ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал

2014
XXIII

ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК

991

EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издается с 1992 года

Том XXIII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2014 № 991

СОДЕРЖАНИЕ

1213-1233 Кладистический анализ и филогенетика.
Л.П.ТАТАРИНОВ

1233-1243 Индийский козодой *Caprimulgus indicus* на Амуро-Зейском плато.
И.А.НЕЙФЕЛЬДТ

1244 Филин *Bubo bubo* в Наурзумском заповеднике.
Н.С.ГОРДИЕНКО

1244-1245 Весенний пролёт черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus* на озере Сорбулак.
С.Н.ЕРОХОВ

1245 Наблюдение малого стрижа *Apus affinis* в Бадхызском заповеднике.
А.М.ПЕКЛО

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

© Русский орнитологический журнал, 2014
Дата опубликования: 10 апреля 2014

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XXIII
Express-issue

2014 № 991

CONTENTS

1213-1233 Cladistic analysis and phylogenetics. L.P.TATARINOV

1233-1243 The jungle nightjar *Caprimulgus indicus* on the Amur-Zeya plateau. I.A.NEYFELDT

1244 The eagle owl *Bubo bubo* in the Naurzum Reserve. N.S.GORDIENKO

1244-1245 Spring migration of the Pallas's gull *Larus ichthyaetus* on Sorbulak Lake. S.N.EROKHOV

1245 Observation of the little Swift *Apus affinis* in Badkhyz Reserve. A.M.PEKLO

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

© The Russian Journal of Ornithology, 2014

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск **991**: 1213-1233*

Кладистический анализ и филогенетика

Л.П.Татаринов

*Второе издание. Первая публикация в 1984**

Своей популярностью кладизм обязан унифицированной и предельно упрощённой процедуре филогенетических исследований. Исключая некоторые второстепенные положения (сестринские группы, строгая дихотомия кладограмм, «исчезновение» предкового таксона после обособления от него дочерних), кладизм не содержит сколько-нибудь новых филогенетических принципов. В последнее десятилетие всеобщее распространение получил трансформированный, или нью-йоркский кладизм, в котором широкое применение получил принцип экономии. Генезисом апоморфных признаков теперь пренебрегают, геологический возраст таксонов не учитывается. В результате трансформированный кладизм приобретает черты антиисторизма. Всё чаще филогенетические исследования основываются на произвольно выделенных представителях крупных таксонов. Вопрос о происхождении наземных позвоночных, например, решается путём анализа кладограмм, в которых рассматриваются лишь три формы – лосось, дипноя и корова. Без специального анализа генезиса апоморфий существенного прогресса в филогенетических исследованиях достичь невозможно.

По определению Э.Геккеля (Haeckel 1866), принимаемому и многими современными авторами (Muller 1957; Парамонов 1967), филогенетикой следует называть науку о путях, закономерностях и причинах исторического развития организмов. Нетрудно видеть, что при таком определении филогенетика составляет основное содержание эволюционной биологии, совпадая по существу с эволюционным учением.

На практике, однако, филогенетика занимается лишь восстановлением родственных связей между организмами и построением филогенетических схем (Татаринов 1976). Работа филогенетика носит аналитический характер, основываясь на сопоставлении признаков сходства и различия между сопоставляемыми организмами. Принципы филогенетики представляют собой обобщения, облегчающие оценку этих сходств и различий в терминах родственных связей (Zimmermann 1967; Jong 1980). Только при таком ограничении содержания можно говорить о филогенетике как о самостоятельной биологической дисциплине (Татаринов 1982).

