение разных форм групповой изменчивости // Журн. общ. биологии. Т. 69. № 5 (в печати).
- Павлинов И.Я., Нанова О.Г., Спасская Н.Н. 2009. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 4. Оценки долей разных форм изменчивости с помощью дисперсионного анализа // Журн. общ. биологии. Т. 70. (в печати).
- Перминов В.Я. 2001. Философия и основания математики. М.: Прогресс — Традиция. С. 37–40.
- Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.
- Фалеев В.И., Галактионов Ю.К., Васильев А.Г. 2003. Общие проблемы изучения внутривидовой морфологической изменчивости млекопитающих // Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. Новосибирск: Изд-во СО РАН. С. 8–26.
- Чайковский Ю.В. 1990. Элементы эволюционной диатропики. М.: Наука. 270 с.
- Шварц С.С. 1963. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 3. С. 417–433.
- Шишкин М.А. 1988. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т.1. М.: Недра. С.142–169.
- Шмальгаузен И.И. 1968. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука. 224 с.
- Яблоков А.В. 1966. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука. 364 с.
- Brooks D.R., Wiley E.O. 1986. Evolution as entropy. Chicago: Univ. Chicago Press. 335 p.
- Eldredge N., Cracraft J. 1980. Phylogenetic patterns and the evolutionary process. N.Y.: Columbia Univ. Press. 349 p.
- Erwin D.H. 2007. Disparity: morphological pattern and developmental context // Palaeontol. Vol. 50. Pt 1. P. 57–73.
- Foote M. 1996. Models of morphological diversification // Eds D. Jablonski, D. Erwin, J. Lipps / Evolutionary paleobiology. Chicago: Univ. Chicago Press. P. 62–86.

- Gould S J. 1989. *Wonderful life*. N.Y.: Norton, 347 p.
- Kluge A.G., Kerfoot W.C. 1973. The predictability and regularity of character divergence // *Amer. Natur.* Vol. 107. P. 426–442.
- Levinton J. 1988. *Genetics, paleontology, and macroevolution*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 637 p.
- Lyons-Weiler J., Hoelzer G.A., Tausch R.J. 1996. Relative apparent synapomorphy analysis (RASA). I: The statistical measurement of phylogenetic signal // *Mol. Biol. Evol.* Vol. 13. № 6. 3. 749–757.
- McGhee G.R. 1991. *Theoretical morphology: the concept and its applications* // Eds N.L. Gilinsky, P.W. Signor / *Analytical paleobiology. Short courses in paleontology*, Vol. 4. Knoxville (Tenn.): Paleontol. Soc. P. 87–102.
- McGhee G.R. 1999. *Theoretical morphology: the concept and its application*. N.Y.: Columbia Univ. Press. 316 p.
- Miles D.B., Dunham A.E. 1993. Historical perspectives in ecology and evolutionary biology: the use of phylogenetic comparative analysis // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* Vol. 24. P. 587–619.
- Mitton J. 1997. *Selection in natural populations*. Oxford: Oxford Univ. Press. 256 p.
- Nei M., Kumar S. 2000. *Molecular evolution and phylogenetics*. Oxford: Oxford Univ. Press. 333 p.
- Norton B.G. 1986. *The preservation of species: the value of biological diversity*. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press. 315 p.
- Page R.D.M. 2006. *Phyloinformatics: toward a phylogenetic database* // Eds X. Wu, L. Jain [et al.] / *Data Mining in Bioinformatics*. Berlin: Springer. P. 219–241.
- Pavlinov I.Ya.. 2007. On the structure of biodiversity: some metaphysical essays // Ed. J. Schwarz. *Focus on Biodiversity Research*. L.: Nova Sci Publ. P. 101–114.
- Pavlinov I.Ja., Puzachenko A.Yu., Shenbrot G.I., Rossolimo O.L. 1993. Comparing various forms of morphological diversity by means of dispersion analysis (exemplified by studying measurable morphological traits variation in three rodent genera, Mammalia) // *Журн. общ. биологии*. Т. 54. № 3. С. 324–328.
- Pie M. R., Weitz J.S. 2005. A null model of morphospace occupation // *Amer. Natur.* Vol. 166. P. 1–13.
- Raup D., Gould S.J. 1974. Stochastic simulation and evolution of morphology: towards a nomothetic paleontology // *Syst. Zool.* Vol. 23. № 3. P. 305–322.
- Roy K., Foote M. 1997. Morphological approaches to measuring biodiversity // *Trends Ecol. Evol.* Vol. 12. № 7. P. 277–281.

- Sarkar S. 2002. Defining “biodiversity”; assessing biodiversity // *The Monist*. Vol. 85. P. 131–155.
- Sarkar S., Margules C. 2001. Operationalizing biodiversity for conservation planning // *J. Biosci.* Vol. 27. Suppl. 2. P. 299–308.
- Sneath P.H.A., Sokal R.R. 1973. Numerical taxonomy: principles and practice of numerical classification. San Francisco: W.H. Freeman. 573 p.
- Sohn M.-W. 2001. Distance and cosine measures of niche overlap // *Social Networks*. Vol. 23. № 1. P. 141–165.
- Salisbury B.A. 1999. Strongest evidence: maximum apparent phylogenetic signal as a new cladistic optimality criterion // *Cladistics*. Vol. 15. № 2. P. 137–149.
- Zelditch M., Swiderski D., Sheets D.H., Fink W. 2004. Geometric morphometrics for biologists. Elsevier: Acad. Press. 416 p.

**МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ
НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ В СЕМЕЙСТВЕ
СОНЕВЫХ (GLIRIDAE, RODENTIA)**

Е. Г. Потапова¹, О. Л. Россолимо²

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
e-mail: lena-potapova@yandex.ru

²Зоологический музей МГУ

**Morphological diversity of mandible in the
dormice family (Gliridae, Rodentia)**

E. G. Potapova¹, O. L. Rossolimo²

¹A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS

²Zoological Museum of Moscow University

Diversity of glirid mandible morphology is investigated. Six principal morphotypes are recognized which are correlated to certain degree with trophic specialization. Similarity relations among 16 dormice species are evaluated using 23 measurements. These relations reflect both functional specialization of masticatory apparatus and taxonomic position of respective taxa. Genera *Glirulus*, *Selevinia*, and *Muscardinus* appeared to be most specific morphologically. Results concerning the latter genus do not contradict its phylogenetic relationships to the Leithiinae, as its morphological distinctiveness is basically due to high specialization of its mandible. Phylogenetic interpretation of mandible morphology in *Glirulus* is not clear.

Данная работа выполнена в рамках исследования закономерностей и факторов эволюционных преобразований морфо-функциональных систем черепа и оценки возможностей их анализа для филогенетических реконструкций. Объектом исследования является ключевой элемент челюстного аппарата — нижняя челюсть. Ее продвинутые варианты в значительной степени определяются особенностями ее функционирования, но реализованными на базе характерного для группы исходного варианта ее строения.

Адаптивная составляющая конструкции нижней челюсти грызунов напрямую может быть связана с их пищевой специализацией и роющей деятельностью, а опосредованно — со специализацией зрительной и акустической систем (в том случае, если они существенно влияют на изменение пространственных отношений в черепе). Попытка вычленить экологическую составляющую структуры морфологического разнообразия является необходимой предпосылкой для изучения филогенетического развития группы. Такой подход ранее был применен нами для реконструкции семофилиза нижней челюсти тушканчикообразных *Dipodoidea* (Потапова, 2000а,б; Потапова, Пузаченко, 2000).

Соневые *Gliridae* — прекрасная модель для подобного рода исследований. Эта группа хорошо очерчена морфологически и имеет довольно четко выраженную внутригрупповую экологическую и морфологическую дифференциацию (Wahlert, et al., 1993; Яхонтов. Потапова, 1993; Россолимо и др., 2001). Причем у соневых система факторов, определяющих адаптивные изменения челюстного аппарата, заметно упрощена по сравнению с тушканчикообразными. Ключевым фактором у них следует признать лишь пищевую специализацию. Роющая деятельность для соневых не характерна, а специализация слухового анализатора не оказывает существенного влияния на развитие их челюстного аппарата. Несмотря на то, что у них слуховые барабаны могут быть заметно увеличены, а у некоторых форм даже гипертрофированы, конструктивные особенности черепа сонь таковы, что увеличение размеров слуховых барабанов существенно не меняет пространственные отношения в области челюстного аппарата (Россолимо и др., 2001). Иными словами, у соневых строение челюсти отражает главным образом их филогению и пищевую специализацию.

Цель настоящего исследования — описать и сравнить строение нижней челюсти у разных родов и видов *Gliridae*, на качественном уровне выделить морфотипы, с помощью методов многомерной статистики определить структуру сходственных отношений нижней челюсти и по возможности выяснить, чем она определяется.

В этом исследовании мы исходим из следующих методологических допущений. Косвенным подтверждением определяющей роли филогенетической компоненты в структуре разнообразия может служить ее соответствие филогенетической или таксономической гипотезам, полученным на независимом материале. А определяющее влияние адаптивной компоненты в структуре сходства может под-

тверждаться сходством преимущественно по функционально нагруженным параметрам.

Материал и методы

В работе использованы материалы из коллекций Зоологического музея МГУ (ЗММУ) и Парижского национального музея (ПНМ). Проанализированы 16 видов, которые представляют все роды сонеобразных (за исключением *Chaetocauda*). Это следующие виды: *Glirulus japonicus* (Schinz, 1845) (ЗММУ, 1 экз. Япония), *Glis glis* (Linnaeus, 1766) (ЗММУ, 89 экз.: Ленкорань (37), окр. Джары, Азербайджан (30), окр. Хасавюрта, Дагестан (22)), *Muscardinus avellanarius* (Linnaeus, 1758) (ЗММУ, 14 экз. Приокско-Террасный заповедник), *Dryomys nitedula* (Pallas, 1778) (ЗММУ, 15 экз., Ай-Дере, Копет-Даг, Туркмения), *Eliomys quercinus* (Linnaeus, 1766) (ЗММУ, 12 экз., из разных точек ареала — Смоленская обл., Башкирский заповедник, Костромская обл.), *Myomimus roachi* Bates, 1937 (ЗММУ, 1 экз., Болгария), *M. setzeri* Rossolimo, 1976 (ЗММУ, 1 экз., с.-з. Иран), *M. personatus* Ognev, 1924 (ЗММУ, 2 экз., Копет-Даг, Туркмения), *Selevinia betpakdalensis* Belosludov, Bazhanov, 1938 (ЗММУ, 2 экз., Бетпак-Дала, Казахстан), *Graphiurus (Aethoglis) hueti* (ЗММУ, 2 экз., Гана, ПНМ, 2 экз.), *Graphiurus (Claviglis) crassicaudatus* (ПНМ, 1 экз.) и 5 видов номинативного подрода — *Graphiurus murinus* (ПНМ, 5 экз.), *G. parvus* (ЗММУ, 2 экз., Нигерия, ПНМ, 1 экз.), *G. kelleni* (ЗММУ, 1 экз., Намибия), *G. lorraineus* (ПНМ, 4 экз.), *G. spurelli* (ПНМ, 1 экз.).

При описании нижней челюсти, помимо оценки ее формы, особое внимание было уделено тем параметрам, которые отражают функциональные характеристики челюстного аппарата. Это высота и положение точки вращения челюсти, строение суставной головки, высота, наклон и размеры сочленовного и венечного отростков, положение и дифференциация углового отростка, положение массетерных гребней, размеры ямки на внутренней поверхности челюсти для крепления глубокой порции височного мускула, ширина симфиза и положение симфизного угла. Положение вершин всех отростков и их наклон определяли относительно линии верхнего края коронки коренных.

Чтобы оценить сходство нижней челюсти у разных видов, был выполнен ряд промеров, которые, с одной стороны, описывают форму челюсти, а с другой — отражают ее особенности как механической конструкции. Промеры выполняли между точками, указанны-

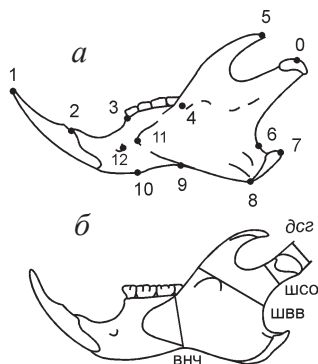


Рис. 1. Схема промеров нижней челюсти: *a* — точки 0–12 (*Graphiurus kelleni*), *б* — дополнительные промеры (*G. lorraineus*). внч — высота тела нижней челюсти, дсг — длина сочленовной головки, швв — ширина восходящей ветви, шсо — ширина сочленовного отростка.

Fig. 1. Measurements of mandible: *a* — points 0–12 (*Graphiurus kelleni*), *б* — additional measurements (*G. lorraineus*). внч — mandible body height, дсг — articulation head length, швв — ascending branch width, шсо — articular process width.

ми на рис. 1. Измеряли длину челюсти (дч) от вершины резца до края сочленовной головки, ее максимальную высоту (вч) от нижнего угла углового отростка до наиболее высокой точки челюсти, а также расстояние от ряда точек до заднего края сочленовной головки (0). Это вершина резца (1) и верхний край его альвеолы (2), передняя и задняя точки альвеолярного края коренных (3 и 4), вершина веночного отростка (5); наиболее глубокая точка задней вырезки нижней челюсти (6); вершины верхнего (7) и нижнего (8) углов углового отростка; точка перегиба нижнего края челюсти (9), вершина симфизного угла (10); передняя точка площадки в основании массетерных гребней (11), задний край подбородочного отверстия (12). Кроме того, измерены длина диастемы (2—3), альвеолярная длина зубного ряда (3—4), глубина задней вырезки (6—7), расстояние от вершины нижнего угла *pt. angularis* до заднего альвеолярного края коренных (4—8), минимальная ширина восходящей ветви нижней челюсти (швв), минимальная ширина сочленовного отростка (шсо) максимальная высота тела челюсти (мвч), длина сочленовной головки (дсг), кондиллобазальная длина черепа от переднего выступа альвеолы верхних резцов до мышцелка (кбд).

Кроме того, были рассчитаны индексы всех промеров относительно кондилобазальной длины, которые дают некоторое представление о пропорциях челюсти разных видов (без учета аллометрии).

Из-за различий в размерах и пропорциях челюсти, а также из-за того, что выборки по разным видам неравнозначны и для некоторых представлены малым количеством или даже единичными экземплярами, возникают серьезные методические проблемы, связанные с оценкой надежности и достоверности полученных классификаций. В этой связи излагаемые далее результаты следует рассматривать лишь как предварительные. Они приведены как иллюстрация возможных вариантов сходственных отношений нижней челюсти соневых (при допущении, что малые выборки или даже отдельные экземпляры отражают ее видовую специфику).

Для анализа полученных данных использовали общий алгоритм, который ранее применили для изучения структуры разнообразия нижней челюсти тушканчикообразных (Потапова, 2000а,б; Потапова, Пузаченко, 2000).

При сравнении видов в качестве их характеристик использовали средние значения промеров. Различия между признаками и между видами рассчитывали с помощью коэффициента ранговой корреляции гамма (γ), в качестве меры различий использована метрика 1- γ .

На основе полученной матрицы дистанций в ходе многомерного шкалирования (МШ) рассчитывали минимальное число и значения осей МШ, с помощью которых удается воспроизводить основные отношения между видами, отражающие разнообразие их нижней челюсти. Выбор минимальной размерности морфологического пространства проводили на основании анализа динамики величины стресса при изменении задаваемого числа осей МШ (Пузаченко и др., 1996). Рассчитанные в ходе анализа оси МШ в дальнейшем использовали как переменные для классификации видов и для выявления признаков, ее определяющих.

Классификацию признаков проводили методами кластерного анализа, используя, с одной стороны, матрицу ранговых корреляций, а, с другой — оси МШ. Применяли главным образом метод невзвешенного группового среднего (UPGMA).

Связь промеров с осями МШ оценивали по величине ранговой корреляции Спирмена. В результате были выявлены те признаки, изменчивость которых наиболее полно воспроизводится этими осями и, в конечном итоге, определяет характер распределения объектов в пространстве этих осей.

Для четырех родов (*Glis*, *Dryomys*, *Eliomys*, *Muscardinus*), по которым представлен наиболее полный материал, были проведены анализ главных компонент и дискриминантный анализ на основе матрицы относительных промеров. В данном случае такой подход правомочен в связи с тем, что все признаки мы «приводили» к длине черепа (т.е. фактически стандартизовали их), при этом сама длина в анализе не участвовала. Качество классификации особей формально оценивали по тому, насколько надежно идентифицируется их видовой принадлежности. Указанные роды использовали в качестве обучающей выборки, на основе апостериорных вероятностей по результатам дискриминантного анализа оценивали, к какому из них оказываются ближе *Glirulus*, *Claviglis*, *Myomimus* и некоторые другие.

Специфика строения нижней челюсти соневых

По сравнению с некоторыми группами грызунов (хомяковыми, тушканчиковыми, песчанковыми), у соневых строение нижней челюсти в целом довольно единообразно. Они характеризуются определенным сочетанием черт, в совокупности составляющих морфологический тип, который можно назвать глиридным (рис. 2).

Челюсть вытянута продольно, ее передняя часть (резцовый отдел и собственно тело) низкая, а задняя часть относительно высокая. Высота тела челюсти наибольшая у *Glis* и *Muscardinus*. Подбородочное отверстие расположено на уровне диастемы, диастема длинная. Симфизный угол сдвинут вперед к альвеолярному краю резца и только у *Muscardinus* он смещен назад на заднюю половину диастемы. Резцы короткие, их задний край не поднимается выше жевательной поверхности коренных, альвеолярный бугор не выражен. Массетерные гребни хорошо выражены. Их начало, как правило, приходится на уровень контакта предкоренного и первого коренного (P_4-M_1), у *Muscardinus* смещено вперед до уровня P_4 , а у *Selevinia* оказывается даже впереди зубного ряда, что, впрочем, обусловлено значительной редукцией коренных, а не сдвигом вперед жевательного мускула. Зубной ряд наклонен вперед. Нижний край челюсти с хорошо заметным перегибом в основании углового отростка, реже плавно изогнут (*Glis*). Поскольку угловой отросток низко опущен, нижнечелюстной угол отрицательный или равен нулю, лишь в редких случаях (например, у *Muscardinus*) положительный.

Восходящая ветвь широкая из-за значительных размеров венечного отростка. У одних форм она идет полого и практически не закрывает коренные снаружи (у *Graphiurus*, *Eliomys*, *Selevinia*), у

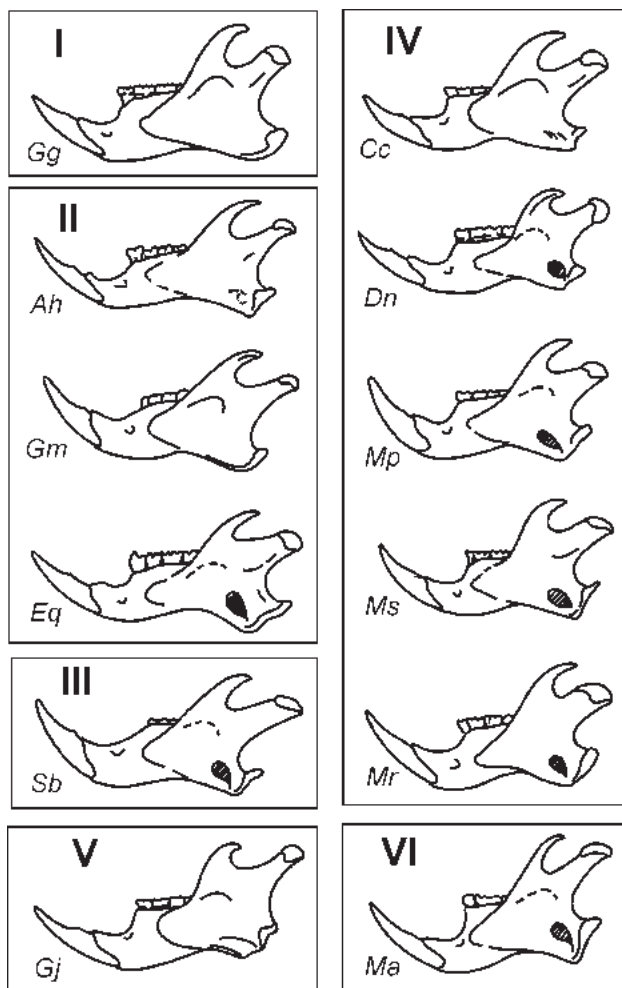


Рис. 2. Типы (I–VI) нижней челюсти соневых (см. текст).

