ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал

2010
XIX

ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК

580

EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Том XIX

Экспресс-выпуск • Express-issue

2010 № 580

СОДЕРЖАНИЕ

1127-1129 Первый документированный случай размножения тонкоклювой кайры *Uria aalge* в Ленинградской области. В.Г.ВЫСОЦКИЙ, А.В.КОНДРАТЬЕВ, В.А.БУЗУН

1129-1131 О массовой гибели сов зимой 2009/10 года в Зауралье. В.В.ТАРАСОВ, В.К.РЯБИЦЕВ

1131-1133 Катастрофические последствия для сов Южного Урала зимы 2009/10 года. В.Д.ЗАХАРОВ, Н.Н.МИГУН

1133-1135 Орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla* в окрестностях озера Баскунчак. П.Н.АМОСОВ

1135-1136 Гнездование камышницы *Gallinula chloropus* в Челябинске. И.П.ЧУХАРЕВА

1136-1153 Филогения, классификация и система. А.Ф.ЕМЕЛЬЯНОВ

1154-1155 О гнездовании буробокой белоглазки *Zosterops erythropleura* в Среднем Приамурье. С.В.ВИНТЕР, А.А.МЕЖЕННЫЙ

Редактор и издатель А.В.Бардин
Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

© Русский орнитологический журнал, 2010
Дата опубликования: 3 августа 2010

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XIX
Express-issue

2010 № 580

CONTENTS

1127-1129 The first documented case of breeding of the common guillemot *Uria aalge* in the Leningrad Oblast. V.G.VYSOTSKY, A.V.KONDRATIEV, V.A.BUZUN

1129-1131 On the mass death of owls in the winter 2009/10 in the Zauralie. V.V.TARASOV, V.K.RYABITSEV

1131-1133 The catastrophic consequences of winter 2009/10 for the owls in South Ural. V.D.ZAKHAROV, N.N.MIGUN

1133-1135 The white-tailed eagle *Haliaeetus albicilla* near Baskunchak Lake. P.N.AMOSOV

1135-1136 The common moorhen *Gallinula chloropus* breeding in Chelyabinsk. I.P.CHUKHAREVA

1136-1153 Phylogeny, classification and system. A.F.EMELJANOV

1154-1155 On breeding of the chestnut-flanked white-eye *Zosterops erythropleura* on Middle Amur. S.V.VINTER, A.A.MEZHENNY

A.V.Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
St.-Petersburg University
St.-Petersburg 199034 Russia

© The Russian Journal of Ornithology, 2010

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2010, Том 19, Экспресс-выпуск **580**: 1127-1129*

Первый документированный случай размножения тонкоклювой кайры *Uria aalge* в Ленинградской области

В.Г.Высоцкий[1)], А.В.Кондратьев[2)], В.А.Бузун[2)]

[1)] Зоологический институт Российской Академии наук, Университетская набережная, 1, Санкт-Петербург, 199034, Россия
[2)] Кафедра зоологии позвоночных, биолого-почвенный факультет, Санкт-Петербургский университет, Университетская набережная, 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

Поступила в редакцию 1 августа 2010

При проведении орнитологического обследования островов Финского залива Балтийского моря 29 мая 2010 была обнаружена колония тонкоклювой кайры *Uria aalge* (рис. 1) из 9 гнезд на острове Северный Виргин (59°56´41´´ с.ш., 26°51´39´´ в.д.). Это маленький остров состоит из скоплений гальки и мелких валунов, почти половина его площади лишена растительности. Яйца кайр лежали на маленьких площадках между валунами на расстоянии 0.5-1 м друг от друга на краю колонии больших бакланов *Phalacrocorax carbo*, в непосредственной близости от бакланьих гнёзд. На удалении нескольких метров от колонии кайр находились отдельные гнёзда гагарки *Alca torda*. В колонии найден один труп кайры и три трупа гагарки, видимо погибших от неизвестной нам инфекции. В этом же сезоне сильная эпидемия была на разных островах Финского залива: кроме ежегодно присутствующих трупов чаек и крачек, было найдено необычно много погибших гагарок, чистиков *Cepphus grylle*, обыкновенных гаг *Somateria mollissima*, лебедей-шипунов *Cygnus olor* и серых гусей *Anser anser*.

Успех размножения тонкоклювых кайр оказался низким. При повторном посещении колонии 30 июня 2010 был обнаружен один маленький птенец кайры (рис. 2) и одно яйцо, которое насиживалось. Остальные яйца погибли, т.к. были покрыты толстым слоем помёта бакланов. В этих яйцах были погибшие эмбрионы на средних стадиях развития. Некоторые яйца кайр оказались погруженными в толщу бакланьего помёта на половину своего диаметра. Весьма вероятно, что часть взрослых кайр погибла в результате эпидемии.

Следует подчеркнуть, что колония кайр появилась на Северном Виргине именно в 2010 году, т.к. первый из авторов этого сообщения проводил обследования островов в российской части Финского залива на протяжении 2007-2009 годов и нигде указанный вид не встречал. Ранее для Ленинградской области был известен лишь один случай залёта молодой тонкоклювой кайры (Мальчевский, Пукинский 1983).

Рис. 1. Вспугнутые с гнёзд тонкоклювые кайры *Uria aalge*. Рядом видны гнёзда больших бакланов *Phalacrocorax carbo* (фото А.В.Кондратьева).

Рис. 2. Птенец тонкоклювой кайры *Uria aalge* (фото В.Г.Высоцкого).

Несмотря на то, что тонкоклювая кайра весьма малочисленна в восточной части Балтийского моря, её появление на размножении в российской части Финского залива вполне закономерно. Основные места размножения этого вида (до 75 пар) в Финляндии (Väisänen *et al.* 1998) расположены на архипелагах у северного побережья Финского залива, где на островах Aspskär имеется ближайшая к месту нашей находки колония (45 км к северо-западу).

Таким образом, впервые для Ленинградской области установлено гнездование тонкоклювой кайры. Для России это самая западная точка размножения вида. Три погибших яйца удалось отпрепарировать, они поступили в фондовую коллекцию отделения орнитологии Зоологического института Российской Академии наук в Санкт-Петербурге.

Авторы выражают глубокую благодарность швейцарской компании Nord Stream AG, финансировавшей проведение специального орнитологического исследования островов Финского залива в 2010 году для организации заповедника «Ингерманландский».

Литература

Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 1983. *Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана.* Л., **1**: 1-480.

Väisänen R.A., Lammi E., Koskimies P. 1998. *Muuttuva pesimälinnusto.* Helsinki; Otava: 1-567.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2010, Том 19, Экспресс-выпуск **580**: 1129-1131*

О массовой гибели сов зимой 2009/10 года в Зауралье

В.В.Тарасов[1)], В.К.Рябицев[2)]

Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии наук, ул. 8 марта, 202, Екатеринбург, 620144, Россия.
E-mail: [1)] grouse@bk.ru, [2)] riabits@etel.ru

Поступила в редакцию 1 августа 2010

Весной 2010 года на юго-востоке Свердловской области и на севере Курганской мы столкнулись с необычным явлением массовой гибели двух видов неясытей. Первой находкой стали останки бородатой неясыти *Strix nebulosa*, обнаруженные нами вскоре после схода снега, 17 апреля, в окрестностях деревни Ирюм (56°41´ с.ш., 64°39´ в.д.) Шатровского района Курганской области. Это была кучка перьев с обгрызенными очинами.

Позже подобных находок было ещё несколько. В окрестностях деревни Аверино (56°19′ с.ш., 61°02′ в.д.) Сысертского района Свердловской области 23-26 апреля в радиусе 1 км мы нашли останки двух бородатых и одной длиннохвостой *Strix uralensis* неясытей. В окрестностях деревни Кылман (56°22′ с.ш., 64°57′ в.д.) Шатровского района Курганской области 20 мая обнаружили перья одной длиннохвостой неясыти и одной бородатой. Наконец, 18 июня в окрестностях вышеупомянутой деревни Ирюм были найдены останки ещё одной бородатой неясыти. Во всех случаях перья были обгрызены: очевидно, павших или сильно ослабленных зимой птиц подбирали наземные млекопитающие (это могли быть лисицы, енотовидные собаки или куницы). Все эти останки были найдены случайно, специально мы их не искали. Отметим, что в предыдущие годы за 10 полных полевых сезонов в этих местах у нас не было ни одной такой находки.

Бородатая и длиннохвостая неясыти в Зауралье являются редкими видами. Первая включена в Красные книги Свердловской, Челябинской и Курганской областей. В гнездовое время относительно обычной бородатая неясыть бывает лишь в годы высокой численности мышевидных грызунов. Последним таким годом был 2006, когда, например, в Кунашакском районе Челябинской области в осиново-берёзовых колках на площади 15 км^2 было выявлено пять гнездовых участков бородатой неясыти (Тарасов и др. 2006). В другие годы численность вида была гораздо ниже: мы находили лишь отдельные гнездящиеся пары, и то лишь благодаря заметности как самих птиц, так и занимаемых ими крупных гнёзд хищных птиц на деревьях. В целом по территории численность бородатой неясыти в «немышиные» годы колебалась от 0 до 1 пары на 100 км^2, длиннохвостой – от 1 до 2.