---

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

В последние годы получает распространение ещё более узкое понимание содержания филогенетики, определяемой как «теория и практика филогенетической систематики» (Wiley 1981). При всей тесной связи филогенетической систематики с филогенетикой такое определение нам представляется неправильным. Основным содержанием систематики являются принципы классификации, принципы выделения и соподчинения таксонов. Филогенетическая систематика использует в качестве важнейшего критерия самостоятельности таксонов принцип их генетического единства. Основным же содержанием филогенетики оказывается выявление родственных связей и последовательности преобразований организмов в ходе эволюции. Хорошее представление о круге проблем, находящихся в сфере филогенетики, даст перечень используемых в филогенетических исследованиях терминов. Значительная часть их относится к таким понятиям, как гомология, аналогия и гомоплазия, дивергенция, параллелизм и конвергенция, наконец, гомеоморфия (Haas, Simpson 1946).

Филогенетические исследования получили исключительно широкое распространение в первые же десятилетия после выхода в свет «Происхождения видов» Ч.Дарвина. Исторически они были подготовлены успехами систематической зоологии и ботаники, построившими «естественную» систему организмов, в которой иерархия таксонов сочетается с их известной взаимосвязанностью или даже взаимопереходимостью. Торжество эволюционной идеи лишь раскрыло перспективу восстановления родственных связей между таксонами уже существовавшей системы организмов. Исключительное место в филогенетических исследованиях этого периода заняли труды Геккеля, поставившего задачу раскрытия филогенетической истории всего органического мира.

При всём несовершенстве созданных Геккелем (Haeckel 1894-1896) родословных древ их значение трудно переоценить. Это было, пожалуй, первое в истории науки родословное древо органического мира, в котором чётко проводились три принципа: монофилии, дивергенции и прогрессирующего приспособления. Эти три принципа обычно принимаются и в современной филогенетике. До Геккеля вместо филогенетических схем широким распространением пользовалась идея «лестницы существ» Ш.Боннэ и др., и только у Ж.Ламарка на его генеалогических схемах идея градации (постепенного совершенствования) сочеталась с ещё неразвитыми представлениями о дивергентном развитии. Предшественницей родословного древа Геккеля была схема дивергентной эволюции, приведённой в «Происхождении видов», но у Дарвина эта схема, как известно, носила подчёркнуто абстрактный характер и ни одна конкретная группа организмов в неё не была помещена.

В начале XX века, однако, наступил период длительного охлаждения к проблемам филогенетики, уступившим место новым и бурно

развивающимся экспериментальным направлениям биологической науки. Отчасти это охлаждение было вызвано некоторым разочарованием в возможности филогенетики и прежде всего в биогенетическом законе, в его излишне прямолинейной формулировке, данной Геккелем. В известной мере филогенетика зашла в те годы в тупик. По одним и тем же вопросам, например по вопросу о происхождении позвоночных, выдвигались весьма разные гипотезы, а фактов, которые позволили бы выбрать из нескольких гипотез наиболее верную, явно недоставало. В XIX веке успехи палеонтологии были ещё слишком скромными, чтобы на их основе удалось бы решить наиболее существенные вопросы филогении даже такой великолепно представленной в палеонтологической летописи группы, как позвоночные. Зачастую палеонтологический материал, не согласуясь со сравнительно-анатомическим и эмбриологическим, лишь увеличивал общую сумму сомнений в возможностях и перспективах филогенетических исследований.

XX век отмечен быстро нарастающими успехами палеонтологии, создавшими хорошую базу для пересмотра обобщений по филогении позвоночных и ряда других групп животных и растений. Однако возрождение интереса к филогенетическим исследованиям, характеризующее наше время, связано в основном с другими событиями, совершившимися в 1950-х годах. Я имею в виду обращение к филогенетической проблематике молекулярных биологов и публикацию книги В. Хеннига «Филогенетическая систематика», давшей зоологам и ботаникам унифицированную методику филогенетических исследований (Hennig 1930). Первые работы в области молекулярной филогенетики были опубликованы в середине 1950-х, в 1960-х годах число публикаций по этим вопросам нарастало лавинообразно, а сейчас специалисты по молекулярной биологии выступают обычными участниками дискуссий по вопросам филогении и систематики, проводимых зоологами и ботаниками. В СССР зарождение интереса к молекулярной филогенетике связано с деятельностью А.Н.Белозерского и его учеников. С конца 1960-х годов стало стремительно нарастать и число работ, выполненных кладистическими методами, которые теперь в значительной мере оттеснили на задний план модные прежде исследования по численной (фенетической) таксономии.