Fig. 2. Types (I–VI) of mandible in Gliridae (see text).

Ah — *Graphiurus (Aethoglis) hueti*, *Cc* — *Gr. (Claviglis) crassicaudatus*, *Eq* — *Eliomys quercinus*, *Gg* — *Glis glis*, *Gm* — *Gr. murinus*, *Gj* — *Glirulus japonicus*, *Dn* — *Dryomys nitedula*, *Ma* — *Muscardinus avellanarius*, *Mp* — *Myomimus personatus*, *Mr* — *M. roachi*, *Ms* — *M. setzeri*, *Sb* — *Selevinia betpakdalensis*.

других поставлена более круто и частично закрывает последний коренной (у *Dryomys*, *M. personatus*, *M. roachi* — $1/2 M_3$, у *Glis*, *Glirulus* — $2/3 M_3$, у *M. setzeri* — весь M_3); у *Muscardinus* закрывает не только весь M_3 , но и половину M_2 . Сочленовный отросток довольно узкий и длинный, поэтому сочленовная головка у соневых вынесена далеко назад. Наклон отростка определяет подъем сочленовной головки над жевательной поверхностью коренных. Наиболее низко она расположена у *Eliomys* и большинства *Graphiurus*, а наиболее высоко поднята у *Muscardinus*. Ее подъем относительно жевательной поверхности растет в ряду *Eliomys*, *Graphiurus* — *Selevinia* — *Dryomys* — *Glis* — *Myomimus* (*personatus*, *roachi* — *setzeri*) — *Muscardinus*. Форма сочленовной головки разнообразна, от почти шаровидной до продольно вытянутой. Суставная поверхность занимает только ее дорсальную сторону (например, у *Selevinia*, *M. setzeri*), но у большинства сонь в той или иной степени спускается на латеральную (наиболее сильно у *Eliomys*, *Dryomys*) или медиальную (*Muscardinus*) сторону. Венечный отросток крупный, его вершина как правило расположена выше сочленовной головки. Ямка для крепления височного мускула на внутренней поверхности челюсти не выражена. Мускул крепится на плоской площадке в основании венечного отростка, которая у *Glis* слегка углублена.

Угловой отросток низко опущен, чаще всего с отверстием, реже без него, развернут относительно плоскости челюсти, имеет два угла, из которых нижний отогнут внутрь, верхний — наружу. Угловой отросток наиболее вариабелен по строению. Нижний угол может быть короче верхнего или оба заходят назад практически до одного уровня. У *Glis* отросток наименее развернут, нижний угол выражен слабо. Короткий угловой отросток у *Glirulus*, *Graphiurus* и *Dryomys*, длинный у *Eliomys*, *Myomimus*, *Selevinia*.

Подводя итог, тип строения челюсти соневых можно охарактеризовать следующим образом. Челюсть пролонгированная, ее передняя часть низкая, задняя высокая, подбородочное отверстие на уровне диастемы, диастема длинная, симфизный угол смещен вперед, альвеолярный бугор не выражен, массетерные гребни начинаются на уровне контакта между P_4 и M_1 , зубной ряд наклонен вперед, венечный отросток крупный и высокий, сочленовный отросток длинный, сочленовная головка отодвинута назад, ее подъем варьирует, угловой отросток опущен, чаще всего перфорирован, как правило, имеет две вершины, в разной степени развернутые относительно плоскости челюсти, край отростка изогнут, его внутренняя поверхность вогнутая,

ямка для височного мускула не выражена, нижнечелюстной угол отрицательный или равен нулю.

Многие из перечисленных черт встречаются и в других группах морфологически достаточно генерализованных грызунов, в частности, у палеарктических хомяковых и некоторых мышшиных. Но по сравнению с ними у соневых 1) очень узкий сочленовный отросток, 2) ярко выраженный перегиб нижнего края при переходе у угловому отростку, 3) относительно глубокая задняя вырезка, 4) практическое отсутствие или очень маленькие размеры альвеолярного бугра, так как резец относительно короткий, его край не поднимается выше жевательной поверхности коренных, 5) симфиз сдвинут вперед, 6) угловой отросток расположен очень низко, 7) венечный отросток поднимается выше сочленовного.

В рамках этого морфологического типа отдельные параметры варьируют. Наиболее изменчивы: высота тела челюсти, строение углового отростка, наклон сочленовного отростка, положение сочленовной головки (ее подъем и удаленность от зубного ряда). Угловой отросток представлен двумя типами: плоским (что свойственно хомяковым и мышшиным) и развернутым с двумя углами (что характерно, например, для трехпалых тушканчиков). Во втором типе наиболее широко варьируют длина отростка (а значит, и глубина задней вырезки) и угол его разворота в плоскости челюсти. Менее существенны изменения углового отростка в вертикальной плоскости (смещение вверх). В строении восходящей ветви варьирует относительная высота венечного и сочленовного отростков (венечный может быть намного крупнее и выше сочленовного, а может располагаться почти вровень с ним). Но наиболее заметные изменения связаны с увеличением угла наклона сочленовного отростка, благодаря чему сочленовная головка поднимается вверх. Такой подъем головки отмечен в разных таксонах соневых. Менее значимые по размаху вариации касаются смещения вперед массетерных гребней.

Большинство этих вариантов связано с изменением положения оси вращения челюсти и изменением наклона челюстных мышц, отражает специализацию челюстного аппарата в определенном режиме работы.

Характерным типом жевания грызунов является перемалывание. Оно объединяет и раздавливание, при котором зубная поверхность располагается перпендикулярно траектории движения нижней челюсти, и перетирание, при котором вектор механических усилий ориентирован косо по отношению к зубной поверхности (Ворон-

цов, Лабас, 1968; Никольский, 1990, 1997). В зависимости от того, какие движения челюсти преобладают, выделяют дробяще-давящий тип жевания (при котором раздавливание преобладает над перетираанием), перетирание круговое, перетирание в продольном или в поперечном направлении. Определенное направление тяги создается в результате перераспределения мышечных масс, изменения положения мест крепления челюстных мышц и изменения положения точки вращения челюсти. Было показано (Moose, 1968; Greaves, 1980; Никольский, 1997), что при перетирающем типе жевания весьма благоприятны подъем оси вращения челюсти вверх, смещение вперед начала массетерных гребней и дифференцировка углового отростка, связанные с усложнением структуры массетера и крыловидного мускула, а также усиление и смещение назад симфиза.

У форм с преимущественно дробяще-давящим типом жевания (характерным для плотоядных форм) и в меньшей степени с давяще-перетирающим (свойственным семеноядам) высота сочленовного отростка небольшая, он располагается на уровне или ненамного выше зубного ряда, венечный отросток увеличен, начало массетерных гребней более каудальное, угловой отросток может быть низко опущен.

Типология нижней челюсти *Gliridae*

Если рассматривать разнообразие формы нижней челюсти с типологических позиций, то в пределах семейства можно выделить несколько вариантов (см. рис. 2).

Наиболее генерализованный вариант (**тип I**) характерен для *Glis*. В этом роде нижняя челюсть очень похожа на таковую хомяков. Она высокая и относительно плоская, угловой отросток не перфорирован и слабо дифференцирован (не имеет четко выраженного нижнего угла и наименее развернут относительно плоскости челюсти), начало массетерных гребней наиболее каудальное. Восходящая ветвь широкая, крутая. Сочленовный отросток относительно короткий, умеренно приподнят. Венечный отросток наиболее высокий.

Остальные варианты представляют собой вариации специализированного «глиридного» морфотипа. Челюсть вытянутая, ее тело относительно низкое, массетерные гребни сдвинуты вперед, сочленовный отросток длинный и узкий, сочленовная головка вынесена назад, угловой отросток с четко выраженными, развернутыми углами. Разнообразие этого морфотипа проявляется прежде всего в высоте подъема сочленовной головки, длине углового отростка, в наличие

на нем отверстия (его нет лишь у *Graphiurus* и *Glirulus*), в размерах его углов и их смещении назад и вверх. В рамках этого обобщенного морфотипа можно выделить также несколько типов: они различаются пропорциями, которые обусловлены прежде всего различиями в высоте восходящей ветви и размерами углового отростка.

К типу II, который характеризуется наиболее вытянутой и низкой восходящей ветвью, можно отнести нижнюю челюсть *Eliomys* и *Graphiurus*.

У *E. quercinus* челюсть отличается наиболее пологим из всех Gliridae сочленовным отростком и низко расположенной сочленовной головкой, симметричной восходящей ветвью, специфическим строением сочленовной головки, и при этом довольно крупным и наиболее низко опущенным перфорированным угловым отростком, отделенным сзади от сочленовного глубокой заднечелюстной вырезкой.

Нижняя челюсть у всех рассмотренных видов *Graphiurus* устроена единообразно за исключением, пожалуй, *G. (Claviglis) crassicaudatus*, и по форме напоминает челюсть *Eliomys*, от которой отличается более коротким и менее развернутым угловым отростком, на котором отсутствует отверстие, более узким сочленовным отростком, более коротким зубным рядом, который в гораздо большей степени наклонен вперед. Как и у *Eliomys*, сочленовный отросток очень пологий, а сочленовная головка незначительно поднята и сдвинута далеко назад. Венечный отросток крупный и высокий. Подъем сочленовной головки, размеры и высота венечного отростка, высота челюсти в пределах рода слегка варьируют. Челюсть *Aethoglis* существенно не отличается от таковой *Graphiurus* s.str.

Среди графиурин выделяется *G. (Claviglis) crassicaudatus*. Тенденции, реализованные в строении челюсти этого вида, напоминают те, что отмечены для *Muscardinus* (см. ниже). Нижняя челюсть в целом и ее тело наиболее высокие в роде, венечный отросток также самый крупный и наиболее высоко поднят. Сочленовный отросток также наиболее высокий и сочленовная головка максимально для графиурин поднята над жевательной поверхностью коренных. Зубные ряды наиболее длинные, а зубы сохраняют поперечные режущие элементы на жевательной поверхности. Нижнечелюстной угол самый большой для графиурин, так как угловой отросток наименее опущен. И хотя тенденции преобразования челюсти у этого вида аналогичны таковым у *Muscardinus*, уровень их реализации гораздо ниже, поэтому в типологическом плане (по форме) нижняя челюсть *Claviglis* ближе к типу IV, к которому можно отнести челюсть *Dryomys* и *Myomimus*.

У *D. nitedula* нижняя челюсть в целом очень похожа на челюсть *Eliomys*, но отличается от нее более круто поставленной восходящей ветвью и очень коротким угловым отростком. Причем восходящая ветвь приподнята вся, поэтому не только сочленовная головка занимает более высокое положение, но и угловой отросток в целом приподнят, так что нижнечелюстной угол у этого вида больше, чем у *Eliomys*. Нижний угол углового отростка смещен назад и внутрь, а верхний укорочен и, как следствие этого, расстояние между углами уменьшено.

Характерными особенностями челюсти *Myomimus* являются: высокое тело, короткая диастема, крупный венечный отросток, высоко поднятая сочленовная головка, длинный и крупный угловой отросток с низко расположенным нижним углом и высоко поднятым верхним. Эти особенности челюсти *Myomimus* во многом определяются значительной кривизной резцов. Нижняя челюсть *Myomimus* при определенном сходстве в строении восходящей ветви с челюстью *Dryomys* имеет ряд отличий от нее. По сравнению с *Dryomys* венечный отросток крупнее и выше поднят, а угловой ниже опущен. В отличие от *Dryomys* и *Eliomys* у *Myomimus* (так же как и у *Selevinia*) линия диастемы не образует изгиба, а плавно переходит в альвеолярный край.

Вариант строения челюсти (**тип III**) у *Selevinia* близок к типу II (характерному для *Eliomys* и *Graphiurus*) и по сути дела представляет собой его сильно модифицированный вариант. Специфика строения челюсти *Selevinia* связана в основном с редукцией коренных. Челюсть длинная, вытянутая, восходящая ветвь пологая, коренные редуцированы и сдвинуты назад, в связи с чем диастемная часть очень пологая, а начало массетерных гребней оказывается впереди M_1 . Симфизный угол практически не выражен и сильно смещен вперед. Сочленовный отросток узкий и длинный и идет наклонно к жевательной поверхности. Сочленовная головка приподнята над жевательной поверхностью коренных выше, чем у *Eliomys*, но этот подъем более плавный и постепенный, так что головка оказывается сильно вынесена назад. По форме она напоминает таковую *M. setzeri*. Венечный отросток пологий и приподнят не очень высоко. Его вершина оказывается на уровне или чуть выше оси вращения.

Таким образом, по сравнению с другими видами с пролонгированной челюстью (такими как *Eliomys* и *Graphiurus*) у селевинии трезубец проксимальной части довольно узкий, так как угловой отросток незначительно опущен вниз (нижнечелюстной угол равен нулю). Угловой отросток длинный.

Наиболее уклоняющийся вариант глиридного типа (**тип V**) представлен у *Glirulus*. Его своеобразие проявляется прежде всего в строении углового отростка. Он очень короткий, угловой вырезки практически нет, верхний угол отогнут наружу, нижний — сильно внутрь, отверстия нет, наружная поверхность вогнутая. Кроме того, своеобразно строение восходящей ветви: сочленовный отросток очень узкий и пологий, но несмотря на это сочленовная головка высоко поднята, так как отросток очень длинный.

Вариант строения нижней челюсти (**тип VI**), который характерен для *Muscardinus*, может быть условно назван «полевым». Тело челюсти высокое. Начало массетерных гребней смещено вперед до уровня P_4 . Восходящая ветвь и угловой отросток подняты вверх, так что нижнечелюстной угол, пожалуй, самый большой среди Gliridae. Сочленовный отросток длинный и высоко поднят. Венечный отросток очень узкий и умеренно высокий. Нижний угол углового отростка смещен назад почти на один уровень с верхним и отвернут внутрь. Данный вариант получается, если типично глиридную челюсть повернуть вокруг оси вращения и достроить альвеолярный край коренных. Это приводит к увеличению высоты челюсти и подъему восходящей ветви и, в конечном итоге, к изменению положения точек крепления мышц. Симфиз оказывается смещенным назад, а начало массетерных гребней — вперед, угловая часть поднимается, восходящая ветвь становится круче, сочленовная головка поднимается, а край ветви накрывает зубной ряд сбоку. Т.е. возникают все те изменения, которые наблюдаются в строении нижней челюсти у зеленоядных форм в разных таксонах (Reppening, 1968; Потапова, 1988, 1990, 2000; Павлинов и др., 1990). Конструктивно челюсть *Muscardinus* близка к варианту, характерному для *Dryomys*, и легко из него выводится, но более далека от вариантов, характерных для *Glis* или *Glirulus*.

Таким образом, по форме нижней челюсти при визуальной оценке можно выделить несколько типов: генерализованный тип I (у *Glis*) и несколько продвинутых вариантов глиридного морфотипа. Тип II (у *Eliomys*, *Graphius*) представляет собой вариант вытянутой челюсти с относительно низко расположенной сочленовной головкой. Тип III (*Selevinia*) — его сильно модифицированный вариант. Тип IV, который характеризуется прежде всего большей высотой челюсти и большим подъемом сочленовной головки по сравнению с типом II, можно рассматривать как усредненный (наиболее типовой) для соневых. Он встречается у *Dryomys* и (в несколько иной модификации) у *Myomimus*. И, наконец, два уклоняющихся варианта с наиболее вы-

сокой восходящей ветвью, существенно различающиеся строением углового отростка и пропорциями задней части челюсти, представлены у *Glirulus* (тип V) и у *Muscardinus* (тип VI).

Выделенные морфотипы нижней челюсти демонстрируют определенное соответствие с конструктивными вариантами, отражающими функциональную специализацию челюстного аппарата. Типы II и III соответствуют специализации челюстного аппарата к работе в дробящее-давящем режиме. Эти типы характерны для плотоядных соневых (*Graphiurus*, *Eliomys*, *Selevinia*). У них челюсть вытянутая, сочленовная головка расположена низко, практически на уровне зубного ряда, а венечный отросток, наоборот, высоко поднят. Типы I, V и VI отражают специализацию в перетирании (или тенденцию к развитию этой специализации). Они встречаются у наиболее растительноядных форм соневых (*Glirulus*, *Glis*, *G. crassicaudatus*). У них сочленовный отросток более вертикальный, а сочленовная головка высоко поднята. Особенно ярко специализация в перетирании проявляется у *Muscardinus* (тип VI), челюсть преобразована по описанному выше «полевочному» варианту.

Анализ сходства нижней челюсти

Классификация особей

Внутреннюю структурированность разнообразия совокупной выборки Gliridae проверяли с помощью метода главных компонент на матрице относительных промеров и с помощью многомерного шкалирования на матрице корреляционных дистанций, полученной на исходных промерах. Результаты обоих анализов оказываются очень сходными (рис. 3).

Выделяются три группы видов: одна образована тремя географическими выборками *Glis*, вторую составляют *Muscardinus*, а в третью входят большинство остальных видов. Обособленно располагаются *Glirulus*, *Selevinia* и *Claviglis*, причем первый тяготеет к *Muscardinus*, второй — к *Eliomys*, а третий — к *Glis*. В третьей группе центральное место занимает *Dryomys*, от которого по разные стороны располагаются *Eliomys* и *Graphiurus*.

Такое распределение вполне согласуется с описанной выше типологией нижней челюсти, основанной на визуальной оценке ее формы. Расхождения проявляются лишь в оценке степени дивергенции и состава типов II и III, которые на данной схеме образуют единую группу. Данное распределение показывает, что в этой группе более

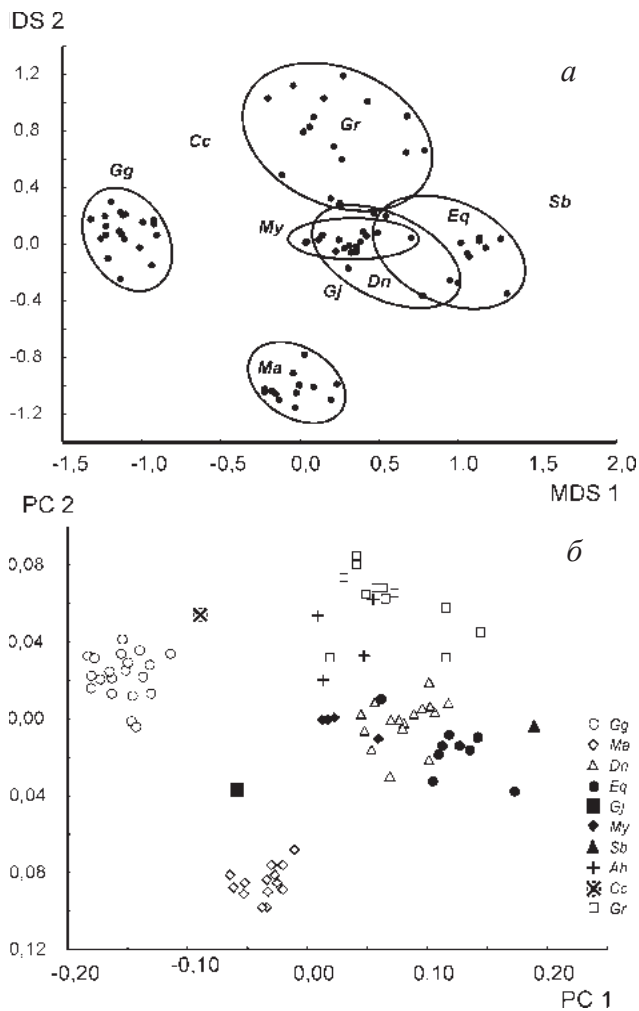


Рис. 3. Распределение особей в пространствах: *a* — осей многомерного шкалирования (MDS1–2), рассчитанных на основе матрицы корреляционных дистанций, *б* — первых главных компонент (PC1–2), рассчитанных по относительным размерам. Обозначения как на рис. 2.