Неожиданно большое число находок останков двух столь редких видов сов свидетельствует о том, что зимой 2009/10 года произошла их массовая гибель, наиболее вероятной причиной которой стала бескормица. Но, как известно, совы – весьма мобильные птицы, способные быстро реагировать на изменения состояния кормовой базы и мигрировать порой на значительные расстояния в поисках кормных мест. Резкой депрессии численности мышевидных грызунов прошедшей зимой в нашем регионе не наблюдалось, после схода снега мы встречали как самих зверьков, так и их норки, в некоторых местах – довольно много. По-видимому, кормовая база с осени была достаточно хорошей, поэтому неясыти остались зимовать на рассматриваемой территории.

Зима 2009/10 года выдалась суровой. С середины декабря до конца февраля совсем не было оттепелей, что не характерно для нашего региона. Почти весь январь стояли морозы ниже минус 30°С. Холоднее обычного оказались и другие зимние месяцы. В сильные морозы, когда

организм птиц быстро истощается, особую важность для них приобретают обилие и доступность корма. Однако добывать полёвок и мышей совам приходилось все труднее: в первые дни января были обильные снегопады, которые с разной периодичностью продолжались и впоследствии. К концу зимы толщина снега в угодьях была заметно выше, чем в предыдущие годы. В результате, для питающихся мелкими грызунами зимующих видов сов сложились крайне неблагоприятные условия. Мы считаем, что к массовой их гибели привело не столько скудное обилие корма, сколько его низкая доступность на фоне сильных морозов. Такая же картина наблюдалась зимой 2009/10 года и на Южном Урале (Захаров, Мигун 2010).

Несомненно, под прессом голода оказались и другие виды сов, однако их останков мы не находили. Чаще попадались останки бородатых неясытей, хотя этот вид уступает по численности длиннохвостой неясыти. Видимо, причиной тому стала узкая трофическая специализация бородатой неясыти на мышевидных грызунах. Известно, что длиннохвостая неясыть гораздо пластичнее в выборе добычи.

Литература

Захаров В.Д., Мигун Н.Н. 2010. Катастрофические последствия для сов Южного Урала зимы 2009/10 года // *Рус. орнитол. журн.* **19** (580): 1131-1133.

Тарасов В.В., Поляков В.Е., Давыдов А.Ю. 2006. К фауне птиц лесостепного Северо-востока Челябинской области // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 205–218.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2010, Том 19, Экспресс-выпуск **580**: 1131-1133*

Катастрофические последствия для сов Южного Урала зимы 2009/10 года

В.Д.Захаров, Н.Н.Мигун

Ильменский государственный заповедник Уральского отделения Российской Академии наук, Миасс, Челябинская область, 456317, Россия. E-mail: zakharov@ilmeny.ac.ru

Поступила в редакцию 1 августа 2010

За последние 30 лет в Ильменский заповедник и Миасский краеведческий музей местные жители ежегодно приносят подобранных ими сов. Как правило, это птицы, сбитые машинами, поранившиеся о провода или подстреленные охотниками. Не было зафиксировано ни одного случая, когда найденные птицы были истощены. Исключением стала зима 2009/10 годов.

Зимой 2010 года в Ильменский заповедник и таксидермическую мастерскую Н.Н.Мигуна принесли в общей сложности 8 сов. Все они были обнаружены или в черте города Миасса в частном секторе, или в окрестностях в коллективных садах.

В связи с тем, что некоторые птицы были подобраны ещё живыми и умерли впоследствии, можно датировать дату их гибели. Остальные совы были принесены в момент их обнаружения. Описания жирности птиц приводятся по методике С.В.Дровецкого (1999).

Strix uralensis (20 января 2010) – истощена.

Strix uralensis (22 января 2010) – подобрана накануне ослабленной. Истощена (жира нет нигде, наблюдается сокращение мышечной массы).

Strix uralensis (28 января 2010) – подобрана накануне ослабленной. Истощена.

Strix nebulosa (2 февраля 2010) – подобрана накануне ослабленной. Истощена.

Strix uralensis (12 февраля 2010) – истощена.

Strix nebulosa (18 февраля 2010) – подобрана накануне ослабленной. Истощена.

Strix uralensis (22 февраля 2010) – истощена.

Aegolius funereus – точная дата гибели неизвестна, т.к. хозяин дачного участка нашел его только 15 марта 2010. Истощён.

Все совы, за исключением мохноного сыча, были обнаружены на площади около 80 км^2. Мохноногий сыч был найден в районе посёлка Тыелга, входящего в административную территорию города Миасса и расположенного в 25 км к северу от городской черты. Очевидно, что общее число погибших сов было значительно больше, т.к. не все птицы были обнаружены или нашедшие их люди к нам не обращались. Кроме того, следует учесть тот факт, что в зимний период люди практически не посещают окрестные леса, т.к. охота в это время закрыта.

Говорить о депрессии численности мышевидных грызунов, видимо, не приходится. По учётам, проводимым в Ильменском заповеднике, численность грызунов осенью 2009 года была на уровне средних многолетних показателей. Обращает на себя внимание тот факт, что находки погибших сов приходятся на вторую половину зимы, когда глубина снежного покрова достигает максимального значения. Скорее всего, в силу этой причины корма были недоступны для сов. Такая же картина наблюдалась В.В.Тарасовым и В.К.Рябицевым (2010) в Зауралье. Известно, что в суровые многоснежные зимы совам легче добывать пищу возле человеческого жилья. Перемещение длиннохвостых неясытей из лесов в черту города могло быть связано ещё и с попытками перейти на питание зимующими в городе птицами. По всей видимости, в прошедшую зиму это себя не оправдало.

Литература

Дровецкий С.В. 1999. Инструкция по препаровке экземпляров для научных и учебных орнитологических коллекций // *Тр. Дарвинского музея* **2**: 7-23.

Тарасов В.В., Рябицев В.К. 2010. О массовой гибели сов зимой 2009/10 года в Зауралье // *Рус. орнитол. журн.* **19** (580): 1129-1131.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2010, Том 19, Экспресс-выпуск **580**: 1133-1135*

Орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla* в окрестностях озера Баскунчак

П.Н.Амосов

ГПЗ «Богдинско-Баскунчакский», м/р-н Мелиораторов, 19, г. Ахтубинск, Астраханская область, 416502, Россия. E-mail: pavel-amosov@yandex.ru

Поступила в редакцию 20 июля 2010

В окрестностях озера Баскунчак орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla* является очень редким гнездящимся видом. Однако в Волго-Ахтубинской пойме он встречается довольно часто. Так, пара белохвостов постоянно охотилась над рекой Ахтубой в окрестностях села Болхуны в июне-июле 2009 года, несколько орланов встречены над небольшими водоёмами у села Капустин Яр и деревни Солянка по автодороге от Волгограда до Ахтубинска в марте-апреле 2010 года.

Берег озера Баскунчак, где мы проводили исследования, с 1997 года является территорией заповедника «Богдинско-Баскунчакский», состоящего из двух изолированных участков – окрестностей озера Баскунчак и Зелёного сада (территория бывшей Богдинской лесомелиоративной станции). Общая площадь его составляет 18.5 тыс. га. Заповедник находится на севере Прикаспийской низменности в подзоне полупустынь. Травянистая растительность района представлена полынными, житняковыми, сарсазанными, ковыльными и другими сообществами. Древесная растительность широко представлена на участке «Зёленый сад» культурными посадками в виде лесополос, состоящих из вязов, тамариксов, лоха и, в небольшом числе, дуба, яблони, вишни, абрикоса и др. В окрестностях Баскунчака древесная растительность встречается по балкам, около пресных водоёмов (пруды Кордон, озёра Карасун и Красное) и в виде отдельных групп белого и чёрного тополя, вяза и лоха в понижениях рельефа. Озеро Красное летом полностью пересыхает или, как в 2009 году, может оставаться сухим весь год. Озеро Карасун в большей части пересыхает, а остав-

шаяся часть почти полностью зарастает тростником и другой растительностью; рыба в нём отсутствует. Только в Кордонных прудах обитает в небольшом числе золотой карась.

Наблюдения за гнёздами орланов ведутся в заповеднике с 1993 года, и сведения об этом виде в окрестностях Баскунчака публиковались ранее (Русанов 1998; Букреев 1999; Хохлов, Параушкин 2004; Ткаченко 2007; Амосов 2010).

Крупные хищные птицы обычно плохо переносят беспокойство со стороны людей. При приближении человека к гнезду на 200-250 м птицы начинают летать с характерными криками в окрестностях гнезда, а через 10-20 мин улетают за пределы видимости. Чтобы не тревожить птиц, мы вели наблюдение за их гнёздами с 300-400 м при помощи подзорной трубы с увеличением 8-100 крат.