1. Методы филогенетических исследований

Геккель выделял три различных метода филогенетических исследований: палеонтологический, онтогенетический (эмбриологический) и морфологический (сравнительно-анатомический), каждый из которых признавался принципиально равноценным, но недостаточным для решения вопросов филогении. Только когда результаты, основанные на каждом из трёх методов, вполне согласуются друг с другом, мы мо-

жем говорить о достоверности наших филогенетических построений. Это положение Геккель назвал принципом тройного параллелизма (Haeckel 1866). Взгляды Геккеля оказали глубокое влияние на последующих исследователей и лежали в основе теоретических построений филогенетиков, пожалуй, вплоть до 1950-1960-х годов. Без особых изменений они приводятся, например, в соответствующих разделах «Морфологических закономерностей эволюции» А.Н.Северцова (1939).

Выделенные Геккелем методы филогенетических: исследований по сути дела дают указания лишь на источник данных, необходимых для филогенетических построек, но не на метод (способ) их использования, который может быть различным. Известное исключение здесь представляет лишь онтогенетический метод, поскольку Геккелем подразумевалась непосредственная интерпретация данных эмбриологии в духе биогенетического закона. Факты сравнительной анатомии использовались Геккелем для выявления гомологий и аналогий, непосредственного сопоставления структурных типов различных таксонов и для реконструкции их гипотетического предка. Что же касается палеонтологического метода, то у Геккеля он отличается от сравнительно-анатомического лишь материалом. Скудные ещё в то время палеонтологические данные Геккель использовал редко и преимущественно для подтверждения результатов анализа палеонтологического материала. При этом палеонтологический материал интерпретировался довольно вольно: так, например, все меловые млекопитающие были объявлены плацентарными, юрские – сумчатыми, а триасовые, в то годы неизвестные,– монотремами (Haeckel 1916).

С прогрессом биологии для филогенетических исследований всё шире привлекаются данные других наук: физиологии, биохимии, экологии и т.д. (Bisby *et al.* 1980; Dover, Flavell 1982; Joysey, Friday 1982). Следуя установке Геккеля, надо признать существование стольких же особых методов филогенетики, сколько имеется разделов биологии. И многие современные авторы так и делают, говоря соответственно о серологическом, цитологическом, кариологическом, паразитологическом и других методах (Thenias 1970). Возможно и дальнейшее дробление, например, сравнительно-анатомического метода на остеологический, миологический, нейрологический и т.д. Такая детализация, однако, лишь подчёркивает сомнительность принципов, положенных в основу классификации Геккеля. Тем не менее, подобная классификация, будучи прагматической, обладает и определёнными достоинствами. Всякий новый «метод» автоматически находит своё место в системе. Легко классифицируются на такой основе и комплексные методы: метод тройного параллелизма Геккеля, «триада» морфологии, физиологии и экологии Л.И.Хозацкого (1970), морфоэкологический метод К.А.Юдина (1970).

Возможны, однако, и другие подходы к классификации методов филогенетики, основывающиеся на способах использования фактического материала для филогенетических обобщений. Э.Майр (1971) указал, что фактически в филогенетике используется единственный метод: сравнительный, основывающийся на анализе любых (не только морфологических) признаков сходства и различия между таксонами. Такой крайний подход мне представляется упрощённым.