Fig. 3. Distribution of specimens in the spaces of: *a* — multidimensional scaling axes (MDS1–2) extracted from correlation distance matrix, *б* — first principal components (PC1–2) extracted from relative measurements. Designations as in Fig. 2.

Табл. Дистанции Махаланобиса между родами сонь.
Table. Mahalanobis distances among glirid genera.

	1	2	3	4	5	6
1	0.00					
2	67.29	0.00				
3	59.10	52.09	0.00			
4	122.27	85.91	11.40	0.00		
5	53.53	48.99	5.22	21.77	0.00	
6	83.69	154.26	31.82	43.60	44.78	0.00

Примечание: 1 — *Glis*, 2 — *Muscardinus*, 3 — *Dryomys*, 4 — *Eliomys*, 5 — *Myomimus*, 6 — *Graphiurus*.

обособленное положение занимают *Eliomys*, а виды *Graphiurus* оказываются ближе к *Dryomys*, а не к *Eliomys*.

Распределение особей в пространстве главных компонент и осей многомерного шкалирования хорошо согласуется с родовой структурой семейства. Проверка методом дискриминантного анализа показала высокое качество идентификации родов и видов. Общая точность определения родов достаточно высокая, составляет 96%. Ошибочно были определены 4 экземпляра (по одному из родов *Dryomys*, *Eliomys*, *Graphiurus*, *Myomimus*). Из единичных экземпляров, не включенных в анализ, *Claviglis* определен как *Graphiurus*, *Glirulus* — как *Dryomys*, а *Selevinia* — как *Eliomys*.

Видовая принадлежность наименее определена для 1 экз. *Aethoglis* (вероятность 0.5); по одному экземпляру *Dryomys* и *Eliomys* были правильно определены лишь с вероятностью 0.60. Виды, представленные единичными экземплярами и поэтому не включенные в анализ, апостериорно идентифицированы следующим образом: *Myomimus roachi* и *M. personatus* — отнесены к *Dryomys*, *M. setzeri* — к *Eliomys*, большинство видов *Graphiurus* s.str. определены как *G. murinus*, а *Claviglis* — как *Aethoglis*; интересно, что *Glirulus* занял промежуточное положение между *Graphiurus* и *Glis*.

Дистанции Махаланобиса между родами (рассчитанные по значениям осей МШ в качестве переменных) показывают, что центральное положение в структуре разнообразия челюсти соневых занимает род *Dryomys*, который наименее отличается от всех рассмотренных родов (таблица).

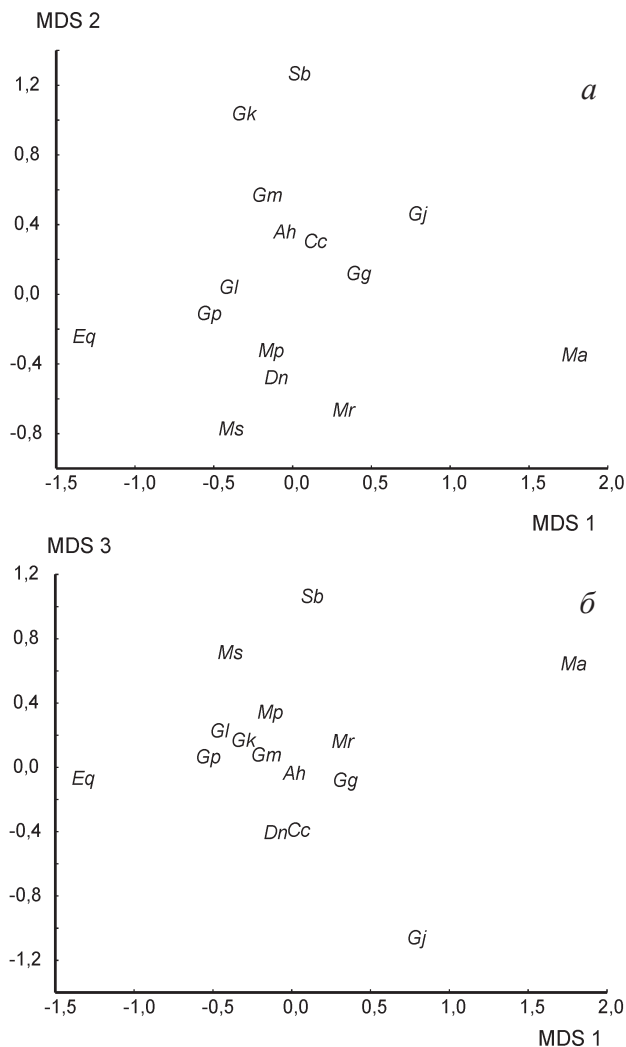


Рис. 4. Распределение видов в пространстве осей МШ (MDS1–3), рассчитанных на основе матрицы корреляционных дистанций. Обозначения как на рис. 2, 3.

Fig. 4. Distribution of species in the space of multidimensional scaling axes (MDS1–3) extracted from correlation distance matrix. Designations as in Fig. 2, 3.

Классификация видов

Для описания взаимоотношения видов оказалось достаточно трех осей МШ (рис. 4). Набор признаков, коррелирующих с этими осями, очень широк и их связь с ними довольно глубокая (значение коэффициента корреляции Спирмена может достигать 0.92). С первой осью скоррелировано большинство признаков, но наиболее сильные корреляции дают признаки, описывающие расположение сочленовного отростка с другими отростками и зубным рядом. В трехмерном пространстве осей МШ выявляется обособленное положение видов с наиболее уклоняющимся строением челюсти. Это *Muscardinus*, *Eliomys*, *Glirulus*, *Selevinia*. Выявленная при анализе распределения особей в пространстве осей МШ обособленность *Glis* в данном случае проявляется очень слабо. *Dryomys* и *Myomimus* образуют единую группу, графинуры располагаются близко к ним, но обособленно.

Классификации видов, построенные по средним значениям осей МШ и на основе матрицы корреляционных дистанций (рис. 5а,б), очень похожи и в целом соответствуют той картине, которая была выявлена при анализе совокупной выборки. В данной классификации четко проявляются таксономические отношения. Так, на дендрограмме, построенной по значениям осей МШ, графинуры (за исключением *Claviglis*) оказались объединены в единый кластер. Другой кластер составили виды подсемейства *Leithiinae*.

Проведенный анализ позволяет выявить наиболее надежные объединения. Устойчиво сходными оказались *Dryomys* и *Myomimus*. К этой группе, как правило, оказываются близки графинуры, которые вопреки ожиданиям, как правило, оказываются ближе к *Dryomys*, нежели к *Eliomys*. Однако они далеко не всегда объединяются в отдельный кластер, противопоставленный остальным соневым. Учитывая, что материал по этой группе представлен единичными экземплярами разных видов, говорить о структуре их отношений можно лишь весьма условно.

Взаимоотношения *Glis* с другими родами неустойчиво. Этот род либо оказывается совершенно обособленным от других, либо объединяется прежде всего с *Dryomys*. Роды *Glirulus*, *Muscardinus*, *Selevinia* по строению челюсти одинаково хорошо отличаются от всех остальных соневых и потому на всех классификационных схемах занимают обособленное положение.

Был проведен анализ сходства челюсти на матрице, из которой исключено несколько признаков, в наименьшей степени связанных с функциональными характеристиками челюстного аппарата (такие

как ширина сочленовного отростка, положение подбородочного отверстия и ряд других). Полученная дендрограмма (рис. 5б) четко отражает сходство видов по пищевой специализации.

Наиболее обособленное положение занял род *Selevinia*, челюсть которого наиболее изменена вследствие редукции коренных зубов.

Во вторую группу вошли насекомоядные формы и формы со смешанным типом питанием, использующие при жевании раздавливание и перетирание (если судить по строению их челюстного аппарата). Интересно, что в рамках этого функционального типа виды оказались сгруппированы в соответствии с их таксономической принадлежностью. Отдельный кластер образовали графиурины, другой составил род *Myomimus*, в третий вошли *Dryomys* и *Eliomys* — даже несмотря на существенные различия в функциональных характеристиках челюсти у разных видов названных таксонов.

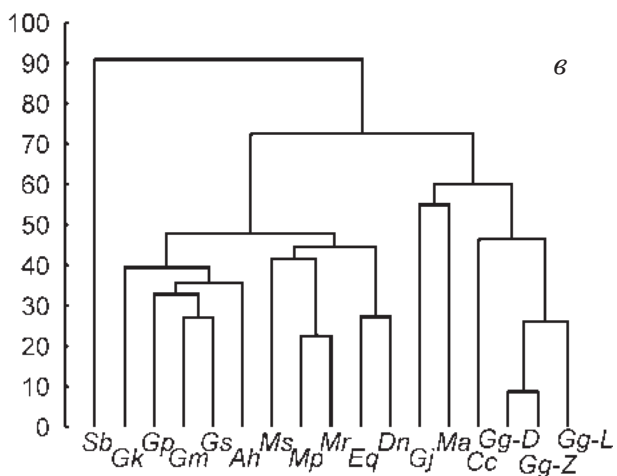
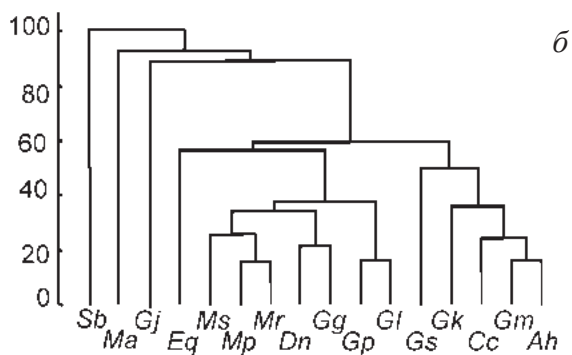
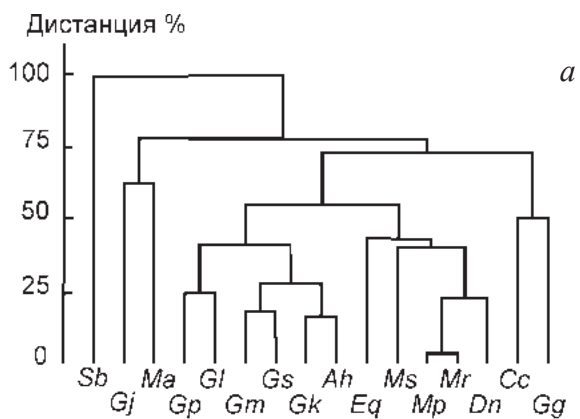
Третью группу (*Glis*, *Claviglis*, *Glirulus* и *Muscardinus*) составили растительноядные формы, челюстной аппарат которых преобразован для работы в перетирающем режиме, но принадлежащие к разным таксонам. Несмотря на описанные выше существенные морфологические различия в строении нижней челюсти у этих видов, функциональные характеристики их челюсти, выражающиеся через расстояние между биомеханически значимыми точками, оказались достаточно похожими.

Следует подчеркнуть, что эта третья группа представляет собой классическое объединение трех родов *Glis*, *Muscardinus* и *Glirulus* в один таксон. В нее, кроме того, вошел *Claviglis*, в строении челюстного аппарата которого, как обсуждалось выше, в наибольшей степени проявляются черты специализации к жеванию в режиме перетирания. Эта группа соответствует подсемейству Glirinae в одной из трактовок данного таксона (Wahlert et al., 1993; Holden, 1993). Следует отметить, что различия между членами этой группы достаточно велики и соответствуют (или даже превышают) различия между графиуринами и лейтиинами (центральный кластер).

Тот факт, что эти виды схожи по функциональным характеристикам, но при этом заметно отличаются по структурным параметрам, свидетельствует о независимом развитии этих таксонов.

Заключение

В структуре разнообразия нижней челюсти отражено влияние и исторической, и адаптивной составляющих развития. С одной стороны, выделенные типы связаны с особенностями пищевой специали-



зации форм, что накладывает определенный отпечаток и на структуру классификации видов. С другой стороны, схемы отношений, основанные на промерах, демонстрируют определенное соответствие гипотезам о таксономической структуре группы, что говорит о проявлении филогенетической компоненты в картине разнообразия нижней челюсти.

Сопоставить и оценить влияние этих составляющих достаточно сложно. Адаптивные факторы могли определять историческое развитие группы высокого таксономического ранга в целом: в этом случае сходство адаптивной специализации входящих в ее состав видов будет отражать их филогенетическое единство. С другой стороны, сходная пищевая специализация могла формироваться у представителей разных филогенетических линий независимо: в этом случае сходство конструкции будет параллельным и проявится главным образом в сходстве функционально значимых параметров.

Однозначно оценить ситуацию едва ли возможно. Примером может служить оценка взаимоотношения родов *Glirulus*, *Muscardinus*, *Glis*. Их морфологическое своеобразие настолько велико, что вопрос об их положении в системе и филогенетических взаимоотношениях с другими сонями на морфологическом материале однозначно не решается. Поэтому в существующих таксономических схемах представлены все возможные варианты их объединения — от включения всех трех родов в единый таксон до признания их полной независимости, включая все комбинации попарных объединений (Bruijn, 1967; Kratochvil, 1973; Wahlert et al., 1993; Daams, Bruijn, 1995; Chalin, Mein, 1979; Россолимо и др., 2001). Согласно молекулярно-филогенетическим реконструкциям, *Glirulus* близка к *Glis*, а *Muscardinus* тяготеет к группе лейтиин (Montgelard, 2003; Mitsuo et al., 2007).

Результаты данного исследования вполне согласуются с представлениями о близости *Muscardinus* именно к лейтиинам. Как было

Рис. 5. Классификация видов Gliridae методом UPGMA при разном представлении данных и оценках сходства: *a* — на основе первых трех осей МШ, *б* — на основе корреляционных дистанций, *в* — без учета промеров, не связанных с функциональными характеристиками. *Gg-L*, *Gg-Z*, *Gg-D* — *Glis glis* из Ленкорани, Азербайджана, Дагестана (соответственно). Остальные обозначения как на рис. 2, 3.

Fig. 5. UPGMA classification of species of Gliridae based on various representations of data and similarity measures: *a* — based on first three MDS axes, *б* — based on correlation distance matrix, *в* — without measurements not correlated with functional parameters. *Gg-L*, *Gg-Z*, *Gg-D* — *Glis glis* from Lenkoran, Azerbaidjan, Daghestan (respectively). Other designations as in Fig. 2, 3.

показано выше, основные отличия этого рода от других проявляются главным образом по функционально значимым параметрам и отражают высокую степень специализации челюстного аппарата. Однако базовые характеристики челюсти, касающиеся дифференциации углового отростка, строения и пропорций ее тела, некоторых размерных характеристик восходящей ветви, оказываются близки к таковым челюсти лейтиин. Таким образом, морфологические данные по строению нижней челюсти не противоречат молекулярно-филогенетическим реконструкциям.

Что касается *Glirulus*, то оснований для анализа филогенетических взаимоотношений этого рода по морфологии челюстного аппарата недостаточно. Его положение в структуре сходственных отношений челюсти неопределенно. Он обладает ярко выраженной спецификой, причем затрагивающей «базовые» характеристики челюсти, что проявляется и на дендрограммах, и при качественном описании морфотипов. Эта специфика такова, что по разным параметрам *Glirulus* может быть сближен и с *Glis*, и с *Muscardinus*, и даже с *Graphiurus*. Сходство *Glirulus* с *Glis* и с *Muscardinus* проявляется главным образом по функционально значимым параметрам, а потому не противоречит гипотезе о независимости их эволюционного развития, равно как и не опровергает гипотезу о филогенетической близости групп.

В заключении следует отметить следующее. Несмотря на то, что челюсть — важнейший компонент морфо-функционального узла и адаптивные преобразования в ее строении проявляются наиболее ярко, в структуре ее сходственных отношений у соневых на родовом уровне четко проявляется таксономическая (филогенетическая) составляющая. Это выявляется при описании челюсти с помощью размерных характеристик. Лишь в тех случаях, когда морфо-функциональная специализация заходит очень далеко, проявление исторической компоненты в отношениях сходства не выявляется.

Благодарности

Авторы признательны сотрудникам Парижского национального музея за материалы по соням и выражают глубокую благодарность И.Я. Павлинову, А.Ю. Пузаченко и В.С. Лебедеву за критические замечания и помощь в статистической обработке данных.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты № 03-04-48958, 06-04-49134-а, НШ № 2210.2008.4), а также программы РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России».

Список литературы

- Воронцов Н.Н., Лабас Ю.А. 1968. К сравнительной биомеханике челюстного аппарата некоторых мышеобразных (Murgoidea) грызунов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 73. № 5. С. 5–17.
- Никольский В.С. 1990. Некоторые аспекты биомеханики обработки пищи путем перетирания у млекопитающих // Зоол. журн. Т. 69. Вып. 4. С. 90–100.
- Никольский В.С. 1997. Общие принципы биомеханики челюстного аппарата млекопитающих // Зоол. журн. Т. 76. Вып. 1. С. 94–103.
- Павлинов И.Я., Дубровский Ю.А., Россоломо О.Л., Потапова Е.Г. 1990. Песчанки мировой фауны. М.: Наука. 368 с.
- Потапова Е.Г. 1989. К проблеме целостности формы на примере изучения специфики черепа полевок *Microtinae* и *песчанок Gerbillinae* (Rodentia) // Актуальные проблемы морфологии и экологии высших позвоночных. Ч. 2. М. С. 159–180.
- Потапова Е.Г. 1990. Эволюция челюстного аппарата песчанок // Эволюционные и генетические исследования млекопитающих. Ч. 2. Владивосток. С. 160–163.
- Потапова Е.Г. 2000а. Строение и морфологическое разнообразие нижней челюсти тушканчиковобразных (Rodentia, Dipodoidea) // Зоол. журн. Т. 79. Вып. 8. С. 1–12.
- Потапова Е.Г. 2000б. Пути преобразования нижней челюсти тушканчиковобразных (Rodentia, Dipodoidea) и роль разных адаптаций в становлении ее специфики // Зоол. журн. Т. 79. Вып. 12. С. 1445–1456.
- Потапова Е.Г., Пузаченко А.Ю. 2000. Анализ сходства в строении нижней челюсти тушканчиковобразных (Rodentia, Dipodoidea). // Зоол. журн. Т. 79. Вып. 9. С. 1–12.
- Пузаченко Ю.Г., Придня М.В., Мартин В., Санковский А.Г. 1996. Отображение видовых экологических ниш для сообществ смешанных лесов бассейна р. Хаббард-Брук (Белые горы, Новая Англия, Северная Америка) // Экология. № 6. С. 403–409.
- Россоломо О.Л., Потапова Е.Г., Павлинов И.Я., Крускоп С.В., Волцит О.В. 2001. Сони (Myoxidae) мировой фауны // Сб. тр. Зоол. муз. МГУ. Т. 42. 229 с.
- Яхонтов Е.Л., Потапова Е.Г. 1993. О положении сонь в системе грызунов // Под ред. М.В. Зайцева / Вопросы систематики, фаунистики и палеонтологии мелких млекопитающих. Тр. ЗИН РАН. Т. 243. С. 127–147.
- Bruijn H., de. 1967. *Gliridae, Sciuridae y Eomyidae (Rodentia, Mammalia)* miocenos de Calatayud (Provincia de Zaragoza, España) y surela-

- cion con la biostratigrafia del area // Bol. Inst. Geol. Mineral. Madrid. Vol. 78. P. 187–365.
- Chaline J., Mein P., Petter F. 1977. Les grandes lignes d'une classification evolutive des Muroidea // Mammalia. T. 41. № 3. P. 245–252.
- Daams R., Bruijn H., de. 1995. A classification of the Gliridae (Rodentia) on the basis of dental morphology // Hystrix (N.S.). Vol. 6. № 1–2. P. 3–50.
- Greaves W.S. 1980. The mammalian jaw mechanism — the high glenoid cavity // Amer. Natur. Vol. 116. № 3. P. 432–440.
- Holden M.E. 1993. Family Myoxidae // Eds D.E. Wilson, D.M. Reeder / Mammal Species of the World. A taxonomic and geographic reference. 2d ed. Washington: Smithsonian Inst. P. 163–770
- Kratochvil J. 1973. Männliche sexualorgan und system der Gliridae (Rodentia) // Acta Sci. Nat. Brno. Vol. 7. № 12. P. 1–52.
- Mitsuo N., Yasuda S.P., Sato J.J., Vogel P., Suzuki H. 2007. Phylogenetic relationships and divergence times among dormice (Rodentia, Gliridae) based on three nuclear genes // Zool. Scripta, Vol. 36. № 6. P. 537–546.
- Montgelard C., Matthee C.A., Robinson T.J. 2003. Molecular systematics of dormice (Rodentia: Gliridae) and the radiation of *Graphiurus* in Africa // Proc. Roy. Soc. Lond. B. Vol. 270. P. 1947–1955.
- Moss M.L. 1968. Functional cranial analysis of mammalian mandibular ramal morphology // Acta Anat. Vol. 71. № 3. P. 423–447.
- Reppening Ch.A., 1968. Musculature and origin of the subfamily Arvicolonae (Rodentia) // Acta Zool. Cracov. Vol. 13. № 3. P. 29–72.
- Wahlert J.H., Sawitzke S., Holden M.E. 1993. Cranial anatomy and relationships of dormice (Rodentia, Myoxidae) // Amer. Mus. Novit. № 3061. P. 1–32.

**АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЩЁЧНЫХ ЗУБОВ
ТРЕХ ВИДОВ ПСОВЫХ (МАММАЛИА:
CANIDAE) МЕТОДАМИ СТАНДАРТНОЙ И
ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ**

О. Г. Нанова

Зоологический музей МГУ

e-mail: nanova@mail.ru

**Analysis of variation of the cheek teeth in three
canid species (Mammalia: Canidae) by means
of standard and geometric morphometrics**

O. G. Nanova

Zoological Museum of Moscow University

Several methods of minimizing size from overall variation are compared, which are shape variables of geometric morphometrics, two methods of data standardization (by character means and by specimen centroids), and principal component analysis. The original data are cheek teeth in three canid species (*Alopex lagopus*, *Vulpes vulpes*, *V. corsac*). The shape variables and variables drawn from specimen centroids standardization are shown to give most close, though not identical similarity patterns. Contrary to this, the variables obtained by character means standardization give nearly identical similarity patterns with the one given by original measurements.

Morphological disparity of dentition of those three species is studied based on previous results of segregation of the shape and size components. All teeth are equally variable by their size while premolars are most variable in respect to their shape as compared to molars. It is shown that size variation does not correlate with the shape one. *V. vulpes* and *V. corsac* differ mutually by size only, while their differences from *A. lagopus* involve mainly shape component. The Medny Isl. population of the latter species is most specific by its toothrow shape.

Одной из проблем морфометрических исследований является соотношение между изменчивостью формы и размеров как разных аспектов морфологического разнообразия. Способы разделения этих двух составляющих любой достаточно сложной морфосистемы до сих пор остаются спорными и требующими осмысления (Rohlf, 1986; Bookstein, 1991; Navarro et al., 2004).

В стандартной морфометрии способы выявления формы на основе анализа линейных промеров сводятся к избавлению от размера и получению «в остатке» чего-то, что предположительно является формой (Bookstein, 1989, 1991). Таким образом, они дают лишь косвенную оценку различий по форме, не рассматривая форму как таковую.

Простейшим случаем такого подхода является вычисление различных индексов или стандартизация — например, деление индивидуальных значений каждого признака на его средневыворочное значение. Такая стандартизация снимает размерные различия между признаками, но не убирает размерные различия между экземплярами. Другим вариантом является деление признаков каждого экземпляра на его центроид. Такая стандартизация снимает размерные различия между экземплярами.

Еще один метод исключения размерных различий — метод главных компонент (Atchley et al., 1981). Многие исследователи допускают, что первая главная компонента берет на себя все размерные различия (либо большую их часть). Соответственно, принимается допущение, что прочие главные компоненты можно интерпретировать как переменные формы (Jolicœur, 1963). Однако в силу скоррелированности признаков и аллометрических зависимостей первая главная компонента берет на себя и некоторую часть изменчивости формы, а часть размерной составляющей распределяется по остальным осям (Somers, 1989). Поэтому данный метод, по-видимому, не позволяет полностью разделить эти две составляющие морфологического разнообразия.

Вычисление корреляционных дистанций по линейным промерам позволяет убирать размерные различия, в отличие, скажем от Евклидовых дистанций.

В отличие от стандартных морфометрических техник, методы геометрической морфометрии направлены именно на решение проблем работы с формой объектов как таковой (Bookstein, 1991; Rohlf, 1993; Павлинов, Микешина, 2002). Здесь объект описывается не линейными промерами, а координатами меток. Наряду с количествен-

ными оценками собственно переменных формы возможен визуальный анализ различий. В последнее десятилетие эти методы стали популярны в морфометрических исследованиях; к сожалению, они наиболее эффективны при работе с двумерными объектами, анализ трехмерных сложных объектов затруднен (Dean, 1996; Reig, 1998).

Работ, где используется одновременно несколько разных подходов к анализу морфологической изменчивости совсем немного (Corti et al., 1996; Claude et al., 2007), **еще меньше исследований, посвященных** сравнению методов выявляющих разные аспекты разнообразия (Rohlf, 1986; Navarro et. al., 2004).

В настоящей работе в сравнительном аспекте на основе некоторых методов стандартной и геометрической морфометрии рассмотрена изменчивость верхних щёчных зубов трех видов семейства псовых — песца (*Alopex lagopus*), лисицы (*Vulpes vulpes*) и корсака (*V. corsac*). Основные задачи включают: а) сопоставление результатов, полученных разными способами исключения размерной составляющей из изменчивости зубных рядов; б) на этой основе оценка соотношения разных проявлений групповой изменчивости по размерной составляющей и составляющей формы у названных видов.

Материал и методика

Исследовали черепа, принадлежащие трем видам псовых из следующих географических точек: песец — Чукотка (11; 11), Архангельская обл. (10; 12), о. Беринга (8; 14), о. Медный (10; 4); лисица — Чукотка (14; 4), Приморье (14; 3), Московская область (10; 13), Восточный Казахстан (5; 6), Туркмения (6; 2); корсак — Северный Казахстан (6; 8), Туркмения (8), Забайкалье (10). В скобках указано число самцов и самок соответственно. Для корсака из Туркмении и Забайкалья пол был известен не для всех экземпляров, поэтому в них анализировали все экземпляры в совокупности. Половую группу каждой географической выборки (для корсака из Туркмении и Забайкалья — географическую выборку) мы называем элементарной группой. В исследовании использовали только черепа сеголеток с наименее стертymi зубами.

Верхний зубной ряд фотографировали на виде снизу, закрепляя черепа таким образом, чтобы плоскость твердого неба была параллельна фокальной плоскости объектива. На твердом небе закрепляли линейку для масштабирования промеров зубов. Каждый зубной ряд фотографировали три раза. На оцифрованных изображениях щёчных зубных рядов расставляли метки (рис. 1а) с помощью компьютерной программы TPSdig (Rohlf, 1996). **Форму зубного ряда характеризова-**

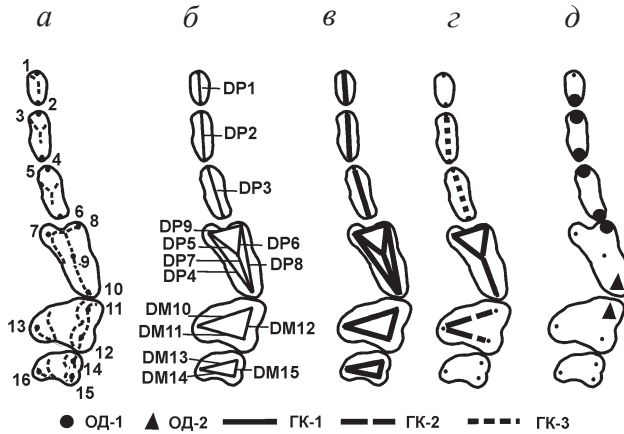


Рис. 1. Метки (а) и промеры (б) на верхних зубах псовых; их маркировка показывает их наибольший вклад в первые ГК (ОД) для разных типов данных: *в* – исходные промеры и СТД_1, *z* – СТД_2, *д* – метки.

Fig. 1. Position of landmarks (а) and measurements (б) on canid upper dentition; indicated are their most significant inputs in the first principal components or landmarks for different data types: *в* – original measurements and character means standardization, *z* – specimen centroids standardization, *д* – landmarks.

ли шестнадцатью точками. Каждое изображение зубного ряда размечали по три раза. Для каждого экземпляра на основе этих отдельных разметок вычисляли усредненную конфигурацию зубного ряда с помощью программы TPSrelw (Rohlf, 1998), которую использовали в дальнейшем анализе.

Щёчный зубной ряд характеризовали с помощью пятнадцати промеров. Измерения зубов проводили по тем же меткам (рис. 1б), которые использовали для анализа формы. Таким образом, наборы меток и промеров содержат близкое количество информации (хотя и не идентичное) о зубном ряде, что делает полученные на их основе результаты сопоставимыми.

Использовали несколько способов снятия размерных различий по исходным данным (ИД):

— стандартизация данных, которую проводили двумя способами: 1) делением каждого значения признака на среднее значение

этого признака в общей совокупности экземпляров (метод СТД_1); 2) делением признаков каждого экземпляра на центроидный размер данного экземпляра, вычисляется как квадратный корень из суммы квадратов признаков данного экземпляра (метод СТД_2);

— метод главных компонент (ГК), с помощью которого исследовали исходные и стандартизованные данные. ГК вычисляли на всей совокупности экземпляров, использовали ковариационную матрицу. Поскольку ГК1 берет на себя основную часть размерной изменчивости, то остальную совокупность ГК мы рассматривали в качестве переменных формы. Нагрузки промеров на отдельные главные компоненты рассматривали как их вклад в соответствующую долю изменчивости. Мы анализировали нагрузки промеров на первые две ГК в случае ИД и СТД_1 и нагрузки промеров на первые три ГК в случае СТД_2;

— методы геометрической морфометрии. В качестве переменной формы использовали значения относительных деформаций (ОД), которые вычисляли в программе TPSrelw при $\alpha=0$ (Rohlf, 1998), которые, по сути, являются главными компонентами частных деформаций. По совокупности относительных деформаций вычисляли Евклидовы дистанции, которые являются полным аналогом прокрустовых дистанций.

— корреляционные дистанции, которые вычисляли по средним значениям показателей элементарных групп на основе всех типов данных — исходные ИД, стандартизованных СТД_1, СТД_2, главных компонент промеров с исключенной ГК1, совокупности первых трех ОД. Кроме того, на основе этих же данных были рассчитаны Евклидовы дистанции. Для сравнения полученных матриц дистанций между ними рассчитали коэффициент кофенетической корреляции R_{COFH} , гипотезу о неслучайности матриц друг относительно друга проверяли с помощью теста Мантеля (p).

Выявление структуры изменчивости зубов проводили с помощью анализа компонент дисперсии (Straney, 1978; Leamy, 1983) всех типов данных. Использовали алгоритм наибольшего правдоподобия (иерархическая модель) (Павлинов и др., 2009). В качестве нефиксированных факторов рассматривали формы изменчивости — видовую, географическую, половую. Долю каждой формы изменчивости рассчитали в процентах от суммарной изменчивости, учитывая неопределенную изменчивость.

Анализ данных проводили с использованием пакетов программ серии TPS, NTSYS/pc+, Statistica 6.0.

Табл. 1. Результаты сравнения матриц Евклидовых и корреляционных дистанций для разных типов данных.

Table 1. Results of comparison of matrices of Euclidian and correlation distances for different data types.

	ИД	СТД_1	СТД_2	ГК	ОД
ИД	0.18/0.97	0.68/1.00	1.00/1.00	0.52/1.00	0.40/1.00
СТД_1	0.99/1.00	0.12/0.92	0.69/1.00	0.68/1.00	0.41/1.00
СТД_2	0.32/1.00	0.39/1.00	0.97/1.00	0.53/1.00	0.41/1.00
ГК	-0.20/0.23	-0.13/0.10	0.44/1.00	0.42/1.00	0.45/1.00
ОД	-0.09/0.22	-0.02/0.43	0.36/1.00	0.39/1.00	0.70/1.00

Примечание. В ячейках перед диагональю коэффициент корреляции, после диагонали тест Мантеля. Диагональные элементы соответствуют сравнениям между матрицами Евклидовых и корреляционных дистанций, ниже диагонали — сравнениям матриц Евклидовых дистанций, выше диагонали — сравнениям корреляционных дистанций. Обозначения данных: ИД — исходные промеры, СТД_1 — стандартизация промеров по средним, СТД_2 — стандартизация экземпляров по центроидам, ГК — главные компоненты с удаленной ГК1, ОД — относительные деформации по данным геометрической морфометрии.

Результаты и обсуждение

1. Сравнение матриц дистанций

В настоящем разделе сравниваются оценки общей структуры сходственных отношений, получаемые на основе дистантного анализа (Евклидовы и корреляционные дистанции) при разной форме представления исходных данных (исходные и стандартизованные промеры, координаты меток) (табл. 1).

Матрицы Евклидовых дистанций, полученные на данных ИД и СТД_1, оказались идентичны: $R_{\text{сopн}} = 0.99, p = 1.00$. Матрицы Евклидовых дистанций, рассчитанные на ОД и ГК с исключенной ГК1, оказались случайны относительно матрицы, рассчитанной на данных ИД.

Матрицы дистанций, рассчитанные на СТД_1, не скоррелированы с матрицами, рассчитанными на ОД и на главных компонентах с исключенной ГК1, но слабо скоррелированы с матрицей, рассчитанной на СТД_2.

Все матрицы, рассчитанные на данных, где так или иначе удалена размерная составляющая (за исключением СТД_1), имеют достоверную связь между собой ($p = 1.00$), хотя коэффициент корреляции невысок ($R_{\text{сopн}} = 0.36\text{--}0.44$).

Матрицы корреляционных дистанций, рассчитанные на ИД и СТД_2, идентичны, что тривиально математически. Во всех сравнениях тест Мантеля показал достоверную неслучайность матриц корреляционных дистанций, рассчитанных на разных типах данных, друг относительно друга. Матрицы, полученные на ОД, наименее скоррелированы со всеми остальными матрицами корреляционных дистанций: $R_{\text{сopн}} = 0.40\text{--}0.41$.

Матрицы Евклидовых и корреляционных дистанций оказались сходными для СТД_2 и ГМ, различны для ИД и СТД_1.

Как видно, исходные данные и стандартизованные по методу СТД_1 дают практически идентичную картину сходственных отношений. С другой стороны, отсутствие связи между сходственными отношениями по ИД и СТД_2, свидетельствует о том, что эти два способа представления данных действительно выявляют разные аспекты изменчивости зубной системы. При этом существенно, что сходственные отношения по данным СТД_2 и ГМ имеют общие черты. В целом, различные типы данных, где размерная составляющая (или ее существенная часть) удалена, дают сходные, хотя и не идентичные оценки. Наиболее сильно отличающуюся оценку сходственных отношений от линейных промеров, как исходных, так и стандартизованных, дает анализ координат меток.

Таким образом, из двух методов стандартизации исходных данных, СТД_1 и СТД_2, первый не решает задачи устранения размерной составляющей из различий между зубами у изученных видов. Такой результат несколько неожидан; возможная причина — малый диапазон варьирования значений промеров, которые были использованы нами для описания зубов. По-видимому, подобное вряд ли возможно, если абсолютные величины промеров различаются на порядок (например, для черепа или разных частей тела). Однако данный вывод требует специальной проверки с привлечением обоих примененных нами методов стандартизации.

В отличие от этого, метод СТД_2 весьма эффективен для решения названной задачи. Данный вывод можно считать, по-видимому, достаточно надёжным, если принять во внимание, что процедура приведения экземпляров к единому размеру делением на центроидный размер, описываемых набором промеров в стандартной морфо-

метрии, аналогична сведению экземпляров, описываемых набором координат в геометрической морфометрии. На этом основании можно полагать, что рассматриваемый метод стандартизации исходных данных приведением к центроидному размеру позволяет применять методы традиционной морфометрии для выявления различия по форме. Они могут быть эффективны, например, в тех случаях, когда использование геометрической морфометрии ограничено техническими сложностями при оцифровке и анализе сложных трехмерных объектов. Неполное соответствие данных СТД_2 и ГМ может быть связано с тем, что принятая нами система промеров не полностью описывает принятую систему точек: как показал В.А. Лапшов (1992), эта проблема решается триангуляционной системой промеров, связывающих попарно все точки на поверхности сложной морфосистемы. Проверка зависимости соответствия координат точек и промеров от полноты системы промеров требует отдельного исследования.

Важно отметить, что метод СТД_2 лишен существенного ограничения, неустранимо присутствующего в геометрической морфометрии. Как было сказано в начале статьи, в этой последней объекты выравниваются относительно эталона, параметры которого вычисляются на основании исходных данных и, таким образом, зависят от состава выборки. В отличие от этого, в процедуре СТД_2 стандартизация промеров каждого экземпляра происходит относительно его собственного центроида и не зависит от состава выборки.

2. Анализ главных компонент

В настоящем разделе рассмотрены соотношения долей дисперсии и вклады признаков (меток) в главные компоненты (относительные деформации) для разных способов представления исходных данных.

Для данных, учитывающих размерную изменчивость экземпляров, более 80% изменчивости приходится на первые две ГК. Так, в случае исходных промеров на ГК1 и ГК2 (из пятнадцати выделенных) приходится 85.83% общей изменчивости. При этом на ГК1 приходится 78.41% разнообразия, на ГК2 — 7.42% разнообразия. В случае данных СТД_1 на ГК1 и ГК2 (также из пятнадцати выделенных) приходится 82.85% общего разнообразия. При этом на ГК1 приходится 71.17%, на ГК2 — 11.68%. В обоих случаях все признаки вносят высокий вклад в ГК1 (корреляция более 0.7) (рис. 1в), их вклад в остальные четырнадцать ГК невелик (<0.7).

При анализе данных СТД_2 84.42% общего разнообразия приходится на первые шесть ГК. На ГК1 приходится 36.99% разнообразия,

на ГК2 приходится 16.89%, на ГК3 приходится 10.69%. В данном случае значимый вклад в ГК1 вносят промеры верхнего хищнического зуба DP5, DP6, DP7 и DP9, в ГК2 — поперечные промеры первого верхнего моляра DM10 и DM11 (рис. 1з). Вклад всех промеров в ГК3 ниже, чем в ГК1 и ГК2, наиболее скоррелированы с ГК3 промер DP2 (0.68) и DP3 (0.65).

При анализе данных геометрической морфометрии 80.65% общего разнообразия приходится на восемь первых относительных деформаций из выделенных двадцати восьми. На ОД1 приходится 30.48%, на ОД2 — 18.56%, на ОД3 — 9.40% разнообразия. Наибольший вклад в ОД1 вносят премоляры (точки 2, 3, 4, 5, 6, 8). Наибольший вклад в ОД2 вносит задний край третьего премоляра, четвертый премоляр и одна точка на первом моляре (точки 6, 8, 10, 11). В ОД3 наибольший вклад вносят точки 2, 3, 4, 5 (рис. 1д).