Орланы-белохвосты в окрестностях Баскунчака гнездятся и зимуют. Мы наблюдали орланов в течение всей зимы, но установить, какие птицы здесь зимуют – резиденты или мигранты с других территорий – без использования специальной методики мечения невозможно.

К гнездованию белохвосты приступают рано. Уже в середине марта 2009 года пара держалась около гнезда в Зелёном саду, а 7 апреля самка орлана слетела с гнезда (окрестности Карасуна) – возможно, у неё уже была кладка.

В заповеднике существуют 4 гнездовые постройки белохвостов: около озера Карасун, около пересыхающего озера Красное, в урочище «Серебристые тополя» и в северо-западной части Зелёного сада. Гнёзда располагаются на высоких тополях (окрестности озёр Карасун и Красное) и на дубе в Зелёном саду. Гнёзда существуют уже давно, по крайней мере, они точно известны с 1999 года (Букреев 1999).

В 2009 и 2010 годах гнёзда у Красного озера и в урочище «Серебристые тополя» были нежилыми. Скорее всего, гнездо около озера Красное было брошено птицами после пожара в августе 2007 года, после которого тополь, на котором расположено гнездо, высох. Гнездо в Зелёном саду было жилым в 2009 году, но проследить успешность гнездования пары орланов нам не удалось. В 2010 году это гнездо пустовало, птицы в нём не гнездились. Гнездо у озера Карасун было занято парой орланов в 2009 и 2010 году. В 2009 году у пары из этого гнезда был 1 взрослый птенец, который успешно покинул гнездо. В 2010 году, 19 мая, в гнезде было 2 птенца: один был почти вдвое меньше другого. Самый крупный птенец был размером примерно с галку. 19 июня в гнезде был только один птенец размером почти с взрослую птицу, а 24 июня гнездо было пустым.

В связи с отсутствием поблизости от Баскунчака водоёмов, богатых рыбой, питание орланов-белохвостов здесь, скорее всего, иное. Вряд ли птицы летают за рыбой до реки Ахтубы (ближайшего места, где

есть рыба); расстояние от гнёзд до этой реки составляет по прямой 30-50 км. Под гнездом орланов мы находили кости зайца-русака *Lepus europaeus*. Возможно, белохвосты в окрестностях Баскунчака питаются сусликами, зайцами и другими млекопитающими.

Таким образом, в окрестностях озера Баскунчак ежегодно гнездятся 1-2 пары орланов-белохвостов и 2-4 особи встречаются зимой. В связи с отсутствием обычных кормовых объектов они, вероятно, перешли на питание млекопитающими.

Литература

Амосов П.Н. 2010. Состояние популяций редких видов птиц в заповеднике «Богдинско-Баскунчакский» и его окрестностях // *Рус. орнитол. журн.* **19** (545): 117-127.

Букреев С.А. 1999. Материалы по птицам Богдинско-Баскунчакского заповедника // *Инвентаризация, мониторинг и охрана ключевых орнитологических территорий России*. М.: 61-65.

Русанов Г.М. 1998. Птицы Богдинско-Баскунчакского заповедника // *Природный комплекс Богдинско-Баскунчакского государственного природного заповедника и его охрана*. Астрахань: 97-117.

Ткаченко Е.Э. 2007. Особенности размещения гнёзд хищных птиц и сов в условиях Северного Прикаспия // *Проблемы и стратегия сохранения аридных экосистем Российской Федерации: Сборник научных трудов*. Ахтубинск: 42-43.

Хохлов В.В., Параушкин И.В. 2004. Исследования птиц Богдинско-Баскунчакского заповедника (весна 2002 г.) // *Богдинско-Баскунчакский заповедник и его роль в сохранении биоразнообразия севера Астраханской области. Перспективы развития экотуризма: Сборник научных статей*. Астрахань: 87-92.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2010, Том 19, Экспресс-выпуск **580**: 1135-1136*

Гнездование камышницы *Gallinula chloropus* в Челябинске

И.П.Чухарева

*Второе издание. Первая публикация в 2002**

Для Урала и Приуралья камышница *Gallinula chloropus* названа редкой или очень редкой птицей (Рябицев 2001). В городе Челябинске камышницы обитают по берегам реки Миасс и на близлежащих забо-

* Чухарева И.П. 2002. Гнездование камышницы в Челябинске // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 260.

лоченных участках. На болотистом участке 1 августа 2000 отмечена взрослая особь. 3 июля 2001 заметили 2 взрослых птиц и 4 птенцов, отплывающих от гнезда в заросли тростника и рогоза, в гнезде оставалось 6 яиц. На левом берегу Миасса и соседних заболоченных участках 5 мая 2002 встречено 7 взрослых особей. Гнездо камышницы найдено 9 июня 2002, а 1 июля в нём была кладка из 10 яиц.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2010, Том 19, Экспресс-выпуск **580**: 1136-1153*

Филогения, классификация и система

А.Ф.Емельянов

*Второе издание. Первая публикация в 1989**

Вопрос о значении филогении для систематики, соотношение системы, классификации и филогении постоянно находится в сфере внимания систематиков-эволюционистов. Ряд публикаций, затрагивающих эту тему, появился и в последние десятилетия (Mayr 1969; Пономаренко, Расницын 1971; Скарлато, Старобогатов 1974; Татаринов 1979, 1984; и др.). Актуальность проблематики ныне определяется широким распространением учения В.Хеннига и его последователей, которые, наряду с развитием филогенетики, выдвигают и прокламируют негативное отношение к традиционной систематике, предлагая альтернативу в виде так называемой «филогенетической систематики», которая сводит систему к изоморфному отражению филогении, приравненной к кладограмме. Сложившаяся ситуация вызывает необходимость вновь и вновь обращаться к казалось бы давно решённым вопросам и одновременно заново просматривать аргументацию традиционной точки зрения с целью её расширения и укрепления. При таком обсуждении неизбежно приходится повторять многие общие места, но при всём при этом здесь я высказываю свою точку зрения, не пренебрегая спорными и недостаточно обоснованными суждениями, имея в виду пользу от самой их постановки и предположительного решения.

Наука систематика

Систематика есть наука о биологическом разнообразии, проявляющемся через индивиды. В ней достаточно чётко различаются три

* Емельянов А.Ф. 1989. Филогения, классификация и система // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **206**: 152-170.

составные части – теоретическая систематика, эмпирическая (описательная) и вспомогательная, занимающаяся классификацией исходного материала. Практическая систематика, систематика как ремесло, существенно обособлена от теоретической, в значительной мере существует помимо её и представляет соединение описательной с Линнеевским по происхождению номенклатурным языком и стилем восприятия материала, современный вариант которого сформировался под влиянием дарвиновских эволюционных идей. Теоретические обоснования и требования к системе изменились, но оболочка, найденная Линнеем, в главном верно отражала реальную структуру земного биологического разнообразия и не потребовала коренной перестройки.

Именно это обстоятельство позволяет систематикам-практикам, придерживающимся самых разных теоретических воззрений, и чистым ремесленникам без определённых теоретических посылок объективно работать на приближение к подлинной естественной системе. В биологии никогда не было множественности систем, построенных принципиально различно, никогда не было серьезных конкурентов линеевской иерархической системы. Нынешняя атака кладистов – возможно, наиболее опасное посягательство на принципы линнеевской биологической систематики, но и она, думается, обречена на провал.

Теоретическая систематика, первоначально чисто типологическая, с утверждением эволюционного учения поднялась на новый уровень – филогенетический. Целью систематиков стала естественная система, признающая законными только монофилетические таксоны. Таким образом, к старому требованию, чтобы таксон был морфологически определённым и обособленным, Дарвин прибавил требование единого происхождения.

Классификаций, как известно, может быть множество; естественными среди них называют те, которые в основу берут наиболее существенные признаки объектов, свёртывают максимум информации об объектах. Не для всяких объектов может быть создана естествённая классификация. Для таких сложных объектов, как биологические, естественная система есть не абсолют, а только определённое предпочтительное классификационное направление.

Для сторонников дарвиновского эволюционного учения теоретическая систематика и филогенетика почти синонимы. Конечный продукт филогенетики – исчерпывающая филогения. Филогения как совершившийся конкретный исторический процесс единственна, инвариантна; научные знания о ней, однако, не могут быть полными, и, по мере удаления в глубь времени, они убывают. Реконструкции филогении, таким образом, в различной степени приблизительны. Филогения в высшей форме – каузальное, максимально полное и разностороннее описание совершившегося исторического развития с привле-

чением всех доступных научных данных, источником которых служат главным образом биологические науки и науки о Земле. Главнейшими источниками филогенетических сведений служит сравнительная морфология и палеонтология.