Мы предложили подразделить основные, использующиеся в филогенетике методы на две группы: генотипические, основывающиеся на исследовании генотипов, и фенотипические, основывающиеся на изучении фенотипов (Татаринов 1976). Особняком стоят методы, в которых филогения строится на результатах изучения не самих организмов, а их географического и биотопического распространения и различных внешних проявлений жизнедеятельности. Эти методы могут условно объединяться под названием экстрасоматических, для филогенетики они имеют в целом подчинённое значение, хотя иногда и оказываются крайне важными.

По определению, генотипические методы основываются на исследовании химического состава и организации ДНК и РНК. Это направление выделилось в СССР под названием геносистематики (Антонов 1974; Медников 1980). Однако геносистематика теснейшим образом связана с косвенными методами выявления различий в генотипе, основывающимися на электрофоретическом исследовании изоферментов, иммунологическом анализе, или иммуногенетике (Фъюденберг и др. 1975), и особенно на выявлении различий в аминокислотной последовательности гомологических белков у разных организмов (Антонов 1980; Бунак 1980). К генотипическим методам может быть отнесён и гибридологический, в котором различия в генотипе выявляются по результатам скрещивания, возможном, естественно, только между близкородственными организмами. Геносистематика может объединяться и с методом анализа гомологических белков под названием молекулярной филогенетики.

Успехи молекулярной филогенетики показали возможность привлечения к решению классических проблем зоологии и ботаники нового и практически неисчерпаемого источника данных. Первые успехи молекулярной филогенетики оказались настолько впечатляющими, что породили надежды на возможность решения всех проблем родства между организмами этими методами. Со временем, однако, отношение к молекулярной филогенетике стало более критическим. Генотипические методы при кажущейся большей «тонкости» вообще не могут подменить фенотипические, поскольку предметом классификации и непосредственной точкой приложения естественного отбора являются фенотипы, коррелированные, конечно, с генотипами, но не отображающие

их непосредственно. Уже в 1978 году один из исследователей в области молекулярной филогенетики заявил, что старая поговорка, «чем ближе к гену, тем лучше», просто не выдерживает критики (Throckmorton 1979).

Следует упомянуть и о некоторых других ограничениях, связанных с применением генотипических методов, хотя они, возможно, и будут преодолены в будущем. Но на сегодня, во всяком случае, генотипические методы в большей мере дают информацию о масштабе различий между таксонами, чем о направлении их преобразований и их биологическом смысле. До сих пор много неясного остаётся в вопросе о степени соответствия генотипических и фенотипических (особенно морфологических) изменений. Некоторые результаты генотипической филогенетики вообще осмысливаются с большим трудом. Напомню, например, о данных, свидетельствующих о возможности выделения на основании масштаба различий в генотипе лишь четырёх ступеней иерархии таксонов (Медников 1980). Определённое недоумение вызывает и заключение о невероятном генотипическом сходстве между шимпанзе и человеком, по некоторым оценкам генотипический материал у обоих видов идентичен на 95-99% (King, Wilson 1975). Отметим, правда, что в такой оценке не учитывается величина различий между оцениваемыми видами по сателлитной ДНК, которые могут быть весьма значительными (Лебедева 1980), но функция которой известна ещё недостаточно.

Характеризуя современное состояние молекулярной филогенетики, отметим ещё, что при использовании данных по аминокислотной последовательности заключение о филогенезе практически всех групп организмов приходится делать на основании анализа весьма ограниченного числа белков. Так, недавний «молекулярный» обзор эволюции млекопитающих основывается на исследовании не более девяти различных белков (Goodman *et al.* 1982). При таком ограниченном материале выводы о масштабе эволюции генома следует считать, по-видимому, весьма предварительными.

Из фенотипических методов наибольшее значение имеет метод сравнения (в широком смысле) таксонов. Будучи первоначально односторонне морфологическим, этот метод с течением времени стал использовать данные самых различных разделов биологии: физиологии, биохимии, иммунологии, экологии и т.д., что придало ему универсальное значение. Наряду со сравнительным мы выделяем к группе фенотипических методов ещё метод сравнения структурных типов, палеонтологический и эмбриологический методы (Татаринов 1976). Несколько особое положение занимает кладистический метод, который в равной мере может использоваться при анализе не только фенотипических, но и также генотипических и экстрасоматических признаков.