Таким образом, мерность пространства ГК, достаточная для описания разнообразия щёчных зубов, при анализе ИД и STD_1 оказывается существенно более низкой, чем при анализе STD_2 и данных геометрической морфометрии. В первом случае для адекватного описания этого разнообразия (доля объясненной дисперсии не менее 80%) достаточны всего две ГК, во втором — шесть (для STD_2) и восемь (для координат меток) ГК. Как и в предыдущем разделе (дистантный анализ), результаты анализа исходных данных и STD_1 сходны между собой, а анализа исходных данных, STD_1 с одной стороны и STD_2, координат меток с другой различны.

Распределение нагрузок меток сходно для исходных данных и STD_1: все промеры вносят значимый вклад в ГК1. Для STD_2 и координат меток картина распределения нагрузок иная. Помимо ГК1 нагрузки на себя берут и ГК2, ГК3 (ОД2, ОД3), происходит распределение промеров по разным ГК. Это распределение не идентично для промеров STD_2 и координат меток. По промерам STD_2 вклад хищнического зуба и первого моляра выше, а малых премоляров ниже по сравнению с координатами точек, по которым эти промеры брали.

3. Соотношение долей изменчивости

В настоящем разделе рассмотрены результаты дисперсионного анализа при разных способах представления исходных данных (табл. 2), основное внимание уделено суммарным долям дисперсии, приходящимся на разные формы морфологического разнообразия.

На объясненную дисперсию приходится 77.46% и 73.91% для ИД и STD_1 соответственно и 40.86%, 41.33%, 16.70% для данных

Табл. 2. Доли дисперсии (%), приходящиеся на отдельные формы изменчивости по результатам дисперсионного анализа, для разных типов данных.

Table 2. Portions of dispersion (%) explained by particular forms of variation as resulted from dispersion analysis applied to different data types.

Формы данных	Формы изменчивости			
	SPE	GEO	SEX	UNC
ИД	63.01	12.18	2.27	22.54
СТД_1	60.42	12.09	1.40	26.09
СТД_2	28.65	11.74	0.47	59.14
ГК	5.04	11.36	0.29	83.30
ОД	16.98	23.76	0.59	58.67

Примечание. Обозначения см. типов данных в табл. 1. Обозначения форм изменчивости: SPE — межвидовые различия, GEO — географические различия, SEX — половые различия, UNC — неопределённая изменчивость.

СТД_2, ГМ, главных компонент при удалении ГК1 (соответственно). В случае анализа главных компонент при удалении ГК1 большая доля дисперсии приходится на неопределённую изменчивость (83.3%).

Основная часть изменчивости для ИД и СТД_1 приходится на различия между видами: с ними связано 63.01% и 60.42% общего разнообразия. Доля географической изменчивости по сравнению с видовой в этих случаях низка — 12.18% и 12.09%. При исключении размерного фактора уровень межвидовых различий (28.65% для СТД_2, 16.98% для геометрической морфометрии) сопоставим с уровнем географических различий (11.74% и 23.76% соответственно).

Доля половой изменчивости во всех случаях низкая (0.47–2.27%). При этом доля половой изменчивости максимальна для исходных данных (хотя по сравнению с остальными формами изменчивости мала), минимальна для СТД_2 и данных геометрической морфометрии. Это означает, что половые различия у исследованных видов в основном связаны с размерами.

Для данных с минимизированной размерной составляющей (СТД_2 и ГМ) доля межвидовых различий меньше по сравнению с ИД и СТД_1. Значит, межвидовые различия по зубам связаны в

основном с размерами, во внутривидовых (географических) различиях доля размерной компоненты меньше. При этом на межвидовые различия с учетом размерной составляющей приходится более половины всей дисперсии — около 60%, а без учета размерной составляющей — около 20–30%. Можно предполагать, исходя из условий аддитивности дисперсий, что разность между этими цифрами соответствует вкладу размерной составляющей в изменчивость видов (т.е. 30–40% разнообразия), остальная доля объяснённой дисперсии приходится на изменчивость формы.

Структура изменчивости двух форм представления данных, учитывающих размерную составляющую (ИД и СТД_1), сходна. Структура изменчивости двух форм представления данных с минимизированной размерной составляющей — СТД_2 и ГМ тоже оказалась сходна. Мы предполагаем, сходство структуры СТД_2 и ГМ связано с тем, что в обоих случаях снимается сильнейший фактор — размерный.

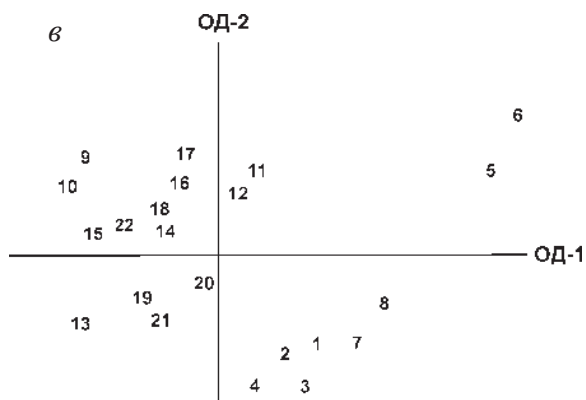
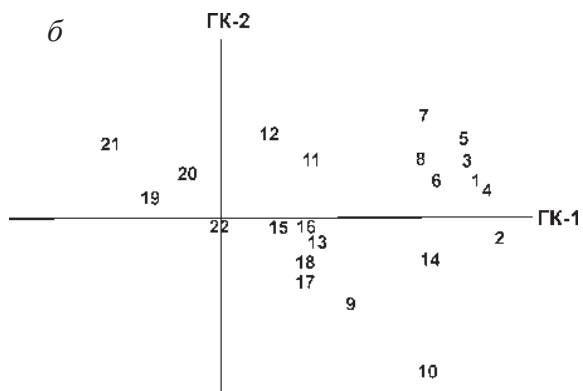
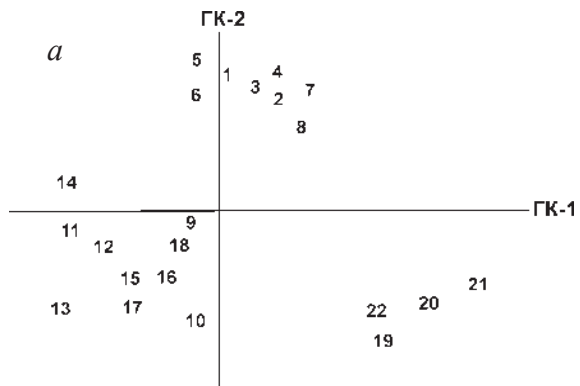
4. Сравнение видов и географических выборок

В настоящем разделе рассмотрены различия между видами и географическими выборками, основное внимание уделено соотношению между выборками в разных морфопространствах (рис. 2).

Распределение экземпляров в пространстве первых двух ГК для исходных промеров и данных СТД_1 идентично, поэтому здесь мы приводим только первый график (рис. 2а). На диаграмме четко видны три группы — песца, лисицы и корсака, при этом лисица и корсак расходятся по ГК1, берущей на себя большую часть размерной изменчивости, но не расходятся по ГК2. По ГК2 песец обособляется от двух других видов. При этом медновский песец несколько отделяется от материковой группировки песца по ГК1, чего нельзя сказать о беринговском песце.

Распределение экземпляров в пространстве двух первых ГК для данных СТД_2 (рис. 2б) оказалось практически идентичным распределению экземпляров по исходным данным в пространстве ГК2 и ГК3 для исходных данных. Песец в этом случае обособлен от лисицы и корсака, хотя и не так четко, как в случае исходных данных, а также данных геометрической морфометрии.

В пространстве первых двух ОД песец обособлен от лисицы и корсака как по ОД1, так и по ОД2 (рис. 2в). Лисица и корсак по форме зубного ряда образуют единую группу. Резко обособленное положение по форме зубного ряда занимает медновский песец. Берингов-



ский песец также несколько обособлен от материкового, но в гораздо меньшей степени, чем медновский.

Дифференциация видов по размерной составляющей и составляющей формы происходит по-разному. По размерным характеристикам песец занимает промежуточное положение между лисицей и корсаком: лисица — наиболее крупный из этих видов, корсак — наименьший (Гептнер и др., 1967). По составляющей формы два более близких в таксономическом отношении вида — лисица и корсак — не отличаются. Песец, как наиболее далекий и в таксономическом, и в экологическом плане вид, отличается по составляющей формы зубного ряда от лисицы и корсака. При этом командорские популяции песца резко обособлены от материковых по форме зубного ряда, из них медновская — в наибольшей степени.

Заключение

Стандартизация метрических данных по центроидному размеру экземпляров минимизирует размерную изменчивость и дает результаты, сходные с таковыми методами геометрической морфометрии. Стандартизация отдельных промеров зубного ряда не влияет на общую оценку структуры изменчивости; возможно, причина в том, что диапазон варьирования размеров между разными элементами зубного ряда невелик.

Метод стандартизации данных по центроидному размеру можно использовать в качестве приближенной оценки сходственных

Рис. 2. Распределение центроидов групп в пространстве первых двух ГК (или ОД) для разных типов данных: *a* — исходные промеры, *b* — СТД₂, *в* — метки. Выборки песца: 1,2 — Чукотка, 3,4 — Архангельская обл., 5,6 — о. Медный, 7,8 — о. Беринга; лисицы: 9,10 — Туркмения, 11,12 — Чукотка, 13,14 — Приморье, 15,16 — Московская обл., 17,18 — Вост. Казахстан; корсака: 19,20 — Сев. Казахстан, 21 — Туркмения, 22 — Забайкалье. Для песца и лисицы «соседние» (по номерам) пары точек соответствуют самцам и самкам одной географической выборки.

Fig. 2. Distribution of group centroids in the hyperspaces of the first two principal components (or relative warps) for different data types: *a* — original measurements, *b* — specimen centroids standardization, *в* — landmarks. The samples of *A. lagopus*: 1,2 — Chukotka, 3,4 — Arkhangelsk Reg., 5,6 — Medny Isl., 7,8 — Bering Isl.; *V. vulpes*: 9,10 — Turkmenia, 11,12 — Chukotka, 13,14 — Maritim Reg., 15,16 — Moscow Reg., 17,18 — E Kazakhstan; *V. corsac*: 19,20 — N Kazakhstan, 21 — Turkmenia, 22 — Transbacia. For *A. lagopus* and *V. vulpes*, two “neighbour” (by numbers) pairs of points correspond to males and females of the same geographic sample.

отношений форм в случае, когда более точные методы по тем или иным причинам недоступны. В отличие от методов геометрической морфометрии, метод стандартизации признаков по центроидному размеру не зависит от выбора эталонного объекта, что является его несомненным плюсом. Неполное совпадение результатов отчасти объясняется тем, что для адекватного описания формы необходима более детальная система промеров.

У исследованных видов размерная изменчивость не связана с изменчивостью формы элементов щёчных зубов. Разные отделы зубного ряда различаются вкладом в изменчивость его формы. Наиболее лабильными являются премоляры, моляры более стабильны.

Межвидовые различия корсака и лисицы по верхнему зубному ряду обусловлены только размерным фактором, различия по форме минимальны. Песец обособлен от лисицы и корсака по форме зубного ряда, при этом резко выделяются по форме зубного ряда командорские, особенно медновская, популяции песца.

Половой диморфизм у исследованных видов мал по сравнению с межвидовой и географической изменчивостью. Различия между полами преимущественно размерные.

Благодарности

Автор выражает признательность И.Я. Павлинову за помощь на всех этапах проведения этой работы и В.С. Лебедеву за обсуждение ее результатов. Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (грант № 06-04-49134-а).

Список литературы

- Гептнер В.Г., Наумов Н.П. (ред.). 1967. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч.1. М.: Высшая школа. 1003 с.
- Лапшов В.А. 1992. Проекционный анализ формы нижней челюсти черной (*Rattus rattus*), серой (*R. norvegicus*) и туркестанской (*R. turkestanicus*) крыс // Зоол. журн. Т. 71. Вып. 6. С. 125–135.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. 2002. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 6. С. 473–493.
- Павлинов И.Я., Нанова О.Г., Спасская Н.Н. 2009. Соотношение разных форм групповой изменчивости краниометрических признаков у нескольких видов млекопитающих // Журн. общ. биологии. Т. 70 (в печати).
- Atchley W.R., Rutledge J.J., Cowley D.E. 1981. Genetic components

- of size and shape. 2. Multivariate covariance patterns in the rat and mouse skull // *Evolution*. Vol. 35. № 6. P. 1037–1055.
- Bookstein F.L. 1989. «Size and shape»: a comment on semantics // *Syst. Zool.* Vol. 38. № 2. P. 173–180.
- Bookstein F.L. 1991. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology // Cambridge: Cambridge Univ. Press. 198 p.
- Claude, J., Jolliffe, I.T., Zuur, A.F., Ieno, E.N. and Smith, G.M. 1996. Multivariate analyses of morphometric turtle data — size and shape // Eds L.F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G. J. P. Naylor, D.E. Slice / *Advances in Morphometrics*. N.Y.: Plenum Press. P. 529–546.
- Corti M., Fadda C., Simson S., Nevo E. 1996. Size and shape variation in the mandible of fossorial rodent *Spalax ehrenbergi* // Eds L.F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G. J. P. Naylor, D.E. Slice / *Advances in Morphometrics*. N.Y.: Plenum Press. P. 303–320.
- Dean D. 1996. Three-dimensional data capture and visualization // Eds L.F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G. J. P. Naylor, D.E. Slice / *Advances in Morphometrics*. N.Y.: Plenum Press. P. 53–70.
- Jolicoeur P. 1963. The multivariate generalization of the allometry equation // *Biometrics*. № 19. P. 497–499.
- Leamy L. 1983. Variance partitioning and effects of sex and age on morphometric traits in randombred house mice // *J. Mammal.* Vol. 64. № 1. P. 55–61.
- Navarro N., Zatarain X., Montuire S. 2004. Effect on morphometric descriptor changes on statistical classification and morphospaces // *Biol. J. Linnean Soc.* Vol. 83. P. 243–260.
- Reig S. 1998. 3D digitizing precision and sources of error in the geometric analysis of weasel skulls // *Acta Zool. Hungar.* Vol. 44. № 1. P. 61–72.
- Rohlf F. J. 1986. Relationships among eigenshape analysis, Fourier analysis, and analysis of coordinates // *Math. Geology*. Vol. 18. P. 845–854.
- Rohlf F.J. 1993. Relative warps analysis and example of its application to mosquito wings // Eds L.F. Marcus, E. Bello, A. Garcia-Valdecasas / *Contributions to morphometrics*. Madrid: C.S.C.I. P. 131–160.
- Rohlf F.J. 1996. TPSdig. Version 1.11 // N.Y.: State Univ. at Stony Brook. (program)
- Rohlf F.J. 1998. TPSrelw: Relative warps. Version 1.18 // N.Y.: State Univ. at Stony Brook. (program)
- Somers K. M. 1989. Allometry, isometry and shape in principal components analysis // *Syst. Zool.* Vol. 38. № 1. P. 169–173.
- Straney D.O. 1978. Variance partitioning and nongeographic variation // *J. Mammal.* Vol. 59. № 1. P. 1–11.

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ КРАНИОМЕТРИЯ
«ШАТИЛОВСКОГО ТАРПАНА»
(*EQUUS GMELINI* ANTONIUS, 1912):
ПРОБЛЕМА ВИДОСПЕЦИФИЧНОСТИ**

Н. Н. Спасская¹, И. Я. Павлинов²

Зоологический музей МГУ

e-mail: ¹equusnns@mail.ru ²igor_pavlinov@zmmu.msu.ru

**Comparative craniometry of “Shatilov’s
tarpan” (*Equus gmelini* Antonius, 1912):
a problem of species status**

N. N. Spasskaya, Igor Ya. Pavlinov

Zoological Museum of Moscow University

Under consideration are similarity relations among “Shatilov’s tarpan” (2 spec.), several native breeds of the domestic horse (11 spec.), several bred groups of the Przewalskii horse (43 spec.), their hybrids (6 spec.), and the Polish horse (konik) (1 spec.). The numerical exploration was based on 82 skull and 30 dental measurements and involves dispersion and stepwise discriminant analyses, K-mean clustering, and multidimensional scaling (of both Euclidian and correlation distances). It is shown that the dental traits do not allow to discriminate between the horse groups being compared. Among the skull traits, no more than a dozen of them shows significant differences among those groups. The traits suggested by V. Gromova as diagnostic for the tarpan are shown to be sex-dependent and so are of little taxonomic value. By most of the skull traits, one of the specimens of “Shatilov’s tarpan” is unambiguously classified as a domestic horse, while another one and the Polish horse are grouped either with hybrids or with most recent Przewalskii horse breeds. It is concluded that the nominal taxon *Equus gmelini* Antonius, 1912, as it is typified by the “Shatilov’s tarpan” specimens, is conspecific with the domestic horse, *Equus caballus* Linnaeus, 1758.

Тарпан водился в Южной России, и изучение его было нашим долгом, а между тем на глазах Академии Наук, на виду Ришельевского лицея, Новороссийского университета и образованного общества он угас, никем не обследованный.

А.А. Браунер (1922, с. 185)

Первое описание тарпана привел С.Г. Гмелин в «Путешествии по России для исследования трех царств естества» (Гмелин, 1771). Однако официальное научное название *Equus gmelini* ему дал О. Антониус значительно позже (Antonius, 1912).

Одни исследователи признавали видовую самостоятельность этой дикой лошади, отличая степного тарпана от лошади Пржевальского, и поддерживали мнение о двух видах диких лошадей, живших в исторически недавнем прошлом на территории Евразии (Шатилов, 1884; Брандт, 1884; Черский, 1891; Кеппен, 1895; Заленский, 1902; Кулагин, 1904; Кашенко, 1907; Браунер, 1922, 1923; Громова, 1949, 1959, 1963). Высказывалось, однако, предположение о тарпане как об одичавшей либо гибридной форме домашних лошадей (Анучин, 1896; Тихомиров, 1898). Подтверждалась эта точка зрения наличием свешивающейся гривы у последних живых исследованных тарпанов.

В.Г. Гептнер (1955; Гептнер и др. 1961), исходя из концепции политипического вида, объединил в один вид *Equus przewalskii* Poljakov, 1881 три подвида: южнорусского степного тарпана (*E. p. gmelini*), лесного тарпана (*E. p. silvaticus*) и джунгарского, или восточного тарпана (*E. p. przewalskii*). Вслед за ним ряд систематиков также использовали в своих работах эту классификацию (Nobis, 1955, 1971; Хавесон, 1958; Dietrich, 1959: цит. по Кузьминой, 1997, с. 107).

В наиболее объединительной концепции в единый вид *Equus caballus* L., 1758 попадают все плейстоценовые и голоценовые лошади, дикий же тарпан получает статус подвида, носящего название *E. c. ferus* (Groves, 1986; Bennett, Hoffmann, 1999) или *E. c. gmelini* (И. Соколов, 1959; В. Соколов, 1979; Каталог млекопитающих..., 1981; Grubb, 2005; Павлинов, 2006).

Современные попытки уточнить видовые границы кабаллоидных лошадей (и в том числе разрешить вопросы доместикации) на молекулярно-генетической основе пока терпят неудачу (Lister et al., 1998; Vila et al., 2001; Kruger et al., 2005; Weinstock et al., 2005). Дополнительно осложняет проблему возможность межвидового скрещивания лошадей с образованием плодовитых гибридов.

Попытки выявить диагностические морфологические признаки тарпана предпринимались с конца XIX века, но сохранившиеся остеологические материалы всего от двух животных (т.н. «шатиловский тарпан») осложняли возможность точной видовой диагностики.

Одним из первых использовал краниметрические данные тарпана И.С. Поляков (1881) при описании нового вида диких лошадей — *Equus przewalskii*. Он не выделял тарпана в отдельный вид, рассматривая его в группе с остальными домашними лошадьми.