Естественная классификация организмов (в отличие от филогении) свойством единственности не обладает, это недостижимо и в идеале. Современная система классификации организмов по сравнению с теоретически мыслимой находится ещё на весьма низкой (несовершенной) стадии своего формирования; многие её понятия, нуждающиеся в объективизации, пока по-прежнему определяются интуитивно. Некоторые склонны в этом видеть кризис систематики, её традиционной классификации; однако вряд ли это справедливо, так как ни её гибели, ни замены на что-то принципиально новое и притом лучшее не предвидится. Уровень систематики (классификации) может быть поднят только накоплением знаний (фактов) об объектах систематики и достижением полноты этих фактов по всему фронту организмов. Реальное (практическое) решение этой задачи отодвигается в непрогнозируемое будущее.

Классификация

Таксоны и ранги. Основным звеном биологической классификации являются виды, которые распределяются по таксонам всё более высоких рангов. Все таксоны уникальны (индивидуальны) в том смысле, что каждый таксон низшего ранга относится только к одному таксону более высокого, число основных рангов чётко определено, соседние ранги достаточно резко качественно отличаются друг от друга. Однако величина иерархических ступеней и мерки объёма таксонов не имеют объективных критериев, не поддаются пока сравнению с помощью числа и меры. Причина такого положения заключается в том, что они очень сложны и в определённом смысле несравнимы, так как эволюция – это создание нового без чётких предварительных ограничений, каждый заметный эволюционный сдвиг – это выход за пределы правил, по которым эволюция шла раньше. Систематики сравнивают несравнимое, и поэтому процедуру трудно формализовать, сейчас – невозможно. Мы знаем, что каждому рангу соответствует определённый уровень морфологических новообразований, уровень и широта, а значит и перспективность адаптаций то единичных, но высокоэффективных, то менее значительных, но более многочисленных, то в чём-то единообразных и синэргических, то разнородных и рассеянных. Я рискнул бы выразить убеждение, что основные таксономические ранги, (а они сформировались интуитивно – род, семейство, отряд (порядок), класс, тип) выработаны систематиками не произвольно, а отражают преобладающую ступенчатость самого процесса эволюции,

дискретность уровней возможных адаптивных комплексов. Несколько упрощая ситуацию, можно сказать, что иерархия имеет пол (род) и потолок (тип). В реальной массовой работе систематика потолок обычно вторичен, за него приняты либо отряд, либо семейство так же, как у систематиков высших категорий пол повышен до семейства, отряда. Качественные отличия категорий не поддаются универсальному определению из-за серендипности эволюции, но интуитивная модель в головах систематиков существует и практически действует. Возможный путь объективизации ранговых уровней, которым систематики часто идут стихийно, заключается в поэтапном выравнивании объёма таксонов, относимых к одному рангу в смежных и более отдалённых группах.

Главную роль здесь должны играть систематики с широким кругозором. Если мы не путаем класс с типом и род с семейством, то это и означает, что некоторая эквивалентность, ранговое соответствие уже зафиксированы. Когда мы классифицируем (ревизуем) какую-либо группу, то обычно основной массив видов без принципиальных затруднений разделяется на таксоны более низкой категории, но остаётся небольшая часть, где типологическая экстраполяция выявленного таксономического метра встречает затруднения, не укладывается в стандартные рамки. Процент таких случаев, я думаю, и показывает отклонения реальной эволюции от стандартного шага. Интуитивная сторона деятельности развитого систематика должна ставиться ему в заслугу, так как процедура такого рода пока не под силу компьютерам.

Надёжность калибровки таксонов при распределении их по категориям – при определении их рангов – очень важная сторона (задача) деятельности классификаторов, важный показатель качества создаваемой классификации, поэтому следует осознанно стремиться к отрешению от прагматических моментов, равно учитывать хиатусы и объём таксона, не преувеличивая объём при плохих хиатусах, и не деля таксон только из-за того, что в нём слишком много субъединиц. Само понятие хиатуса в филогенетической систематике небезусловно, ибо включает результаты как дивергенции, так и конвергенции. Закрытие хиатуса в силу вторичного сходства неравнозначно его изначальному отсутствию, хотя, конечно, закрытие хиатуса через механизм гомологических рядов вероятнее в многовидовых таксонах, но и здесь распознание вторичности в таксонах выше рода большей частью не представляет труда. Понятие хиатуса относится к признакам и лишь опосредованно к организму как целому, понятие таксона относится к видовой совокупности индивидов, т.е. непосредственно к организму как целому.

Следует сказать об искажающем воздействии человеческой психологии, выражающемся во влиянии ошибочных и крайних взглядов

отдельных авторитетов и привычно устоявшихся представлений на объём популярных таксонов. Из зоологии примеры приводит Майр, из ботаники можно упомянуть хотя бы хорошо известные роды *Astragalus*, *Salsola*, *Artemisia*.

Хиатусы. Исторически разделение на таксоны производилось под воздействием иерархически-дискретного отношения сходства организмов, т.е. преобладающее воздействие на формирование системы оказывали хиатусы, однако формирующаяся иерархическая система привела к признанию (хотя бы и неосознанному) первенствующего значения единства положительной характеристики таксона, что выражается в признании существования монотипных таксонов, в том числе и сразу на более чем одном уровне иерархии. Образно говоря, таксономист пропускает монофилетическую морфологически обособленную группу видов через систему сит с уменьшающейся ячеёй, и ранг таксона определяется последним ситом, через которое эта группа ещё провалится. Обратная операция даёт определение высшего ранга.

Важность примата положительной характеристики таксона проявляется тогда, когда некий таксон не укладывается или плохо укладывается в рамки какого-либо обязательного ранга (триба есть, виды есть, группа явно больше рода, а подразделения с плохими хиатусами). Такие случаи, когда система таксономических мерок приходит в противоречие с реальным материалом, не часты, поэтому не следует увеличивать число обязательных рангов, дабы не увеличивать долю несовпадений.

Голохронная система. Для того, чтобы чётче понять соотношение системы и филогении, надо рассмотреть особенности филогении, важные для создания системы, и идеальный исчерпывающий вариант системы – голохронный – охватывающий все организмы (виды), которые когда-либо существовали на Земле, т.е. включая и вымершие, не оставившие непосредственных физических следов. Из голохронной системы могут быть выведены частные системы – олигохронные и монохронные; главным представителем последних является система современных организмов. Монохронные системы при выделении таксонов опираются, в частности, на хиатусы как показатели итога дивергенции; в голохронной системе хиатусов вне времени нет. Все таксономические границы режут по «живому», условны. Выбор границ (особых точек на ветвях) зависит от ряда обстоятельств. Если бы в эволюции преобладал модус равномерности, границы пришлось бы привязывать только к узлам или выработать единый «филогенетический метр», однако эволюция неравномерна, скорость её изменчива. Вопрос стоит лишь о, так сказать, рисунке неравномерности. О неравномерности непреложно говорит тот факт, что в современной биоте мы имеем и примитивные, и сильно продвинутые группы, а в каждой

группе любого ранга также менее и более продвинутые формы.

Сутью прогрессивной или, лучше сказать, анагенетической эволюции являются новые адаптации, они открывают для эволюции новые возможности, обеспечивают её рывок, соответствующий значимости адаптации. Признаки же являются прямым или косвенным отражением адаптации. Рывок эволюции подробнее всего рассмотрен на уровне арогенеза, каковому соответствует ранг класса и выше, однако качественные скачки более ограниченного масштаба аналогичны, и в систематике они грубо оцениваются рангом таксонов.

Из приведённого рассуждения следует, что «резать» филогенетическое древо на таксоны надо в пределах быстрых изменений, т.е. в момент сформирования новых адаптаций. Как известно, надвидовые таксоны характеризуются комплексом признаков – политетически. Если не стоять на позициях макромутационизма, придётся признать, что они получены последовательно, путем накопления, и в голохронной системе у таких таксонов были таксономически переходные предки, пусть хотя бы и кратковременно существовавшие. Из этого следует, что в голохронной системе будут таксоны двойного подчинения – таксон более низкого ранга будет находиться между двумя таксонами следующего. Если этого не делать, характеристики таксонов размоются. Предположение о скачкообразном, лавинном характере большей части анагенезов и особенно крупных, включая арогенезы, позволяет легче объяснить классификабельность современной биоты, определённую лёгкость, например, разделения на роды большей части видового состава какой-либо трибы.

Неполнота геологической летописи в существенной мере снимает трудности практической голохронной системы также применительно к ископаемым организмам. Редкость или отсутствие находок ископаемых переходных форм «льёт воду» на ту же «мельницу» тахителического (быстрого, скачкообразного) формирования крупных таксонов.

К усилению хиатусов в монохронных системах ведёт также и относительная независимость видообразования путем расщепления (кладогенеза) от филетической эволюции. Можно предположить, что тахителические отрезки эволюции часто вообще не сопровождаются расщеплением. В пользу этого говорят, в частности, молодые (продвинутые) монотипные роды (Емельянов 1980).