2. Значение морфологии и палеонтологии для филогенетики

Из всех разделов биологии наибольшее значение для фенотипической филогенетики до сих пор сохраняет морфология как неонтологическая, так и палеонтологическая. В зоологии практически все обобщения, касающиеся родственных связей между типами и главными классами животных, основываются на данных морфологии – сравнительной анатомии и в отношении типов – эмбриологии. Данные из области биохимии, физиологии, экологии и т.д. привлекаются чаще лишь для подтверждения морфологических обобщений или же для аргументации выбора одной из нескольких предлагаемых морфологами альтернативных гипотез; так, распределение фосфокреатина и фосфоаргинина используется для подтверждения гипотезы о происхождении полухордовых от иглокожих или их предков. В случае, когда биохимические данные не согласуются с морфологическими, предпочтение обычно отдаётся последним; так, у оболочников, в отличие от остальных хордовых, кишечнодышащих и иглокожих, отсутствует креатинфосфат, однако это не используется в качестве аргумента в пользу их особого филогенетического положения (Флоркен 1947).

Относительно значения палеонтологии для филогенетики мнения исследователей резко расходятся. Геккель, исходивший из принципиальной равноценности для филогенетики сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии, подчёркивал всё же, что только палеонтология даёт свидетельства относительно хода филогенеза. В зарубежной литературе, особенно в английской и американской, часто можно встретить утверждения, по которым вообще все филогенетические обобщения, не основанные на палеонтологическом материале, спекулятивны и недостаточно достоверны (Gregory 1951). В то же время А.Н.Северцов относился к возможностям палеонтологии с большим скепсисом и утверждал, что в палеонтологии «мы имеем дело не с непосредственным наблюдением эволюционного процесса, а лишь с теоретическими и гипотетическими выводами, основанными на исследовании очень неполного и только скелетного материала» (1939, с. 104). С ним солидаризуются и некоторые современные зоологи, даже работающие на палеонтологическом материале (Hecht, Edwards 1977). С ещё большим скепсисом к палеонтологической (и, по-видимому, вообще к морфологической филогенетике) относятся такие специалисты по молекулярной биологии, как В.Сарич (1977), заявивший, что пока вся картина (филогенез человека) опиралась лишь на изучение окаменелостей, её можно было оспаривать, просто по-иному истолковывая анатомические данные. И такие споры продолжаются уже почти столетие. Биохимик знает, что у его молекул были предки, тогда как палеонтолог может только надеяться, что у его окаменелостей имелись потом-

ки. Число подобных и противоречащих друг другу высказываний без труда можно увеличить. Простыми же их сопоставлениями, очевидно, ни к каким выводам прийти невозможно. Однако исследовательская практика показывает, что круг вопросов филогенетики, решаемых на палеонтологическом материале, непрерывно расширяется. Легче всего это можно проиллюстрировать па материале позвоночных. Так, все совместные представления о происхождении и ранней эволюции человека основываются в значительной степени на палеонтологических данных (Бунак 1980). Без находок австралопитеков и древних людей филогенетическая проблематика здесь сосредоточивалась бы, вероятно, на вопросе о том, какая из человекообразных обезьян – шимпанзе, горилла или орангутанг – стоят ближе к человеку. Вся картина филогенеза млекопитающих теперь вообще строится на палеонтологическом материале, особенно тогда, когда речь идёт о соотношениях между главными группами млекопитающих и историческом развитии их отрядов.