Более подробно исследовал имеющиеся в его распоряжении скелетные остатки двух тарпанов И.Д. Черский, проведший сравнение с породами домашних лошадей и с лошадью Пржевальского, с куланами и осликами. По его описанию «лошади эти: среднелобые, с довольно узкой мозговой частью черепа, но с сильно выдающейся простой макушкой, с вообще плоским лбом, заметно наклоняющимся к корню носа и более или менее вдавленным между глазницами, надбровные части которых вздуты и выдаются над лобной плоскостью; короткая, но широкая морда с сильно развитыми верхнечелюстными гребнями, сжата по направлению к довольно высокому, округленно-четыреугольному, но суженному кверху и поэтому не прямоугольному носовому своду, который в пределах корня носа понижается и плавно и полого переходит в слезные кости, вдавленные только в их лобных отростках и вздутые спереди; профиль вогнутый к лобно-носовому шву и более или менее волнистый. Зубы вообще со слабо или очень слабо развитыми передними лопастями внутренних петель в верхней челюсти...» (Черский, 1891, с. 430). Упомянул И.Д. Черский еще несколько характерных для тарпана признаков: восходящие ветви нижнечелюстной кости совершенно прямые, а не дугообразно выгнутые; широкая передняя грань на верхних Р2.

Позднее В.И. Громова (1959, 1963) сравнивала скелетные структуры тарпана с другими дикими лошадьми. Имея возможность использовать серии черепов (в частности, по лошади Пржевальского), она уточнила некоторые данные, например, по поводу короткомордости тарпана. «С полным правом можно утверждать, что тарпан имеет приблизительно то же соотношение между лицевым и мозговым отделами черепа, как и лошадь Пржевальского; самое большее, о чем может идти речь, это о слабом отличии индексов в их средних величинах. Ходячее мнение об исключительной короткомордости тарпана должно быть оставлено» (Громова, 1959, с. 108). Тарпан, по мнению В.И. Громовой, отличает-

ся узкой мозговой частью, как в расширенном ее отделе, так и в заглазничном сужении; большим индексом сошниковой вырезки; глазницы направлены несколько более вперед, за счет более сильно выступающих в стороны задних краев глазниц по сравнению с передними; затылок значительно ниже; лоб между глазами плоский, линия профиля вогнута; нижняя челюсть уже и ниже, исключая ширину в суставных отростках; молярный отдел зубного ряда относительно короче, чем у других видов.

Из признаков зубной системы для тарпана, как отмечала В.И. Громова (1963), характерны более короткий протокок с почти полным отсутствием борозды вдоль внутренней поверхности; лучше развитая шпора и несколько более обильные и тонковолокнистые стенки марок; выпуклая стенка верхнего М³ и субтреугольная жевательная поверхность с большим двулопастным добавочным островком эмали; обе части двойной петли нижних зубов более скошены к оси зуба.

Но выделенные признаки могли отражать индивидуальную изменчивость; кроме того, стоит напомнить, что последние тарпаны были кастрированными животными и содержались в стойлах. Эти обстоятельства позволили некоторым палеонтологам и археозологам (Davis, 1987; Levin, 1999) усомниться в возможности использования выделенных диагностических признаков для идентификации тарпана в палеолитических и неолитических материалах. Таким образом, на начало XXI века заметного прогресса в решении проблемы видоспецифичности не произошло, тарпан так и остался «темной лошадкой».

Ряд исследований предыдущих лет был не лишен определенных недочетов, прежде всего связанных с крайне малым объемом исследованного материала. Сравнение проходило поэкземплярно, с единичными черепами отдельных пород домашних лошадей, без учета результатов селекции и domestikации.

Целью настоящей работы было выяснение вопроса о диагностических признаках и видовой принадлежности сохранившихся остеологических материалов «шатиловского тарпана» с помощью современных статистических методов. Располагая более объемными сериями остеологических материалов по другим видам лошадей, авторы стремились исключить влияние индивидуальных вариаций на результаты сравнений. Впервые проведено сравнение тарпана с домашними лошадьми аборигенных пород (монгольской, казахской, китайской, польским коником).

Материал

Были исследованы единственные ныне доступные краниометрические материалы по «шатиловскому тарпану» (2 экз.), а также лошади Пржевальского (43 экз.), гибридам домашней лошади и лошади Пржевальского (6 экз.), домашней лошади (11 экз., представлены аборигенные монгольская, казахская и китайская породы) и польского коника (1 экз.). Материалы хранятся в коллекциях: Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова (ЗМ МГУ); Зоологического института РАН (г. С-Петербург, ЗИН); Зоологического музея Томского Государственного Университета; Государственного Биологического музея им. К.А. Тимирязева (г. Москва); Государственного Дарвиновского музея (г. Москва); Зоологического музея биосферного заповедника «Аскания-Нова» (Украина); Национального научно-природоведческого музея (г. Киев, Украина); Национального музея (г. Прага, Чехия); Музея лошади (г. Слатиняны, Чехия).

Выборка «шатиловского тарпана» (группа **Eg**) включает экземпляры, составляющие типовую серию таксона *Equus gmelini* Antonius:

Лектотип S-94535 (ЗМ МГУ), череп без нижней челюсти, самец, взрослый. Место сбора: «Заградовская степь на правом берегу Днепра, в самых низовьях, близ Херсона» [Украина, Херсонская обл.] 1866 г. Колл. Шатилов И.Н. (Борисенко и др., 2001).

Паралектотип № O.521 (ЗИН), череп, посткраниальный скелет, самец, взрослый. Таврическая губ. [Херсонская обл.], Рахмановская степь, И.Н. Шатилов. (Абрамов и др., 1992).

Поскольку для лошади Пржевальского показано сильное влияние на внутривидовую изменчивость доместикационных процессов и времени разведения в неволе (Spasskaja, 2000; Спасская, 2001, 2005), материалы по этому виду были разделены на следующие группы:

W — группа животных, добытых в природе, 8 экз.;

EX — группа животных, экспортированных из природы в зоопарки в конце XIX — начале XX веков, 2 экз.;

G1 — группа включает первые несколько поколений лошадей, родившихся в неволе: линия разведения № 2 или «старая асканийская» (Климов, Орлов, 1982), существовала с 1905 по 1949 г. (Bouman, 1982), ее основателями являются животные, отловленные в природе, 5 экз.;

G2 — группа представляет первый этап смешивания линий разведения в результате обмена производителями между центрами содержания лошадей Пржевальского: включает особой линии разведения №10, или смешанной мюнхенско-пражской (Bouman, 1982).

Развивается с 1967 г. с влиянием Орлицы III (последняя отловленная в природе в 1947 г. лошадь Пржевальского), 17 экз.;

G3 — группа особей смешанных линий разведения, появившихся с середины 1970-х гг., когда на международном уровне было решено интенсифицировать размножение все еще немногочисленного вида за счет увеличения числа производителей и активного обмена животными между центрами разведения, 11 экз.

Выборки домашних лошадей и их гибридов с лошадью Пржевальского обозначены далее в тексте как **Eg** и **H**, соответственно; экземпляр польского коника обозначен как **Ko**.

Для краниальной части взято 82 промера и для зубов 30 промеров. Методика краниометрических промеров использовалась общепотребительная (Громова, 1949, 1959; Eisenmann, 1980; Eisenmann et al., 1988).

Методы

Основная проблема выбора методов для оценки морфометрических особенностей тарпана — слишком маленький объём выборки и её неоднородность в отношении разделения на группы, с одной стороны, и очень большое количество признаков, с другой стороны. Поэтому использовали несколько методов, главным образом непараметрических, не очень жёстко связанных с ограничениями на характер распределения признаков и позволяющих решить основную задачу — определить положение тарпана в структуре сходственных отношений между лошадью Пржевальского и домашней лошадью.

Дисперсионный анализ применяли для выявления признаков, дающих наибольший вклад в различия между группами, в возрастные (для зубов) и половые различия. Исследовали различия по черепным и зубным признакам. Использовали модель III MANOVA (одноуровневый дизайн). Значимость различий определяли по F-критерию при $p = 0.005$.

Дискриминантный пошаговый анализ проводили отдельно по зубным и черепным признакам. Различия между группами анализировали с исключением и включением тарпанов. Основное внимание уделяли апостериорным вероятностям отнесения тарпана и польского коника к группам лошади Пржевальского и домашней, а также расстоянию Махаланобиса D^2 между выделенными группами. Для выявления устойчивой классификации меняли значения F-критерия отбора признаков от 1.0 до 3.0.

Многомерное шкалирование (МШ) матриц евклидовых и корреляционных расстояний, вычисленных по средним для групп значениям признаков (зубные и черепные признаки отдельно), применяли для выявления сходственных отношений между группами. Признаки, дающие наибольший вклад в эти отношения, выявляли, вычисляя корреляции между координатами групп в пространстве осей МШ и признаками.

Кластерный анализ также проводили по средним для групп значениям краниометрических признаков. С помощью алгоритма К-средних определяли число и состав кластеров, оптимальным образом обобщающих исследуемое разнообразие при $K = 2$ и $K = 3$.

Метод профилей применяли для дополнительного анализа различий между группами по признакам, по которым показаны статистически значимые различия между группами.

Все вычисления проводили в пакете статистических программ Statistica 7.0.

Результаты

Анализ зубных признаков

В этом анализе выборка тарпана включает только экземпляр № О.521, поскольку на другом черепе (S-94535 ЗМ МГУ) зубные коронки сильно стерты.

По результатам дисперсионного анализа различий между группами W EX G1 H Es, более половины дисперсии приходится на неопределённую изменчивость, совокупное факторное влияние различий между названными группами, возрастными и полами объясняет 43.6% общего разнообразия. При этом на различия между группами приходится 18.5% общего разнообразия, почти столько же — на возрастные различия, наименьшие — на половые различия. Суммарный эффект по всем признакам (критерий Уилкса) минимально значим ($p < 0.05$) для межгрупповых различий, для остальных факторов (пол, возраст) эффекты незначимы. По отдельным признакам различия не достигают статистически значимого уровня ни для одного из факторов.

Таким образом, какие-либо статистически значимые и заслуживающие дальнейшего обсуждения особенности выделенных групп лошадей по зубным признакам на имеющемся материале не выражены. Всё же интересно отметить, что наибольший вклад в различия между группами вносят пары скоррелированных между собой признаков (что косвенно указывает на неслучайный характер этих

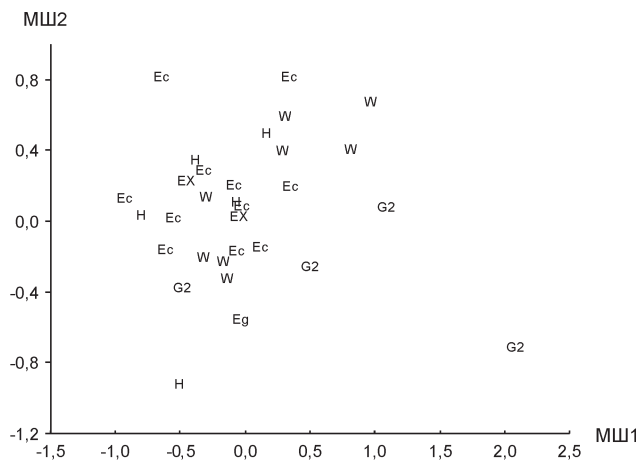


Рис. 1. Распределение экземпляров лошадей в пространстве осей многомерного шкалирования (МШ1, МШ2) для зубных признаков. Обозначения групп см. в тексте.

Fig. 1. Scatter-plot of distribution of horse specimens in multi-dimensional scaling space (MШ1, MШ2) based on dental traits. See text for the group designation.

результатов): ширины коронок P3 и P4, длина коронки M3 и длина протокона M3; в половые различия — ширины коронок P4 и M1.

Дискриминантный пошаговый анализ различий между группами W, G1, H, Ec показал, что наиболее сходны между собой пары W и G1, H и Ec: в пределах этих пар дистанции Махаланобиса 4.11 и 2.05, соответственно; между ними — 10.39 до 17.01. Вероятность отнесения тарпана к группе домашних лошадей 0.89, к группе гибридов — 0.11, к лошади Пржевальского — около нуля.

Иной результат получен на основе многомерного шкалирования (МШ) матрицы корреляционных расстояний между экземплярами. В данном случае не выявлено каких-либо чётких группировок, причем тарпан обнаруживает явное сходство с лошадьми Пржевальского (рис. 1).

Анализ черепных признаков

Половые различия статистически значимы по максимальной ширине мозговой коробки (Ш48, $F=13.9$) и высоте черепа у P2 (B51, $F=12.4$). Поскольку выделенные для исследования группы различа-

Табл. 1. Признаки, отличающие тарпана от лошади Пржевальского, домашней лошади и их гибридов по результатам дисперсионного анализа

Table 1. Characters distinguishing the tarpan from the groups of Przewalskii horse, domestic horse, and their hybrids by dispersion analysis

Группы	Признаки
W	Расстояние от сошниковой вырезки до заднего края неба (Д3); длина хоанальной трубки (Д14); расстояние от заднего края носовой вырезки до переднего края орбиты (Д22); максимальная ширина хоан (Ш34); высота черепа у М3 (В53). $F > 10$
EX	Максимальная ширина хоан (Ш34); максимальная ширина внешнего выступа затылка (Ш50). ($F > 35$, различия незначимы)
G1	Расстояние от заднего края носовой вырезки до переднего края орбиты (Д22). $F = 81$
G2	Длина хоанальной трубки (Д14); минимальная ширина хоан (Ш35); максимальная ширина внешнего выступа затылка (Ш50). $F > 10$
G3	Анатомическая мозговая ось (Д25); минимальная ширина хоан (Ш35); максимальная ширина внешнего выступа затылка (Ш50). $F > 14$
H	Ширина неба у Р2 (Ш31); максимальная ширина внешнего выступа затылка (Ш50). $F > 24$
Ec	Расстояние от сошниковой вырезки до заднего края неба (Д3). ($F = 16$)

Примечание. Обозначения групп см. в тексте.

ются соотношением полов, оба признака исключены из дальнейшего анализа.

При сравнении всех групп (включая тарпана) значимые различия ($F > 3.7$) показаны по признакам: премолярная орбито-лицевая длина (Д21), расстояние от заднего края носовой вырезки до переднего края орбиты (Д22), анатомическая мозговая ось (Д25), ширина диастемы (Ш30), максимальная ширина хоан (Ш34), минимальная ширина хоан (Ш35), максимальная ширина внешнего выступа затылка (Ш50), минимальная ширина скуловой дуги (Ш54), ширина внешнего слухового прохода (Ш57).

Попарное сравнение тарпана с разными группами лошади Пржевальского и с домашней лошастью на основе дисперсионного анализа показал значимые отличия по следующим признакам (табл. 1.).

Табл. 2. Постериорные вероятности принадлежности черепов тарпана и польского коника к группам лошади Пржевальского, домашней лошади и их гибридов по результатам дискриминантного анализа

Table 2. Posterior probabilities of allocation of the skulls of tarpan and Polish horse to the groups of Przewalskii horse, domestic horse, and their hybrids after discriminant analysis

Экземпляр	Вероятность принадлежности к группе при данном F				
	F = 1.0	F = 1.5	F = 2.0	F = 2.5	F = 3.0
Eg S-94535	Ec = 0.99	Ec = 0.99	Ec = 0.99	Ec = 0.99	Ec = 0.99
Eg O.521	W = 0.99	H = 0.68	H = 0.72	G2 = 0.67	Ec = 0.93
Ко	H = 0.99	H = 0.95	G2 = 0.61 H = 0.37	G2 = 0.47 H = 0.43	G3 = 0.47 H = 0.35

Примечание. Обозначения групп см. в тексте.

Как видно, по наибольшему числу признаков тарпан отличается от диких лошадей Пржевальского (группа W), по наименьшему (если принимать во внимание также уровень значимости) — от домашних лошадей (группа Ec).

С помощью дискриминантного анализа всех групп лошадей при максимальном значении критерия отбора $F = 3.0$ **выбрано 6 признаков**, из них с первой канонической переменной (CV1, 47% объяснённой дисперсии) скоррелированы премолярная орбито-лицевая длина (D21) и ширина диастемы (Ш30); со второй (CV2, 18% объяснённой дисперсии) — минимальная ширина хоан (Ш35) и межглазничная ширина (Ш45); с третьей переменной (CV3, 16% объяснённой дисперсии) — также ширина диастемы (Ш30). При снижении критерия отбора до $F = 2.0$ число выбранных признаков увеличилось до десяти: к вышеперечисленным добавились анатомическая мозговая ось (D25), ширина затылочного отверстия (Ш36), ширина мозговой коробки в заглазничном сужении (Ш47), вертикальный поперечник глазницы (Ш56). Из них признак D25 с довольно высокой нагрузкой вошел в CV1, признаки Ш47 и Ш56 — в CV3.

Вычисление расстояний Махаланобиса (при $F = 3.0$) **между тарпаном** и прочими группами показало следующее. Наименьше различия получены при его сравнении с домашней лошадью ($D^2 = 8.97$), наибольшие — с лошадью Пржевальского группы W ($D^2 = 25.03$), при прочих сравнениях значения названного показателя составляют от 16.78 (с группой гибридов) до 27.40 (с группой G2).

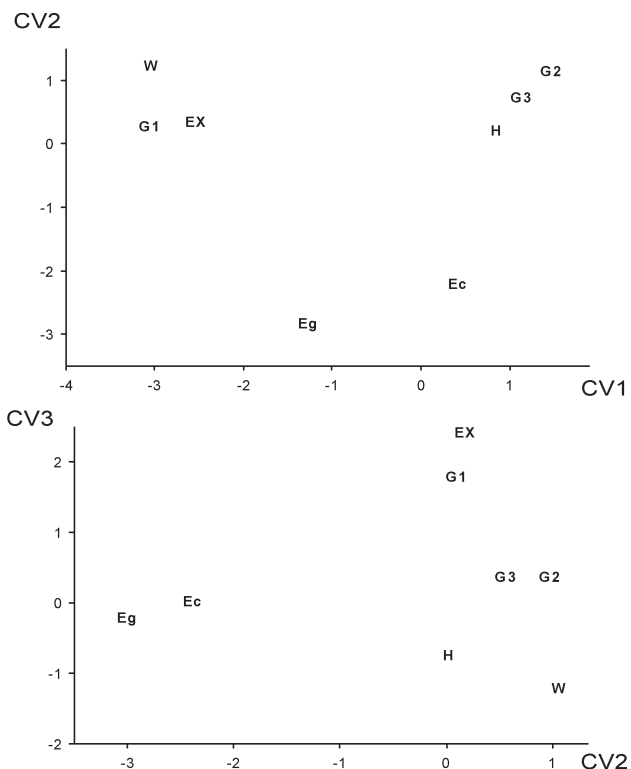


Рис. 2. Распределение центроидов групп лошадей в пространстве первой (CV1), второй (CV2) и третьей (CV3) канонических переменных для черепных признаков. Обозначения групп см. в тексте.

Fig. 2. Scatter-plot of distribution of horse group centroids in the canonical variables space (SV1, CV2, CV3) for skull traits. See text for the group designation.

Анализ апостериорных вероятностей, с которыми черепа тарпанов и польского коника отнесены к группам черепов лошадей Пржевальского, домашней лошади и их гибридов при разных пороговых значениях F показал следующее (табл. 2). Лектотип Eg S-94535 во всех вариантах с максимальной вероятностью классифицирован как череп домашней лошади. В отличие от этого, экземпляр Eg O.521 при наиболее слабом критерии отбора при-

знаков отнесен к лошади Пржевальского (группа W), при его ужесточении он попадает либо в группу гибридов (H), либо в одну из групп смешанных линий разведения (G2); в последних случаях вероятности невысокие. Наконец, классификация коника также достаточно неопределенная: чаще он попадает в группу гибридов, в виде исключения — в одну из групп лошади Пржевальского (G2) или в группу домашних лошадей (Ec).