Дихотомия. Ещё одной характерной особенностью макроэволюции является её почти всегда дихотомический характер. Только наименьшая форма макроэволюции (кладогенетическое видообразование и, именно, аллопатрическое географическое) слабо скоррелирована с дихотомией. Иначе уже обстоит дело с прогрессивным кладогенетическим видообразованием, когда расщепление связано с появлением у одного из дочерних видов новой адаптации анагенетического харак-

тера; тем менее вероятно, чтобы вид распался на два, а тем более на три, и все три сразу получили разные перспективные адаптации. Против этого говорит, в частности, превышение числа видов над числом родов, родов над трибами и т.д.

Вероятность того, что три вида, образовавшиеся тритомически, послужат основанием трёх перспективных линий эволюции, на мой взгляд, ничтожна, пренебрежительно мала.

Гомоплазия. Хотя основной тенденцией эволюции в целом и в более или менее крупных ветвях является дивергенция, диверсификация, рост числа и разнообразия видов, усложнение; на фоне этих тенденций существуют другие, в чём-то противоположные, но прямо связанные с первыми; это – параллелизмы, конвергенции и реверсии. Они связаны как с текущим воздействием на эволюцию внешней среды, так и с системой ответов, выработанных эволюцией за предшествующие эпохи. Из-за этих противоположных тенденций организмы могут приобретать черты вторичного непреемственного сходства, которые, будучи принятыми за первичные, ведут исследователя в заблуждение относительно форм и путей филогенеза в изучаемой группе.

Можно выделить две категории таких дезориентирующих псевдородственных признаков: экзогенные – конвергенции и часть параллелизмов, и эндогенные, буферные – инставрации и другая часть параллелизмов. Экзогенные параллелизмы вызывают сходные структуры в сходных условиях. Эндогенные параллелизмы связаны с отработанными отбором системами ответа организма на те или иные воздействия, описываемые как вавиловские гомологические ряды, рефрены (Мейен 1988а), системы развёртки и свёртки, недоразвёртки признака, вызванные системностью ответа организма на внешнее воздействие (Мейен 19886).

Традиционная систематика, провозглашая монофилетический принцип в формировании таксонов, выработала провизорные критерии определения монофилетичности, не прибегая к построению самой филогении. Эти критерии не абсолютны, но в большинстве случаев приводят к удовлетворительным результатам.

Филогения

Эволюционные идеи в биологии, быстро получившие распространение с обнародованием учения Дарвина, вскоре воплотились в потребность конкретного выяснения генеалогического развития живых существ и его наглядного отражения в виде графической схемы. Первую древовидную схему развития жизни нарисовал ещё Ламарк (1809, цит. по: 1935). Главная же заслуга связана с именем Э.Геккеля, который создал термины «филогения», «монофилия», «полифилия» и нарисовал древо всей органической жизни на Земле (Haeckel 1866,

1868). В начальный период филогенетики рисовали схемы умозрительно, не прибегая к последовательной системе доказательств, руководствуясь либо общими впечатлениями сходства и различия, либо единичными признаками. Однако противоречия сходства и различия, разногласия в представлениях о филогении одних и тех же групп у разных авторов привели к тому, что вскоре было обращено внимание на конвергенции и параллелизмы, выработана соответствующая терминология: параллелизмы, конвергенции, изоморфии (Fürbringer 1888), гомоплазии (Osborn 1902, 1905). Филогенетические исследования прошли несколько этапов. На первом этапе филогения строилась умозрительно, не отличались схемы родства и схемы сходства, преимущественно рассматривалась история крупных групп, где такой подход легче сопрягается с общими рассуждениями. К началу XX века наступило охлаждение, легковесность филогенетических построений вызвала скептическое отношение к филогенетике вообще, однако полностью процесс не прекратился. Стали появляться схемы для низших звеньев иерархии; наряду с легковесными, произвольными появлялись и солидно обоснованные; детализовались и представления о судьбе признаков в процессе видообразования (например, Северцов 1931, 1949), однако чётко заявленных требований и правил филогенетических исследований никто не формулировал.

Ситуация резко изменилась после опубликования книги В.Хен--нига «Филогенетическая систематика» (Hennig 1950), а, точнее, после её переиздания на английском языке (Hennig 1966). Учение Хеннига стало быстро завоевывать популярность, достигнув к 1970-м годам уровня моды, продолжающейся и сейчас.

Учение Хеннига (кладизм) содержит две искусственно связанные проблемы совершенно различного научного значения. Первая – это технология филогенетического анализа, которая должна быть оценена в высшей степени положительно; вторая – новая, альтернативная линнеевской система классификации живых организмов, вредная и, в конечном счёте, нежизненная, но тормозящая развитие традиционной классификации и снижающая её престиж в среде биологов. Кладисты восприняли учение Хеннига целиком, хотя и не смогли отказаться от традиционной классификации, пользуются ею, так сказать, «брезгливо»; «незаконные» с точки зрения Хеннига таксоны часто употребляют в кавычках, вводят массу таксонов (с названиями) промежуточного характера без номенклатурного ранга, отказываются описывать таксоны до выяснения их филогении; наконец, в новом несоответствующем смысле употребляют старые, ранее однозначно употреблявшиеся термины, в первую очередь термины «монофилия» и «филогенетическая систематика» (Ashlock 1971, Эйхлер 1981). Тандем хенниговского учения, таким образом, крутит педали в

разные стороны. Хенниговский нигилизм в отношении классической систематики импонирует стремлению научной молодёжи к новизне и самоутверждению.

Хенниг чётко формализовал и описал процедуру реконструкции филогенетического древа – кладограммы – на основе анализа распределения (производных и исходных) признаков внутри таксона. Свою программу он оснастил новой и притом удачной терминологией, которая, хотя и имеет старые синонимы или соответствующие устойчивые описательные терминологические конструкции, лаконичнее, чётче и сохраняет характер терминов, жёстко привязанных к процедуре. Эти термины – «апоморфия» и «плезиоморфия», и, в особенности, «синапоморфия» и «симплезиоморфия», «аутапоморфия», «аутплезиоморфия». Неприемлемо, однако, сужение понятия «монофилии» до понятия, которое при традиционном понимании получило название «голофилии». Оно заключается в том, что монофилетическим хеннигисты называют таксон, не только произошедший от единого предка, но и не давший никаких производных, точнее, только со всеми производными. В хенниговской терминологии небесплодный монофилетический таксон получает название парафилетического, и в хенниговской систематике считается незаконным как таксон. Такие таксоны традиционной классификации сторонники Хеннига обычно пишут в кавычках. Если бы таксономическая практика пошла на поводу у кладистов, то пришлось бы отказаться от описания таксонов с невыясненной филогенией, «чисто классификаторских» по их терминологии, а таких таксонов пока большинство. Логически получается процедурное торможение прогресса систематики – нельзя называть то, что ещё надо изучать. Однако, если нечто названо, то оно становится известно всем, и всякий систематик может вносить свои коррективы и приводить нечто (таксон) к филогенетическому виду, а если не названо, то его как бы и нет – каждый думает про себя и не может получить мнение коллег. Типологическое обособление таксонов – прекрасный механизм предварительной разборки хаоса для ускорения прогресса филогенетической систематики, чистоплюйство здесь ни к чему. Казалось бы всё ясно: через возможные ошибки идти к истине, не дожидаясь лучших времён сложа руки.

Первоначально процедура выяснения филогении по Хеннигу понималась весьма упрощённо, достаточным доказательством монофилетичности (голофилетичности) считалось нахождение всего одной синапоморфии, но практика построения кладограмм постепенно ведёт к более надёжным приёмам, к осознанию широкого распространения гомоплазий и выработке приёмов их выявления (Пименов 1987). Характерной особенностью кладизма является также канонизация познания филогении именно на уровне кладограммы, ограничение кла-

дограммой, которая не даёт конкретной реальной последовательности событий между узлами, не интересуется ею, восприятие кладограммы как конечной цели филогенетического исследования.

Упрощённый подход к приёмам выявления кладограммы полностью, однако, не изжит кладистами и ныне. Отрицая на словах традиционную классификацию и провозглашая собственные принципиально отличные способы классификации, кладисты до сих пор не дали ни одного примера последовательного проведения своей классификации на какой-либо группе. Это, помимо логики, говорит о том, что хенниговская классификация мертворождённа и не имеёт будущего. Как было бы хорошо, если бы кладисты поняли, чем они занимаются и от чего следует отказаться.