Остановлюсь, наконец, на коррективах, которые палеонтология внесла в представление о филогенезе низших позвоночных. Напомню, что наиболее разработанную «неонтологическую» схему эволюции рыб и круглоротых, основывающуюся на многолетних исследованиях анатомии и эмбриологии этих животных, дал, по-видимому, А.Н.Северцов (1939). Им обосновано резкое разделение позвоночных на два основных ствола – эктобранхиат и энтобранхиат (круглоротых). Акуловых рыб А.Н.Северцов считал относительно мало изменёнными потомками ранних эктобранхиат, а в осетровых видел промежуточную группу между акуловыми и настоящими костными рыбами. Многопёра Северцов относил к кистеперым, ближайшим родичем которых он считал и двоякодышащих рыб. Наконец, предков наземных позвоночных Северцов видел не в кистеперых, а в гипотетических общих предках кистеперых и двоякодышащих. Исключая дискуссионные вопросы о соотношении энтобранхиат (бесчелюстных) и эктобранхиат, все эти положения отвергнуты палеонтологией. Упомянутые выше достижения палеонтологии весьма впечатляющи, и мы можем с полным основанием присоединиться к высказыванию И.И.Шмальгаузена (1937, с. 52), указавшего, что «...после опубликования в середине 1920-х годов замечательных исследований Стеншё к палеонтологии сразу перешла руководящая роль в филогенетических исследованиях над низшими позвоночными, как это уже раньше произошло в области филогении высших позвоночных». Ведущее место заняла палеонтология и в исследованиях по филогении ряда типов беспозвоночных, обладающих скелетом, в частности моллюсков, брахиопод и иглокожих. Вместе с тем имеются вопросы, в разрешение которых вклад палеонтологии несущественен. Прежде всего это относится к проблеме родственных связей между основными типами беспозвоночных – эта проблема решается главным

образом на эмбриологическом материале. Мало что дала палеонтология и в отношении филогении прокариот, исключая разве что данные о времени появления их главных групп. Наконец, естественно, что вопросы филогении групп, слабо или совсем не представленных в геологической летописи, решаются на неонтологическом материале.

То обстоятельство, что палеонтологии удаётся подчас вносить весьма существенные коррективы в филогенетические обобщения, полученные при изучении современных организмов, имеет свои причины.

В своих обобщениях филогенетика исходит из предположения об уникальности, неповторимости и необратимости эволюционных приобретений. В первом приближении всё это верно, но широкое распространение параллелизмов, раскрываемое палеонтологией, значительно понижает эффективность применения этих предположений при восстановлении хода филогенеза отдельных таксонов. Особенно возрастают эти трудности при обсуждении путей перехода от одного таксона к другому (Татаринов 1972, 1982).

Вклад палеонтологии в филогенетику непрерывно возрастает, и к середине XX века к палеонтологии перешла ведущая роль в филогенетических исследованиях не только по позвоночным, но и по большинству других групп скелетных организмов. Мне не хотелось бы быть понятым так, будто я склонен отрицать научную ценность или достоверность филогенетических исследований на рецентном материале. Но необходимо подчеркнуть, что неонтологические исследования дают, хотя и верную в основных чертах, но весьма обобщённую и недостаточно конкретизированную картину филогенеза, из которой трудно извлечь достаточно точные указания на строение предковых организмов. Так, и без палеонтологического материала мы пришли бы к верному выводу о происхождении наземных позвоночных от рыб, но видели бы предков амфибий скорее всего в двоякодышащих рыбах, не подозревая, например, о том, что у ближайших предков тетрапод эндокраний был разделён на два блока. В качестве наиболее архаичных амфибий, близких к общим предкам наземных позвоночных, мы, по-видимому, рассматривали бы современных хвостатых, являющихся в действительности весьма обособленной боковой ветвью амфибий. Вряд ли возможно на неонтологическом материале прийти к заключению о массивном окостенении эндокрания у примитивных амфибий. Неонтологи пришли к правильному выводу о происхождении птиц и млекопитающих от рептилий, хотя в отношении млекопитающих на основании сравнительно-анатомических данных многими исследователями допускалась возможность их прямого происхождения от амфибий (Huxley 1871). Однако прообраз наиболее архаичных рептилий они видели в современной гаттерии. Методы реконструкции гипотетического предка, которыми пользуются неонтологи, очень несовершенны и в существен-