Распределение центроидов всех групп в пространстве первых двух канонических переменных (рис. 2, верх) показывает четкое разделение групп лошадей Пржевальского и гибридов на две основные совокупности: (W EX G1) и (G2 G3 H). Тарпан и домашняя лошадь на этом распределении близки друг к другу, причем по градиенту первой канонической переменной первый расположен между Ec и группой (W EX G1). Однако в пространстве второй и третьей канонических переменных (рис. 2, низ) группировки иные: по значениям CV2 четко обособлена пара Eg и Ec, прочие группы существенно удалены от них. Это второе распределение объясняет, почему по суммарному сходству (расстояние Махаланобиса) тарпан ближе всего к домашней лошади.

Поскольку объём группы тарпана минимален, его вклад в полученные выше оценки значимости различий, основанные на сравнениях дисперсий, также минимален. В связи с этим для выявления деталей сходственных отношений тарпана с прочими группами, не связанных с указанным ограничением, проведён анализ, основанный на фенетических расстояниях.

Кластерный анализ (метод K-средних) различий между группами по всем признакам показал следующее. При $K = 2$ выделены группы (W EX G1 H), (G2 G3 Ec Eg); при $K = 3$ выделены группы (W EX G1), (G2 G3 H) и (Ec Eg).

Многомерное шкалирование матриц евклидовых (ED) и корреляционных (CD) расстояний, рассчитанных между центроидами групп по всем признакам, показало достаточно сходные распределения групп в пространстве первых двух осей МШ (рис. 3). Отмечена устойчивость группировок (W EX G1) и (G2 G3), определённая близость групп Ec и Eg, при этом по одной из осей тарпан наиболее обособлен от первой из этих группировок, по другой наиболее сходен с ней.

О сходстве этих распределений свидетельствует высокое подобие матриц евклидовых и корреляционных дистанций (коэффициент кофенетической корреляции 0.82), а также очень высокие корреляции

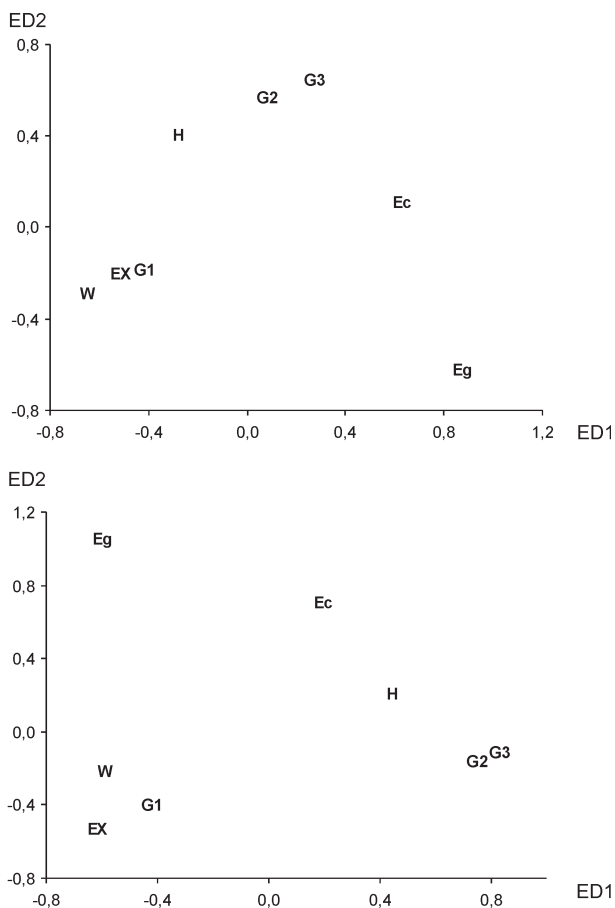


Рис. 3. Распределение центроидов групп лошадей в пространстве осей многомерного шкалирования, рассчитанных по евклидовым (ED1, ED2) и корреляционным (CD1, CD2) расстояниям для черепных признаков. Обозначения групп см. в тексте.

Fig. 3. Scatter-plot of distribution of horse group centroids in the multidimensional scaling space based on Euclidian (ED1, ED2) and correlation (CD1, CD2) distances for skull traits. See text for the group designation.

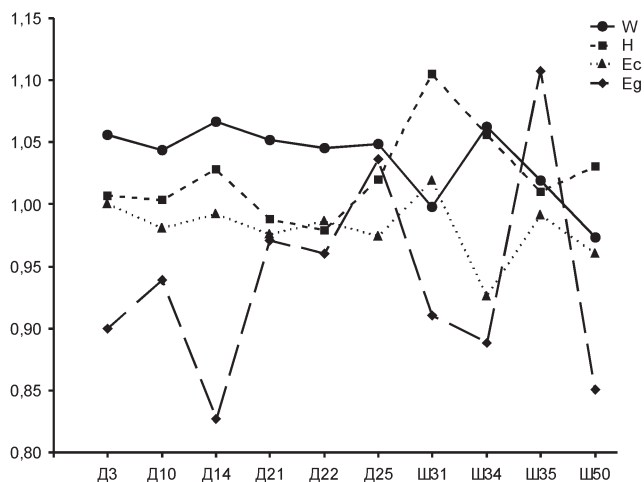


Рис. 4. Профили средних значений некоторых наиболее диагностических признаков черепа для групп лошадей. Обозначения групп и признаков см. в тексте.

Fig. 4. Profiles of mean values of some most diagnostic skull traits for the horse groups. See text for the group and character designations.

между осями ED и CD при их реципрокном сравнении: для пары ED1–CD2 корреляция 0.84, для пары ED2–CD1 корреляция 0.91. Соответственно, сходными оказываются и корреляции осей МШ с признаками. С осями, по которым проявляются максимальные отличия тарпана от лошадей Пржевальского (ED1 и CD2), в обоих случаях наиболее скоррелированы основная (базальная) длина (Д1), расстояние от сошниковой вырезки до заднего края неба (Д3), передняя глазная линия (Д15), анатомическая лицевая ось (Д26). С противоположными осями, соответствующими их максимальному сходству (ED2 и CD1), наиболее скоррелированы высота черепа между P4 и M1 (B52) и высота затылка малая (B58). Кроме перечисленных признаков, в отличия тарпана от группы лошади Пржевальского существенный вклад вносят: по евклидовым расстояниям — максимальная ширина хоан (Ш34), по корреляционным расстояниям — длина зубного ряда (Д10), длина хоанальной трубки (Д14), высота затылка большая (B59).

Для более предметного анализа сходств и различий исследуемых объектов применён метод профилей (рис. 4): в этот анализ включены

признаки, которые позволяют наиболее выразительно охарактеризовать краниометрическую специфику черепа тарпана; рассматриваются только группы W, H, Ec, Eg. Наиболее резко специфика тарпана проявляется по уменьшенной длине хоанальной трубки (Д14), также по укороченному расстоянию от сошниковой вырезки до заднего края неба (Д3), уменьшенной максимальной ширине внешнего выступа затылка (Ш50), несколько суженной ширине неба у P2 (Ш31). Его сходство с домашней лошастью (группа Ec) наиболее выражено по уменьшенной максимальной ширине хоан (Ш34); сходство с дикими в природе лошадьми Пржевальского (группа W) — только по анатомической мозговой оси (Д25) (сходно с группой H).

Обсуждение

Выделение тарпана как самостоятельного вида диких лошадей базировалось, прежде всего, на экстерьерных признаках. Однотонная (мышастая) масть, сопровождающаяся темными ремнем (полосой по спине) и зеброидностью (полосками на ногах); наличие стоячей гривы и менее пушистый хвост — эти признаки устойчиво проявлялись во многих поколениях диких лошадей и описывались наблюдавшими их в природе исследователями. В тоже время выделение четких диагностических краниологических признаков было затруднительно, что объяснялось в первую очередь малочисленностью остеологического материала.

С конца XIX века рядом исследователей высказывалось мнение о гибридном происхождении последних исследованных тарпанов. Но И.Д. Черский и В.И. Громова настаивали на наличии видоспецифичных черт, в том числе в черепе. При этом особо отмечалось, что если экземпляры и имеют гибридное происхождение, то из-за большой консервативности краниальной части это не будет проявляться сколько-нибудь существенно (Громова, 1953).

Среди выявленных нами признаков, наиболее существенно отличающих тарпана от других исследованных групп лошадей, одни совпадают с указанными В.И. Громовой: это расстояние от сошниковой вырезки до заднего края неба (Д3), длина зубного ряда (Д10). Другие совпадают с отмеченными И.Д. Черским: таковы основная базальная длина (Д1), передняя глазная линия (Д15) и анатомическая лицевая ось (Д26). Впрочем, заметим, что различия по последним трем признакам не слишком существенны, поэтому они не вошли в список, проанализированный нами с помощью метода профилей.

Следует подчеркнуть, что отмеченные В.И. Громовой (1959) специфические признаки тарпана, выражающиеся в более низком лицевом отделе (B51) и более узкой мозговой части (Ш48), по нашим оценкам подвержены существенным половым различиям. Поскольку оба экземпляра «шатилловского тарпана» — самцы, то принятые В.И. Громовой за видовую специфичность особенности черепов, скорее всего, скорее всего отражают половые различия, а не видовые. А.А. Браунер (1922) указывал, что узкий череп может быть следствием кастрации жеребцов.

Кроме того, нам удалось выявить такие промеры черепа, на которые ранее исследователи не обращали особого внимания, а по нашим материалам они оказались наиболее дифференцирующими. Это длина хоанальной трубки (Д14), ширина неба у P2 (Ш31), высота челюсти у середины M1 (Ш50): все эти показатели наименьшие у тарпана в сравнении с другими изученными нами группами лошадей. На этом основании мы можем полагать, что предпринятый нами комплексный количественный анализ краниометрии тарпана в сравнении с другими кабаллоидными лошадьми, несмотря на крайнюю ограниченность данных, себя оправдал.

По строению хоан отличия тарпана весьма интересны: у него не только меньше длина трубки, но и несколько иная форма вырезки — более расширенная в задней части и суженная в передней. Связь между степенью двигательной активности и величиной носовых отверстий (особенно внутренних) показана в нескольких работах (Гептнер, 1972; Рудик, 1972). Для лошадей Пржевальского, содержащихся в течение ряда поколений в условиях неволи, зарегистрировано уменьшение размера хоан как следствие снижения двигательной нагрузки и объема воздушного потока, проходящего через дыхательные пути (Спаская, 2001).

В целом следует отметить, что во всех случаях с использованием разных методов тарпан сближается с домашними аборигенными породами; для обеих форм весьма специфична максимальная ширина хоан (Ш34). Ряд признаков сближает тарпана с домашней лошастью и гибридными особями, в равной степени отличая их от лошади Пржевальского: это премолярная орбито-лицевая длина (Д21) и расстояние от заднего края носовой вырезки до переднего края орбиты (Д22). С лошастью Пржевальского (но также и с гибридами) тарпана сближают только размеры анатомической мозговой оси (Д25).

Столь упорное «стремление» тарпана при классификации объединяться с домашней лошастью, а не с лошастью Пржевальского,

может указывать на гибридное происхождения его представителей, материалы по которым попали в научные коллекции.

Действительно, еще при первом описании тарпана С.Г. Гмелин писал: «Дикий жеребец весьма падок до домашних кобыл; и есть ли он может успеть в своем намерении, то конечно не опустит столь желанного случая, но уводит их с собою... Когда дикий жеребец сойдется с домашнею кобылою, то от этого совокупления родится ублюдок, который заимствует по несколько от домашней и от дикой лошади» (Гмелин, 1771, с. 71). Косвенным признаком гибридизации может служить указание П.И. Рычкова (1762) на разнообразие мастей виденных им тарпанов: «... шерстью саврасые и голубые, а хотя и другими шерстями бывают, но редко» (цит. по: Рычков, 1949, с. 91). П.С. Паласс (1780) также упоминает, что дикие жеребцы угоняли домашних кобыл. Д.Н. Анучин, подводя итог собранным им сведениям о тарпанах, считал, что «... уже с половины XVIII века косяки тарпанов состояли на одну треть или более из отбитых домашних кобыл и ублюдков» (Анучин, 1896, с. 30).

Один из последних живых тарпанов, доставленный в Санкт-Петербург в 1862 г. и осмотренный авторитетными специалистами, в том числе академиком А.О. Брандтом, вызвал разочарование, т.к. представлял собою «...лошадку, неодаренную никакими особенными характерными признаками, приписываемыми настоящим тарпанам путешественниками прошлого столетия» (Брандт, 1884, с. 931). Главная особенность экстерьера, которая по мнению многих указывала на нечистокровность животных, — наличие длинной свешивающейся гривы и пушистого хвоста.

Активное хозяйственное освоение степей, сопровождавшееся увеличением численности народонаселения и поголовья скота, распашкой земель приводили к сокращению пригодных для обитания диких лошадей территорий. Охота на тарпанов сокращала их численность. В сложившейся ситуации дикие жеребцы могли активно угонять домашних кобыл, а свободно выпасающиеся домашние лошади могли допускать присоединение к ним диких кобыл с потомством, которые остались без жока. Процессу смешения способствовала способность лошадей к скрещиванию с образованием плодovитого потомства.

Заключение

Полученные результаты показывают, что по большинству исследованных зубных и черепных признаков, которые позволяют различать формы современных диких и домашних кабаллоидных лоша-

дей, «шатиловский тарпан» обнаруживает значительное сходство с аборигенными породами домашней лошади.

На этом основании можно сомневаться в правомочности выделения таксона *Equus gmelini* Antonius, 1912, как он определен типовой серией черепов «шатиловского тарпана», в самостоятельный вид, отличный от домашней лошади *Equus caballus* Linnaeus, 1758. По всей очевидности, «шатиловского тарпана» и домашнюю лошадь следует считать конспецифичными, а первое из указанных названий считать младшим субъективным синонимом второго.

Следует, однако, подчеркнуть, что последнее заключение верно лишь в отношении типовой серии *Equus gmelini* Antonius, 1912. Кроме того, имея в виду небольшой объем фактических материалов, полученные количественные оценки следует считать не строгими, а скорее «прикидочными». Мы не исследовали серийные костные материалы по диким лошадям, населявшим степи Европы в историческое время. Данное обстоятельство необходимо принимать во внимание, рассматривая, в частности, предложение В.Г. Гептнера (1955; Гептнер и др., 1961) считать европейскую и центральноазиатскую формы диких кабаллоидных лошадей подвидами одного политипического вида. Чтобы выяснить, реален ли вид «тарпан» в таком его понимании, необходим пересмотр палеонтологических и археозоологических материалов с учётом показанных выше краниометрических особенностей типов «шатиловского тарпана».

Список литературы

- Абрамов А.В., Барышников Г.Ф., Тихонов А.Н. 1992. Каталог типовых экземпляров коллекции Зоологического института РАН. Млекопитающие (Mammalia). Вып. 3. СПб.: ЗИН РАН. 28 с.
- Анучин Д.Н. 1896. К вопросу о диких лошадях и об их приручении в России // Журн. Мин-ва Нар. Прос. 75 с.
- Борисенко А.В., Крускоп С.В., Павлинов И.Я., Спасская Н.Н. 2001. Класс Mammalia // Типы позвоночных в Зоологическом музее Московского университета. Сб. тр. Зоол. муз. МГУ. Т. 41. С. 163–228.
- Брандт А.О. 1884. Дикая лошадь // Нива. № 38 С. 906–913; № 39 С. 930–931; № 40. С. 954–955.
- Браунер А.А. 1922. Животноводство. Одесса: Госиздат Украины. 343 с.
- Браунер А.А. 1923. Сельскохозяйственная зоология. Одесса: Гос. изд-во Украины. 436 с.
- Гептнер В.Г. 1955. Заметки о тарпанах // Зоол. журн. Т. 34. Вып. 6. С. 1404–1423.

- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г. 1961. Млекопитающие Советского Союза. М.: Наука. Т.1. 758 с.
- Гептнер В.Г. 1972. По поводу статьи С.К. Рудика «О влиянии активности дыхания на величину входа в носовую полость у жвачных парнокопытных — Ruminantia (Mammalia, Artiodactula)» // Вест. зоол. № 6. С. 92.
- Гмелин С.Г. 1771. Путешествие по России для исследования трех царств естества. Ч. 1. Путешествие из Санкт-Петербурга до Черкаска, главного города Донских казаков в 1768–1769 гг. СПб. при Императорской АН. 273 с.
- Громова В.И. 1949а. История лошадей (рода *Equus*) в Старом Свете. Часть 1. Обзор и описание форм // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 17. Вып. 1. 373 с.
- Громова В.И. 1949б. История лошадей (рода *Equus*) в Старом Свете. Часть 2. Эволюция и классификация рода // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 17. Вып. 2. 162 с.
- Громова В.И. 1959. О скелете тарпана и других современных диких лошадей (ч. 1) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 64. С. 99–124.
- Громова В.И. 1963. О скелете тарпана и других современных диких лошадей (ч. 2) // Тр. МОИП. Сер. биол. Т. X. С. 10–61.
- Заленский В.В. 1902. Научные результаты путешествия Н.М. Пржевальского по Центральной Азии. Отд. зоологический. Ч. 2. Копытные. Вып. 1. *Equus Przewalskii* Pol. СПб. 76 с.
- Каталог млекопитающих СССР. Плиоцен—современность. 1981. Под ред. И.М. Громова, Г.И. Барановой. Л.: Наука. 456 с.
- Кашенко Н.Ф. 1907. К вопросу об *Equus przewalskii* P. // Ежегодник Зоол. музея. № 12. СПб. Имп. АН. С. 177–194.
- Кеппен Ф.П. 1895. К истории тарпана в России. СПб.: Тип. В.С. Балашева и К^о. 78 с.
- Климов В.В., Орлов В.Н. 1982. Современное состояние и проблемы сохранения лошади Пржевальского // Зоол. журн. Т. 61. Вып. 12. С. 1862–1869.
- Кузьмина И.Е. 1997. Лошади Северной Евразии от плиоцена до современности // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 273. 223 с.
- Кулагин Н.М. 1904. Лошадь Пржевальского (*Equus przewalskii* Pol.) по последним исследованиям // Изв. Моск. с/х ин-та. № 1. 31 с.
- Павлинов И.Я. 2006. Систематика современных млекопитающих (2-е изд.) // Сб труд. Зоол. муз. МГУ. Т. 47. 297 с.
- Поляков И.С. 1881. Лошадь Пржевальского (*Equus Przewalskii* n. sp.) // Изв. Имп. русск. геогр. общ. СПб. Т. 17. Вып. 4. 19 с.