Кладистическая систематика, в отличие от традиционной, отказывается от принципа общего сходства (первый принцип традиционной филогенетической систематики, унаследованный от чисто типологической доэволюционной) и сужает второй принцип монофилии таксона до голофилии. Таким образом, сохраняются от старой систематики только «бездетные», «бесплодные» таксоны, у которых традиционно понимаемое сходство и родство в смысле Хеннига совпадают. Большинство таксонов («плодовитые») провозглашаются незаконными как парафилетические. Сама идея, так сказать, влияния будущего на прошедшее (зависимость таксономической оценки материнского таксона от того, возникнут ли дочерние или нет) выглядит абсурдно. Сходство родственного происхождения в традиционной филогенетической систематике имеет самый большой смысл и ценность, так как позволяет знать заранее основные свойства неизученных и даже неоткрытых представителей таксона; кладистская систематика этого лишена (Mayr 1969). Хенниговская систематика далее признаёт показателем родства только «кладистическое отношение», т.е. только счёт ветвлений вида от корня кладограммы, по числу таких ветвлений определяется ранг таксона. Ранг, таким образом, дробится почти до нуля, так как он показывает только число дивергенций. Подсчёт ветвлений снизу реально невыполним, так как требует знания филогенетического древа от начала жизни – гигантские, не поддающиеся реальному учёту числа. Далее, обнаружение всякого нового вида, ветви на предшествующем участке кладограммы меняет ранг таксона (значит, ранг скачет, как цифры на счётчике). Фактически же рангов нет. В своей первоначальной концепции Хенниг, видимо, чтобы сохранить традиционные ранги, выдвинул принцип одновозрастности рангов в обычном смысле (т.е. семейств, классов и т.п.). Этой точки зрения сейчас, по-видимому, никто из кладистов не придерживается, её забыли. И, действительно, она не выдерживает столкновения с палеонтологическими фактами и исходит из абсурдной посылки о равномерности эво-

люции. Биномиальная номенклатура в название вида вводит название рода, но в кладизме родов нет, так как ранг таксона приблизительно пропорционален числу видов в нём (точнее, зависит от числа узлов в самой длинной ветви).

Подсчёт узлов между двумя видами для оценки их кладистического родства также мало что даёт для того, чтобы составить представление об этих видах, ибо кладогенез (видообразование) и анагенез (удаление от морфологического состояния предка), как уже говорилось, в существенной степени независимы. Вспомним хотя бы близкие роды, но с разным или, лучше, очень разным числом видов. Условно и представление, что разделившись надвое, старый вид исчезает, т.е. что оба сестринских вида получают по автапоморфии, скорее только один.

Итак, кладизм часто слишком упрощает картину реальной эволюции. Действительно, филогения была бы легко восстановима, если бы признаки, раз возникнув, не исчезали, и все возникшие признаки были бы индивидуальны, т.е. их нельзя было бы спутать. Филогенетическая практика всё больше нас отдаляет от такой наивной точки зрения.

Определение порядка преобразования признаков. Для выяснения филогении используются ряды признаков (морфоклины), разбиваемые каждый на два состояния: исходное и производное, плезиоморфное и апоморфное. Однако на пути такой интерпретации изолированно рассматриваемых рядов признаков, как уже отчасти говорилось, стоят значительные препятствия, вызванные разнообразными и в целом трудно определимыми однозначно возможностями их эволюционных преобразований. Можно насчитать, по крайней мере, семь препятствий к лёгкому отличению апоморфий от плезиоморфий:

1) *Невозможность* априорного установления направления (макро-) эволюции положительного признака, особенно на малых отрезках, о которых преимущественно и идёт здесь речь. От простого ли к сложному, наоборот ли и т.п.

2) *Неотличимость* полностью исчезнувших признаков (структур) от ещё не появившихся. Если признак исчез, то не ясно также, какой степени развития он достиг перед редукцией.

3) *Нестабильность*. Многие признаки нестабильны, легко меняют количественные показатели – величину, число. Показатели эти могут смещаться по неясным (по крайней мере, пока) для нас причинам в обе стороны и менять направление, преобразуясь по закону гомологических рядов Вавилова; при относительности адаптаций (особенно малых, о которых по преимуществу идёт речь) толкованию с позиций адаптивного смысла не поддаются.

4) *Инставрируемость, реверсивность*. Многие признаки могут появляться вновь в результате инставрации (Емельянов 1987), нарушая поступательность развития. При этом плезиоморфия как бы

сливается с апоморфией.

5) *Параллельное возникновение признаков*. Оно даёт ложную синапоморфию. Чем ближе ветви, тем вероятнее инставрация вместо параллелизма, но и тем труднее их распознать, отличить друг от друга.

6) *Неустановимость априори* порядка перестройки в части трёхзвенных (и более) морфологических рядов – гипотетичность немономорфных апоморфий: а—(**б—в**), или б—(**в—а**), или в—(**а—б**). Ещё сложнее, если одно из состояний соответствует отсутствию признака.

7) *Неприменимость критерия внешней группы*. Изолированность признака – утрата плезиоморфии в сестринской группе (до утраты симплезиоморфии). Если симплезиоморфия с сестринской группой исчезла, то двухзвенный морфологический ряд в изучаемой группе без облегчающих дополнительных обстоятельств нельзя интерпретировать в отношении направления преобразований (полярности).

Перечисленные трудности относятся к интерпретации изолированных признаков. Эти трудности могут быть преодолены при совместном анализе (большого количества) морфоклин, так как макроэволюция имеет творческий (т.е. идущий прежде всего путём новообразований), и в целом необратимый и дивергентный характер, а это значит, её прочтение «задом наперёд» имеет принципиальные отличия от правильного прочтения.

Теоретически абстрагируясь от многого, можно на минуту допустить, что под воздействием мощного пресса внешних условий в вершинной группе сойдутся инставрации, параллелизмы и конвергенции, и получится «веер наоборот» (точнее, пучок, соединённый по концам), но практически это невероятно, если учесть много признаков, потому что главным содержанием эволюции является дивергенция и сотворение нового. Один и тот же адаптивный эффект может быть достигнут разными комбинациями признаков даже у близкородственных представителей в сходной среде, эффективная адаптивная комбинация нескольких старых признаков в новой комплекс уведёт ветвь от топтания в замкнутом круге. Разнообразие признаков у сложных организмов делает полный повтор статистически невероятным, так как каждое появление нового признака неизмеримо расширяет возможности комбинаторики, невзирая на канализирующее воздействие внешней среды.

Из перечисленных затруднений ясно, что при построении филогении наибольшую ценность имеют признаки позитивные, стабильные и сложные. В тех случаях, когда эволюция идет неравномерно (а это правило), сосуществуют таксоны, ближе стоящие к предку и дальше от него отстоящие. В такой ситуации плезиоморфными состояниями должны быть признаны те концы морфоклин, которые сойдутся в каком-либо анализируемом таксоне или их узкой группе, при условии,

что другие концы окажутся разбросанными по разным таксонам.

Выяснение филогении методом синапоморфий. Как уже говорилось, эта процедура, сформулированная В.Хеннигом, в дальнейшем была усовершенствована и успешно используется в практике систематиков-эволюционистов, не являющихся сторонниками кладистской систематики (Расницын 1988).

Предварительные условия для выяснения филогении создаёт классификация, которая выделяет группы по сходству – таксоны, которые, будучи хорошо политетически обоснованы, выступают как провизорно монофилетические группы. Не следует забывать, что эту трудную черновую работу для филогенетиков проделала типологическая и эволюционная систематика.

Классификация – в значительной степени прикладное искусство; выводы систематиков часто обосновываются только одним-двумя признаками, вводимыми в тезы определительных таблиц, однако выводы эти в большинстве случаев сознательно или бессознательно опираются на комплексное или интегральное представление о цельности и естественности таксона, т.е. на представление о его соответствии принципам традиционной филогенетической систематики. Такой подход, естественно, не гарантирует полностью от ошибок. Если таксономическая работа не доведена до описанной стадии, следует её довести в объёме таксона рангом выше.

Дальнейшие операции можно свести к следующим пунктам:

1. Фронтальный массированный поиск для выявления эволюционирующих в пределах избранного таксона признаков, меняющих своё выражение. Ранее известных, уже выявленных систематиками-классификаторами признаков обычно недостаточно.

2. Составление многих морфологических рядов (морфоклин).

3. Попутный пересмотр и уточнение объёма и состава таксонов низшей анализируемой категории в отношении монофилетичности и соответствия рангу.

4. Формирование рабочих малозвенных группировок низших таксонов – по 2, по 3 – по совпадению ряда признаков, объединение этих группировок иерархически в более крупные по совпадению отдельных комбинаций признаков. Отбор комбинаций иерархии низших таксонов с наибольшими совпадениями, отбрасывание признаков, распределяющихся случайно, явно в противоречии с другими, совместно комбинирующимися признаками – избавление от признаков, подверженных параллелизмам, конвергенциям, реверсиям и независимым исчезновениям. Движение от морфологических рядов к рабочей системе и от системы вновь к рядам.

5. Составление предварительной гипотезы о полярности морфоклин.

6. Дальнейшее расширение числа выявленных признаков, если процедуру очищения не удаётся удовлетворительно завершить.

7. Ранжирование признаков по надёжности и значимости в 2-5-бальной шкале, разрешение противоречий в пользу многобалльных признаков, перебор вариантов древа (см., например: Емельянов 1987).

8. Проверка выводов введением дополнительных признаков. Работу можно считать минимально завершённой, если найденные при дальнейшем поиске признаки не разрушают, а укрепляют полученную схему.

9. Использование критерия внешней группы с учётом указанных выше затруднений в выяснении плезиоморфных состояний. Одновременно выявление ошибочно отнесенных к соседним группам отдельных (обычно отклоняющихся) представителей избранных таксонов.

10. Построение кладограммы начисто и её последовательное обоснование синапоморфиями.

11. Построение сценария эволюции группы с увязкой и привязкой ко всей доступной биологической, палеонтологической, географической и палеогеографической информации.

Если число элементарных таксонов велико, то предварительное расчленение избранного таксона на соподчиненные монофилетические единицы необходимо, так как в противном случае придётся выполнить непосильно большой объём перебора вариантов древа. При 3 таксонах возможны 3 варианта древа, при 4 – 15, а при 5 – уже 105.

При сборке филогенетического древа из отдельных, предварительно проанализированных ветвей основное значение приобретает список плезиоморфий в каждой группе, ибо при построении общего древа именно их нужно будет рассортировать на амопорфии и плезиоморфии на новом уровне.

Списку плезиоморфий на уровне кладограммы соответствует гипотетический предок на уровне сценария. Гипотетический предок – весьма полезная гипотеза, следует только помнить, что эта абстракция определяет (по возможно большему числу признаков) только пределы, в которых заключался подлинный предок, истинные конкретные признаки которого имели более узкие пределы вариации. Особенно нечётко можно определить гомологически изменчивые признаки, подверженные флуктуациям и реверсиям.

Чем крупнее таксономическая группа, тем абстрактнее, приблизительнее может быть определён её общий предок без достаточного палеонтологического материала. Однако именно при переходе от набора плезиоморфий к конкретизации предка в сценарии данные о среде, образе жизни, жизненной форме и их преобразованиях в группе реетроспективно позволяют существенно сузить рамки неопределённости.

При построении филогении какой-либо конкретной группы боль-

шое значение приобретает знание о плезиоморфных признаках в соседних потенциально сестринских группах, поэтому очень полезно даже на предварительной стадии формирования филогении для облегчения работы вычленять плезиоморфии и строить гипотезы о признаках предка.

Парсимония. При выборе наиболее вероятного древа (кладограммы) у кладистов большое значение придаётся принципу парсимонии (правильно то древо, в котором признаки развиваются наиболее простым путём, без перерывов, реверсий, или при их возможном минимуме), точнее было бы его назвать по применению постулатом. Думается, что парсимонию следует отнести к презумпциям в смысле А.П.Расницына (1988). Истинное значение парсимонии подвергается проверке уже при взвешивании признаков, так как его соблюдение для признаков разной балльности может оказаться несовместимым, но наиболее сомнительно императивное использование парсимонии для описания сценария реально проделанной эволюции. Парсимония предполагает, так сказать, нейтральный фон среды протекания эволюции, а это – чрезмерное допущение. Принцип парсимонии также спрямляет эволюционный путь при интерполяции больших морфологических и временных дистанций между соседними таксонами. Сценарий призван критически оценивать допущения, вытекающие из парсимонии. Парсимония, видимо, мало применима к неустойчивым второстепенным и простым признакам с низкой адаптивной значимостью, которые большей частью подвержены значительной гомологической изменчивости. Таким образом, парсимония годится только как рабочая, операционная гипотеза.

Пределы применимости метода синапоморфий. Метод синапоморфий при выявлении филогении – самый надёжный и универсальный, однако особенности эволюции на разных уровнях вносят определённые ограничения в сферу его применения. На уровне видообразования и вблизи него (грубо говоря, до уровня подрода и рода, где, как уже говорилось, необязателен дихотомический характер кладогенеза) анагенетические изменения при видообразовании незначительны, морфологические адаптации (новые признаки) минимальны и большей частью формируются как новые звенья гомологических рядов или как новые моды существующих рядов, т.е. как эволюционно обратимые структуры, противоположные направления эволюции которых близки к равной вероятности, притом диапазон отличий подвидов может даже превосходить отличия новообразовавшегося вида. На этом уровне синапоморфический анализ без сценария выявит графики фенетического сходства, которые необязательно будут соответствовать филогении. Дополнительные помехи и трудности может внести гибридизация.

Хенниговская методика наиболее применима на уровнях от рода и, приблизительно, до отряда и класса. В этом диапазоне, как уже говорилось, господствует дихотомическое ветвление. Затемняющее значение игры гомологических рядов по мере повышения ранга таксона всё больше снижается формированием более устойчивых, сложных и адаптивно важных морфофункциональных комплексов, т.е. высокобалльных признаков и их сочетаний.

На уровнях родов, триб, подсемейств игра гомологических рядов привносит большие трудности, маскируя родственные отношения. Как мне кажется, здесь можно различать два случая:

1) Эволюция под узконаправленным воздействием внешней среды, экстремальных факторов, аридизации, микротермизации и т.п. В этом случае эволюция выясняется относительно легко как цепь нарастающих адаптаций определённого характера. Пример – филогения подсемейства Orgeriinae (Емельянов 1980), шедшая под прессом возрастающей аридизации.

2). Свободная эволюция в оптимальных условиях. Богатство и разнообразие ветвей, отсутствие ведущего фактора и единичных ведущих адаптаций, обилие параллельных ветвей и разгул перестановок через механизм гомологических рядов. Характерны роды с большим числом видов. Филогения восстанавливается с трудом.

На уровне от подсемейства и выше игра гомологических рядов всё более и более перекрывается адаптациями анагенетического характера возрастающей степени универсальности. Эти адаптации в зависимости от их значимости имеют следствием формирование таксонов того или иного ранга. Анагенетические сдвиги примерно на уровне классов достигают значения ароморфозов. На этих уровнях ключевые адаптации, имеющие высокие показатели сложности и прочие сопутствующие им индивидуальные особенности, облегчают филогенетический анализ, но здесь нарастают трудности, связанные с длительностью и, соответственно, с многоэтапностью эволюции, с её зигзагами, когда автапоморфии начинают преобладать, скрывая синапоморфии и симплезиоморфии. Именно на этом уровне кладистический анализ наиболее плодотворен и часто приносит результаты, противоречащие стихийно сложившимся представлениям, опирающимся на общее сходство, без учёта помех от плезиоморфий и автапоморфий.

На высших уровнях ранга типов признаки сходства и различия таксонов приобретают весьма абстрактный и схематический характер (дезиндивидуализируются), отчего большое значение приобретает наличие или отсутствие филогенетических реликтов, сокращающих огромные дистанции, разделяющие ныне существующие группы. Большие дистанции в признаках при схематизме самих признаков создают возможность ошибок за счёт спрямления эволюции и просто за счёт

подмены истинной эволюции формальными вариантами возможных преобразований одной схемы строения в другую. Здесь принцип парсимонии работает явно против истины.

Разрешающая способность сравнительно-морфологического метода. Степень ущербности филогении, построенной только по неонтологическим данным, возрастает по мере удаления анализируемых событий вглубь прошлого и параллельно по мере повышения ранга анализируемых групп. Для молодых групп и групп низкого таксономического ранга (а эти категории в значительной степени совпадают) филогения, построенная по рецентным данным, будет достаточно полна. Современный материал не даёт возможности «почувствовать» слепые вымершие ветви и зигзаги трансформаций, ведущих к той или иной современной группе от общего предка после её отделения от дожившей до современности сестринской группы. Попутно можно заметить, что статус сестринской группы зависит от превратностей выживания или вымирания ближайших ветвей к анализируемой рецентной группе. Анализ необходимых преобразований от общего предка с сестринской группой до современного состояния нарисует кратчайший путь или несколько возможных кратчайших путей, но не конкретно реальный. Вообще говоря, реальный путь редко, а может быть, и никогда, не бывает прямым. Об условности самого понятия прямой применительно к эволюции здесь я уже не говорю. Дистанция между современными сестринскими группами даёт только глухие указания о степени многоэтапности на пути от предковой ступени к современной группе и ещё более смутные указания на возможность существования между ними вымерших слепых ветвей с их обликом и образом жизни.

Филогения как отражение представлений о развитии наиболее цельное воплощение находит в учениях о дивергентном развитии от единого корня. Доказательства такого развития, однако, строятся на умозаключениях, объясняющих структуру разнообразия современной жизни или её ископаемых остатков. Во втором случае прямые доказательства развития (в частности, дивергентного от единого корня) были бы возможны при отсутствии перерывов в геологической летописи. Теория интерпретации современных и палеонтологических фактов преемственности о системах такой невероятной сложности и интегрированности, как живые организмы, не разработана ещё в должной мере, да и фактов ещё маловато. При таком положении сохраняется возможность толковать эти факты весьма различно и с противоположных позиций, придавать непомерное значение то полифилии, то гибридогенезу, то направленности исторического развития, то конвергенциям и так далее.