- Рудик С.К. 1972. О влиянии активности дыхания на величину входа в носовую полость у жвачных парнокопытных — Ruminantia (Mammalia, Artiodactyla) // Вест. зоол. № 4. С. 82–83.
- Рычков П.И. 1949. Топография Оренбургской губернии // Оренбургские степи в трудах П.И. Рычкова, Э.А. Эверсманна, С.С. Неуструева. М.: Гос. изд-во Географ. лит. 415 с.
- Соколов И.И. 1959. Копытные звери (отр. Perissodactyla и Artiodactyla) // Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 1. Вып. 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 640 с.
- Соколов В.Е. 1979. Систематика млекопитающих. М.: Высшая школа. 528 с.
- Спасская Н.Н. 2001. Внутривидовая морфологическая изменчивость лошади Пржевальского (*Equus przewalskii* Poljakov, 1881). Дисс. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. 323 с.
- Спасская Н.Н. 2005. Особенности микроэволюционных процессов у крупных млекопитающих на примере *Equus przewalskii* Poljakov, 1881 // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 257–263.
- Тихомиров А.А. 1898. Дикая лошадь Монголии (*Equus przewalskii*) // Естествознание и география. № 4. 21 с.
- Черский И.Д. 1891. Описание коллекции послетретичных млекопитающих животных, собранных Ново-Сибирской экспедицией 1885–1886 г. СПб.: Изд-во АН. 706 с.
- Шатилов И.Н. 1884. Сообщение о тарпанах // Изв. Моск. Имп. Об-ва акклиматизации. 8 с.
- Antonius O. 1912. Was ist der "Tarpan"? // Naturwis. Wochenschr. Bd XI. № 33. P. 513–517.
- Bennett D., Hoffmann R.S. 1999. *Equus caballus* // Mammalian Species. № 628. P. 1–14.
- Bouman J. 1982. The history of breeding the Przewalski horse in captivity // Breeding the Przewalski horse in captivity for release into the wild. Rotterdam: Found. Preserv. Protect. Przewalski Horses. P. 17–64.
- Grubb P. 2005. Order Perissodactyla // Eds D.E. Wilson, D.M. Reeder / Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference, 3d ed. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. P. 629–636.
- Davis S.J.M. 1987. The archaeology of animals. L: Batsford Ltd. 224 p.
- Eisenmann V. 1980. Les chevaux (*Equus sensu lato*) fossiles et actuels: cranes et dents jugales superieures // Cahiers de paleontologie. Paris: Editions du centre national de la recherche scientifique. 186 p.
- Eisenmann V., Alberdi M.T., De Giuli C., Staesche U. 1988. Stadying

- fossil horses. VI: Metodology. Leiden, N.Y., Kobenhavn, Köln: E.J. Brill. 71 p.
- Groves C.P. 1986. The taxonomy, distribution and adaptations of recent equids // *Equids in the ancient world*. L., Wiesbaden: Reichert Verlag. P. 11–51.
- Kruger K., Gaillard C., Stranzinger G., Rieder S. 2005. Phylogenetic analysis and special allocation of individual equids using microsatellite data // *J. Anim. Breed. Genet.* № 122. P. 78–86.
- Levine M. 1999. The origine of horse husbandry on Eurasian Steppe // Eds M. Levine, Yu. Rassamakin, A. Kislenko, N. Tatarinseva / *Late prehistoric exploitation of the Eurasian steppe*. Cambridge: McDonald Insti. Archaeol. Res. P. 5–58.
- Lister A.M., Kadwell M., Kaagan L.M., Jordan W.C., Richards M.B., Stanley F. 1998. Ancient and modern DNA in study of horse domestication // *Ancient Biomolecules*. Vol. 2. P. 267–280.
- Spasskaja N.N. 2000. Revision of the osteological material of the Przewalski Horses (*Equus przewalskii* Poljakov, 1881) in museums in Czech Republic // *Gazella*. № 27. P. 71–95.
- Vila C., Leonard J.A., Gotherstrom A., Marklund S., Sandberg K., Liden K., Wayne R.K., Ellegren H. 2001. Widespread origins of domestic horse lineages // *Science*. Vol. 291. P. 474–477.
- Weinstock J., Willerslev E., Sher A. [et al.] 2005. Evolution, systematics, and phylogeography of pleistocene horses in the New World: a molecular perspective // *PloS Biology*. Vol. 3. № 8. P 1373–1379.

**ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ СЕРИАЛЬНЫХ ИЗДАНИЙ
ЗООЛОГИЧЕСКОГО МУЗЕЯ МГУ:
«ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ФАУНЕ»,
«ЗООЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ»**

1. Серийные издания, выпускаемые Зоологическим музеем МГУ им. М.В. Ломоносова (далее — Издания), публикуют научные материалы зоологической тематики, подготовленные на основании изучения коллекционных фондов Зоологического музея в виде монографий: музейное дело (каталоги, справочники, руководства), оригинальные исследования, определители, проблемные и обзорные работы по систематике, фаунистике, морфологии. Объем публикации — от 3 п.л., включая иллюстрации и подписи к ним, список литературы, указатель, резюме на русском и summary на английском языках. Публикации формата А4 издаются в «Зоологических исследованиях», формата А5 — в «Исследованиях по фауне».

В таксономических ревизиях авторы обязаны строго придерживаться требований Международного кодекса зоологической номенклатуры (4-е издание). В случае описания новых таксонов видовой группы необходимо указывать то государственное учреждение музейного профиля, где депонированы типовые серии, и инвентарные номера хранения.

3. Язык публикаций — русский или английский. Диагнозы новых таксонов, подписи к рисункам, заголовки таблиц, оглавление, аннотация, резюме — двуязычные (на русском и английском языках). Допускается двуязычное изложение определительных таблиц.

4. Заявка на публикацию подается автором в редколлегию Издания, в ней указываются: название, автор(ы), полный объем и структура (наличие и количество таблиц, рисунков), степень готовности на момент подачи заявки и срок окончательной готовности, источник финансирования. Готовые материалы (текст, таблицы, рисунки), в случае их приема к публикации, представляются в электронной форме. По согласованию с редколлегией готовые к опубликованию материалы могут быть представлены в форме оригинал-макета (формат определяется редколлекцией).

5. Стандарт для текста: файл(ы) в формате DOC или RTF; на распечатке — длина строки 65 зн., на странице 30 строк через 1,5 интервала, левые поля не менее 35 мм. Приложения к основному тексту — таблицы и рисунки, подписи к ним, резюме объемом не менее 2 стр., аннотация до 15 строк, колонтитулы — подаются на отдельных

страницах. Приводится расшифровка принятых сокращений. Сноски (со сквозной нумерацией по всему тексту) в текстовом файле приводятся с отбивкой после соответствующего абзаца. Рукопись должна иметь сквозную нумерацию страниц, а перечисленные приложения помещаются после основного текста и списка цитированной литературы. Выделения фрагментов текста (полужирный, курсив) даются в файле. Названия таксонов видовой и родовой номенклатурных групп при первом упоминании в тексте сопровождаются указанием полной фамилии автора и года первоописания, выделяются *курсивом*.

6. Иллюстрации — штриховые или полутоновые черно-белые рисунки и фотографии в электронной форме, готовой для непосредственного воспроизводства, и в виде оригиналов. Формат файлов графических изображений — JPG, TIF. Размер рисунка — не более 155 x 250 мм. Разрешение штриховых рисунков — 300 dpi, полутоновых рисунков и отсканированных фотографий — 600 dpi. Обозначения на рисунках приводятся ТОЛЬКО в распечатке. Отдельные части составных рисунков обозначаются заглавными буквами (на языке основного текста статьи). Все иллюстрации, помещенные в тексте, обозначаются как Рис. (Fig.) и имеют сквозную нумерацию.

7. Стандарт для приведения литературных ссылок в тексте: ссылки приводятся в круглых скобках; публикации перечисляются в порядке возрастания года выхода, отделяются друг от друга точкой с запятой; при наличии более двух авторов указывается только первый из них + «и др.» («et al.»); ссылка дается на том языке, на котором публикация приведена в списке литературы.

8. Заголовок списка цитированной литературы — «Литература» («References»). Публикации приводятся на языке оригинала (в случае неевропейского языка — на английском языке); сначала приводятся публикации на кириллице, затем на латинице, в пределах каждого блока публикации располагаются в алфавитном порядке. Если выпуск издается на английском языке, русскоязычная литература приводится на этом же языке: в квадратных скобках дается английский перевод русского названия статьи или книги, название издания транслитерируется. Указание на год выпуска приводится после фамилии автора (авторов). Для статей указываются первая и последняя страницы, для книг — общее количество страниц. Ссылки на программные продукты даются так же, как на книги. Ссылки на диссертации, летописи природы, депонированные и дипломные работы допускаются в исключительных случаях, при этом следует указывать, что они относятся к разряду рукописей.

Примеры оформления списка литературы:

а) русскоязычные работы для русскоязычной публикации
Издания:

Борисенко А.В. 1999. Рукокрылые Московской области. Дипломная работа. М.: Биологический ф-т МГУ. 148 с. (Рукопись)

Медведев Л.Н. 1990. Жуки-листоеды Кавказа // Б.Р. Стриганова (ред.). Фауна наземных беспозвоночных Кавказа. М.: Наука. С. 118–136.

Родендорф Б.Б. 1964. Историческое развитие двукрылых насекомых. М.: Наука. 311 с.

б) русскоязычные работы для англоязычной публикации
Издания:

Antropov A.V. 1981. [To the knowledge of the fauna of the genus *Spilomena* (Hymenoptera, Sphecidae) of South America] // Zoologicheskii Zhurnal. Vol.70. No.11. P.57–62 [in Russian, with English summary].

Zaitzev Yu.M. 1982. [The larvae of chrysomelid beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) from Mongolia] // Nasekomye Mongolii. L.: Nauka. No.8. P.296–307. [in Russian]

в) не-русскоязычные работы для любой публикации
Издания:

Crowson R.A. 1955. The natural classification of the families of Coleoptera. London: Nathaniel Lloyd & Co. 187 p.

Farris J.S. 1998. Hennig-86, version 1.5. N.Y.: Port Jefferson Station. (a program)

9. Редактора и рецензента книги назначает редколлегия. В случае, если основной редактор публикации не является сотрудником музея, редколлегия назначает дополнительного редактора из числа сотрудников музея, который отвечает за соответствие издания вышеизложенным правилам.

10. Публикация осуществляется за счет средств Зоомузея и/или авторов выпусков.

11. Музей сохраняет за собой авторское и имущественное (в случае финансирования за счет Музея) право на все издания.

ИЗДАНИЯ ЗООЛОГИЧЕСКОГО МУЗЕЯ МГУ

Зоологические исследования (ISSN 1025–532X)

- ВЫПУСК 1: Филогенетика жуков семейства Strophopagidae: градиентный анализ. *Г.Ю. Любарский*. 1998. М.: Зоомузей МГУ. 91 с. Ил. 34. Табл. 10. Библ. 77.
- ВЫПУСК 2: Морские лилии отряда Hyocrinida (Echinodermata, Crinoidea). *А.Н. Миронов, О.А. Сорокина*. 1998. М.: Зоомузей МГУ. 117 с. Ил. 35 + 13 табл. Табл. 1. Библ. 83.
- ВЫПУСК 3: Планы строения конечностей и эволюция техники бега у тетрапод. *А.Н. Кузнецов*. 1999. М.: Зоомузей МГУ. 91 с. Ил. 26. Табл. 2. Библ. 75.
- ВЫПУСК 4: Биологическое разнообразие иксодовых клещей и методы его изучения. *О.В. Волцит*. 1999. М.: Зоомузей МГУ. 98 с. Ил. 38. Табл. 4. Библ. 98.
- ВЫПУСК 5: Определитель палеарктических мух семейства Lauxaniidae (Diptera). *А.И. Шаталкин*. 2000. М.: Зоомузей МГУ. 101 с. Ил. 211. Библ. 180.
- ВЫПУСК 6: Сравнительная морфология и эволюция женской репродуктивной системы и биология размножения гладконосых рукокрылых (Vespertilionidae, Chiroptera). *А.В. Борисенко*. 2000. М.: Зоомузей МГУ. 147 с. Ил. 35 + 28 фото. Табл. 12. Библ. 283.
- ВЫПУСК 7: Типы клещей-краснотелок (Trombiculidae) в Зоологическом музее Московского университета. *Н.И. Кудряшова*. 2004. М.: Зоомузей МГУ. 56 с. Библ. 84.
- ВЫПУСК 8. World catalogue of the family Sepsidae (Insecta: Diptera). *A.L. Ozerov*. 2005. М.: Зоомузей МГУ. 74 с. Библ. 218.
- ВЫПУСК 9. A review of phylogeny and classification of Gerbillinae (Mammalia: Rodentia). *I.Ya. Pavlinov*. М.: Зоомузей МГУ. 68 с. Библ. 133.

Сборники трудов Зоомузея МГУ (ISSN 1034–8647)

- ТОМ 32: Млекопитающие Евразии. I. Rodentia (систематико-географический справочник). 1995. *О.Л. Россолимо* (ред.). М.: изд-во МГУ. 240 с. Библ. 230.
- ТОМ 33: Млекопитающие Евразии. II. Non-Rodentia (систематико-географический справочник). 1995. *О.Л. Россолимо* (ред.). М.: изд-во МГУ. 336 с. Библ. 450.
- ТОМ 33 (ДОПОЛНЕНИЕ): Млекопитающие Евразии. III. Cetacea, Sirenia (систематико-географический справочник). 1995. *О.Л. Россолимо* (ред.). М.: изд-во МГУ. 32 с. Библ. 41.

- ТОМ 34: Современная систематика: методологические аспекты (сборник). *И.Я. Павлинов* (ред.). М.: изд-во МГУ. 1996. 240 с.
- ТОМ 35: Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. *Г.Ю. Любарский*. 1996. М.: изд-во КМК. 436 с. Ил. 113. Библ. 549.
- ТОМ 36: Жесткокрылые-ксилобионты, мицетобионты и пластинчатоусые Приокско-Террасного биосферного заповедника (с обзором фауны этих групп Московской области). *Н.Б. Никитский, И.Н. Осипов*, и др.. М.: Зоологический музей МГУ. 1997. 197 с.
- ТОМ 37: Каталог пауков территорий бывшего СССР. *К.Г. Михайлов*. 1997–2000. М.: Зоомузей МГУ. 416 с. В твёрдой обложке. Отдельными выпусками алфавитный указатель, приложения 1–3 (в мягкой обложке).
- ТОМ 38: Систематика млекопитающих СССР: дополнение. *И.Я. Павлинов, О.Л. Россолимо*. 1998. М.: изд-во МГУ. 190 с.
- ТОМ 39: Клещи-красотелки Восточной Палеарктики. *Н.И. Кудряшова*. 1998. М.: изд-во КМК. 342 с. Ил.278. Таб.149. Библ.520.
- ТОМ 40: Типы моллюсков Зоологического музея Московского университета. *Д.Л. Иванов, А.В. Сысов*. 2000. М.: изд-во МГУ. 187 с. Библ.353. Ил. 59 табл. рис. и фото.
- ТОМ 41: Типы позвоночных в Зоологическом музее Московского университета. *И.Я. Павлинов, А.В. Борисенко* (ред.). 2001. М.: изд-во МГУ. 250 с. Библ.562.
- ТОМ 42: Сони (Muroidae) мировой фауны. *О.Л. Россолимо, Е.Г. Потапова, И.Я. Павлинов, О.В. Волцит, С.В. Крускоп*. 2001. М.: изд-во МГУ. 229 с. Библ.682. Ил. 69.
- ТОМ 43: Стуртофaginae (Coleoptera: Cucujoidea: Criptophagidae): диагностика, ареалогия, экология. *Г.Ю. Любарский*, 2002. М.: изд-во МГУ. 421 с. Библ.68. Ил. 203.
- ТОМ 44: Трофические адаптации и экология бюль-бюлей (Pycnonotidae, Aves) фауны Вьетнама. *М.В. Калякин*, 2002. М.: изд-во МГУ. 256 с. Библ. 262. Ил.72.
- ТОМ 45: Мухи-муравьевидки (Diptera, Sepsidae) фауны России. *А.Л. Озеров*, 2003. М.: изд-во МГУ. 182 с. Библ.128. Ил.120.
- ТОМ 46: Систематика современных млекопитающих. *И.Я. Павлинов*, 2003. М.: изд-во МГУ. 297 с. Библ. 98. Ил.10.
- ТОМ 47: Систематика современных млекопитающих (2-е изд.). *И.Я. Павлинов*, 2006. М.: изд-во МГУ. 297 с. Библ. 105. Ил.10.
- ТОМ 48: Линнеевский сборник. *И.Я. Павлинов* (ред.), 2007. М.: изд-во МГУ. 454 с.

Другие издания

- Птицы Москвы и Подмосковья — 1999, 2000. *Калякин М.В.* (составитель).
- Птицы Москвы и Подмосковья — 2000, 2002. *Калякин М.В.* (составитель).
- Птицы Москвы и Подмосковья — 2001, 2003. *Калякин М.В.* (составитель).
- Птицы Москвы и Подмосковья — 2002, 2004. *Калякин М.В.* (составитель)

- Птицы Москвы и Подмосковья — 2003, 2005. *Калякин М.В.* (составитель).
- Птицы Москвы и Подмосковья — 2004, 2006. *М.В. Калякин, О.В. Волцит* (составители).
- Птицы Москвы: 2006 год, квадрат за квадратом. 2007. *М.В. Калякин, О.В. Волцит* (ред.).
- Атлас. Птицы Москвы и Подмосковья, 2006. *Калякин М.В., Волцит О.В.*
- Муравьи Подмосковья: методы экологических исследований, 1999. *Дунаев Е.А.*
- Земноводные и пресмыкающиеся Подмосковья, 1999. *Дунаев Е.А.*
- Млекопитающие Подмосковья, 2000. *Крускоп С.В.*
- Краткий определитель наземных зверей России, 2002. *Павлинов И.Я.*
- Наземные звери России: справочник-определитель, 2002. *Павлинов И.Я., Крускоп С.В., Варшавский А.А., Борисенко А.В.*
- Высшие чешуекрылые (Lepidoptera, Macrolepidoptera) северной части Мещеры Владимирской области и прилежащих территорий, 2001, Вып. 2. *Усков М.В.* и др.
- Разнообразие земноводных, 1999. *Дунаев Е.А.*
- Разнообразие птиц, 2001. *Коблик Е.А.*
- Разнообразие змей, 2003. *Дунаев Е.А., Орлова В.Ф.*
- Разнообразие млекопитающих, 2004. *Россолимо О.Л., Павлинов И.Я., Крускоп С.В., Лисовский А.А., Спаская Н.Н., Борисенко А.В., Панютина А.А.*
- Материалы зоолого-ботанических исследований в природном районе Ке Банг Национального парка Фон Ня (провинция Куанг Бинь, Вьетнам), 2003. *Л.П. Корзун, В. Калякин* (ред.).
- Исследования наземных экосистем Вьетнама, 2003. *Л.П. Корзун, В.В. Рожнов, М.В. Калякин* (ред.).
- Материалы зоолого-ботанических исследований в горных массивах Би Дуп и Хон Ба, Далатское плато, Южный Вьетнам, 2006. *Л.П. Корзун, В.В. Рожнов, М.В. Калякин* (ред.).
- Bats of Vietnam and adjacent territories. An identification manual. Biodiversity of Vietnam series, 2003 *Borissenko A.V., Krusko S.V.*
- Материалы зоолого-ботанических исследований в Национальном парке Ву Куанг, 2001. *Корзун Л.П., Калякин М.В.* (ред.).
- Классификация современных млекопитающих (препринт), 2002. *Павлинов И.Я.*
- Новые виды пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae) палеарктической фауны, 2004. *Гусаков А.А.*
- Введение в современную филогенетику, 2005. *Павлинов И.Я.*
- Каталог моллюсков России и сопредельных территорий, 2005. *Кантор Ю.И., Сысоев А.В.*
- Московские орнитологи, 1999. (ред. *Флинт В.Е., Россолимо О.Л.*).
- Московские териологи, 2001. (ред. *Россолимо О.Л.*).
- Московские герпетологи, 2004. (ред. *Россолимо О.Л., Дунаев Е.А.*)
- Зоологический Музей МГУ: коллекции и люди, 2005. *Павлинов И.Я., Иванов Д.Л.*

Для заметок

Научное издание

СБОРНИК ТРУДОВ ЗООЛОГИЧЕСКОГО МУЗЕЯ МГУ
[SBORNIK TRUDOV ZOOLOGICHESKOGO MUZEYA MGU]
том XLIX

Главный редактор: О. Л. Россолимо

Редакторы тома: И. Я. Павлинов, М. В. Калякин

Зоологические исследования

Москва: изд-во Московского ун-та. 2008. 448 с.

Издательство Московского университета
125009 Москва, ул. Большая Никитская, 5
Издательская лицензия № 040414 от 18.04.97

Подписано в печать 15.07.2008. Формат 60x90/16. Усл. печ. л. 28.5.

Бумага офсетная. Печать офсетная. Гарнитура Таймс.

Отпечатано в типографии Воениздата.

Тираж 300 экз. Заказ № .