Литература

Емельянов А.Ф. 1980. Филогения и эволюция носаток подсемейства Orgeriinae (Homoptera, Dictyopharidae) // *Докл. на 32-м ежегод. чтении памяти Н.А.Холодковского*. Л.: 96.

Емельянов А.Ф. 1987. Филогения цикадовых (Homoptera, Cicadina) по сравнительно-морфологическим данным // *Тр. Всесоюз. энтомол. общ-ва* **69**: 19-109.

Мейен С.В. 1988. Принципы и методы палеонтологической систематики // *Современная палеонтология*. М., **1**: 447-466.

Мейен С.В. 1988. Проблемы филогенетической классификации организмов // *Современная палеонтология*. М., **1**: 497-511.

Пименов М.Г. 1987. Математические методы и вычислительная техника в систематике высших растений // *Итоги науки и техники. Ботаника.* **8**, 2: 1-94.

Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1971. О фенетической и филогенетической системах // *Зоол. журн.* **50**, 1: 5-14.

Расницын А.П. 1988. Филогенетика // *Современная палеонтология*. М., **1**: 480-497.

(Северцов А.Н. 1931) Sewertzoff A.N. 1931. *Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution*. Jena: 1-371.

Северцов А.Н. 1939. *Морфологические закономерности эволюции*. М.; Л.: 1-610.

Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. 1974. Филогенетика и принципы построения естественной системы // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **53**: 30-46.

Татаринов Л.П. 1977. Классификация и филогения // *Журн. общ. биол.* **38**: 676-689.

Татаринов Л.П. 1984. Кладистический анализ и филогенетика // *Палеонтол. журн.* 3: 3-16.

Эйхлер В. 1981. Некоторые тенденции развития современной эволюционной систематики // *Журн. общ. биол.* **42**, 1: 89-97.

Ashlock P.D. 1971. Monophyly and associated terms // *Syst. Zool.* **20**, 1: 63-69.

Fürbringer M. 1888. *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bevegungsorgane. II. Allgemeiner Teil*. Amsterdam; Jena: 837-1751.

Haeckel E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*. Berlin: 1-462.

Hennig W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin: 1-370.

Hennig W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana: 1-263.

Lamarck J.-B.-P.-A. 1809. *Philosophie zoologique*. Paris, **1** (цит. по: Ламарк. 1935. *Философия зоологии*. М.; Л., **1**: 1-330).

Mayr E. 1969. *Principles of systematic zoology*. New York (цит. по: Майр Э. 1971. *Принципы зоологической систематики*. М.: 1-454).

Osborn H.F. 1902. Homoplasy as a low of latent or potential homology // *Amer. Naturalist* **36**: 259-271.

Osborn H.F. 1905. The ideas and terms of modern philosophical anatomy // *Science* (New York) **21** (547): 959-961.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2010, Том 19, Экспресс-выпуск **580**: 1154-1155*

О гнездовании буробокой белоглазки *Zosterops erythropleura* в Среднем Приамурье

С.В.Винтер, А.А.Меженный

*Второе издание. Первая публикация в 1979**

Биология буробокой белоглазки *Zosterops erythropleura* на территории СССР изучена слабо, до сих пор не описаны пуховые птенцы этой птицы, собрано очень мало сведений о её гнездовании.

Первая весенняя встреча белоглазки в пойменных ильмово-черёмухово-ивовых лесах у впадения Буреи в Амур отмечена нами 23 мая 1975. Пара птиц кормилась в кронах высоких деревьев. Семенники добытого самца имели размеры 5×4 и 4×4 мм. 28 мая в том же биотопе пары были уже многочисленны. Размеры семенников у добытого самца увеличились до 7×4 мм. Птицы были очень подвижны и крикливы, но малозаметны, часто издавали позывку – протяжное высокое *«пиу»*, ловили насекомых в воздухе, в 1.5-2 м от дерева, бросаясь, подобно мухоловкам, а также нередко подвешивались на ветви, доставая корм с нижней стороны листьев.

К началу июня гнездовые участки были заняты. Плотность гнездящихся птиц в островных лесах на Бурее заметно выше, чем в пойменных участках речного побережья. 26 июня на одном из островов найдено гнездо, расположенное в боковой горизонтальной развилке тополя, в 3 м от главного ствола, на высоте 9 м от земли, содержавшее сильно насиженную кладку из 5 яиц. Размеры гнезда следующие, мм: наружный диаметр 74×91, диаметр лотка 43×56, высота гнезда 66, глубина лотка 50. Снаружи гнездо облицовано коконами пауков, зелёным мхом, паутиной (особенно в местах прикрепления); средний слой – из листьев и стеблей злаков, лыка. Лоток выстлан тончайшими стеблями злаков, тонкими чёрными корешками.

23 июня в гнезде было пять 1- и 2-дневных птенцов. Вероятно, насиживание началось с предпоследнего яйца, так как один из птенцов был заметно меньше остальных. Кожа пуховичка жёлто-телесная, лапы чуть светлее, когти белёсые. Птенец голый, лишь на надглазничных (3 мм), а у младшего – и на затылочной (1.5-2 мм) пуховых птерилиях имелись светло-серые одиночные пушинки. Клюв и складки в углах рта светлые, яйцевой зуб белый, позади него – нерезкое потеемнение. Ноздри щелевидные, прикрыты кожистыми крышечками. Ро-

* Винтер С.В., Меженный А.А. 1979. О гнездовании буробокой белоглазки в Среднем Приамурье //*Орнитология* **14**: 205-206.

товая полость жёлтая, в основании языка – два нерезких тёмных пятна. Масса младшего 1.32 г, одного из старших – 2.40 г.

30 июня птенцы разлетелись, испугавшись наблюдателя, и опустились в 10-15 м от гнезда, затаившись в высокой траве. Пойманный слёток издавал в руках позывку, взрослые отвечали ему, приближаясь к человеку на 4-6 м. Здесь же беспокойно кричали ещё две пары белоглазок, вероятно, гнездившихся по соседству. Пойманным птенцам оставалось до нормального вылета 2-3 дня, однако значительные участки вокруг глаз и по бокам затылка были лишены оперения. В тот же день на этом острове встречены ещё два выводка: в одном 4 птенца сидели на ветви высоко в кроне, плотно прижавшись друг к другу; в другом – слётки летали за взрослыми, выпрашивая корм.

Молодые до отлёта держались с родителями. 16 июля 1974 в пойменном ивовом лесу на берегу Буреи у села Украинка встречен выводок из 4 хорошо летающих птенцов в сопровождении взрослых. Семенники добытого самца 4×4 мм, самые крупные фолликулы добытой самки 1.5 мм. 5 августа 1975 в пойменном ивовом лесу наблюдали семью из 5 молодых со взрослыми; 11 августа на острове у села Свободное встречено ещё 6 выводков. Последний одиночный выводок отмечен у посёлка Архара 23 августа. В начале второй декады августа белоглазки собирались в стайки из 12-20 особей. А в конце августа – начале сентября белоглазки в нижнем течении Буреи стали значительно более многочисленными и встречались не только в пойме, но и в релочных лесах в 10-12 км от последней. Чаще это были стайки из 20-30 птиц, с криками летавшие над лесом, изредка присаживавшиеся на вершины. В начале сентября стайки были обычны и в сёлах по Бурее (Свободное, Украинка, Северное, Скобельцино) и Амуру (Иннокентьевка, Новопокровка). Последние пролётные белоглазки отмечены 8 сентября (в 1975 г.) в 6 км севернее Новопокровки.

Содержимое желудков коллекционных экземпляров* следующее:

1) 23 мая 1975. жуки Curculionidae – *Ceuthorrhynchus* sp. – 1, *Rhynchaenus excellens* – 3, *Rhynchaenus* sp. – 1; Chrysomelidae – *Phratora* sp. – 1; гусеницы (Lepidoptera) – 20; клопы Hemiptera – 5; перепончатокрылые Hymenoptera – 1.

2) 28 мая 1975. Aranea – 1; гусеница (Lepidoptera) – 1, Hemiptera – 1; вегетативный побег травянистого растения.

3) 16 июля 1974. Жук Curculionidae – *Chlorophanus sibiricus* – 1; клопы Pentatomidae – 1 и Myridae – 3, паук Aranea – 1, бабочка Lepidoptera – 1.

4)16 июля 1974. *Chlorophanus sibiricus* – 1; цикадка *Homoptera cicadoidea* – 1; паук Aranea –1; наездник Chalcidoidea – 1; жук Coccinellidae – 1; Hymenoptera – 2; коконы насекомых – 2; бабочка Lepidoptera – 1.

* Насекомые определены аспирантом Зоологического института АН СССР Б.А.Коротяевым.