ном заключаются в вынесении за скобку признаков специализации и суммирования примитивных признаков, которыми и наделяется гипотетический предок. Филогенез в неонтологических реконструкциях обычно представляется процессом гармоничного преобразования типа. Явления мозаичной эволюции неонтологами обычно недооцениваются, хотя почти подсознательное принятие этого принципа выражается в широко распространённом убеждении о необходимости использовать для филогенетических реконструкций данные по различным системам органов; при этом признаётся, что разные системы органов могут дать совершенно несходные результаты. Неонтологи склонны сильно завышать уровень, с которого начинается дивергентная эволюция предкового таксона, поскольку ими обычно недооцениваются возможности параллельного приобретения ряда признаков, диагностичных для исследуемого таксона, и различная древность черт организации реконструированного гипотетического предка (Татаринов 1970, 1982). Естественно поэтому, что во всех случаях, когда это возможно, мы должны корректировать филогенетические обобщения неонтологов палеонтологическим материалом. Необходимость этого в полной мере понимал И.И.Шмальгаузен, специально оговоривший в предисловии своей книги «Происхождение наземных позвоночных», что он не стал включать в неё «... все те вопросы, которые не могут быть разрешены путём сопоставления с ископаемым материалом» (Шмальгаузен 1964).

Своему растущему значению для филогенетики палеонтология обязана не совершенству методов исследования материала (в этом отношении она заметно отстаёт от неонтологии), и не тщательности работ, а лишь материалу – возможности изучения древних организмов, наиболее важных для решения вопросов филогенетики. Под призмой палеонтологического анализа филогенетические связи, представлявшиеся простыми и линейными, подчас превращаются в пучок слабо дивергирующих ветвей, уходящих глубоко в пределы предкового таксона.

3. Кладистический анализ и его значение

В последние десятилетия в практику филогенетических исследований всё шире входит кладистическая методология. Этот процесс получил широкий размах лишь после перевода книги Хеннига на английский язык – спустя 16 лет после выхода в свет немецкого оригинала (Hennig 1930, 1966). Наиболее горячие приверженцы кладизма называют методологию Хеннига революционной и утверждают, что её применение необходимо во всякой серьёзной работе по филогении животных и растений. Кладистические методы широко используются в работах не только по морфологической и палеонтологической филогенетике, а также в исследованиях, выполненных биохимиками (Hennig

1930), молекулярными биологами (Fitch1977; Goodman *et al.* 1982, и даже в биогеографии (Brundin 1972; Keast 1976; Nelson 1979). Голоса критиков кладизма (Mayr 1974; Татаринов 1978; Jarvik 1981; Charig 1982; Halstead 1982; Panchen 1982) буквально тонут в хоре восторженных его поклонников (см. например: Brundin 1968; Bonde 1975, 1977; Gaffney 1979; Gardiner *et al.* 1979; Nelson 1979; Patterson 1980; Rosen 1981, см. также: Joysey, Friday 1982). Литература по кладистике растёт численно так быстро, что в рамках сообщения уже невозможно сделать её сколько-нибудь полный обзор. Сами принципы кладистического анализа за последнее десятилетие существенно изменились. Отдельные положения Хеннига в современном кладизме изменили своё значение, во многом в результате своеобразного симбиоза с философией «критического рационализма» К.Поппера (Popper 1968, 1972). Большую роль в формировании «трансформированного» (Platnick 1980) кладизма сыграли сотрудники Американского музея естественной истории (Nelson 1972, 1974, 1978, 1979; Platnick, Gaffney 1977, 1978a,b; Gaffney 1979; Platnick 1980), почему «трансформированный» кладизм называют ещё «нью-йоркским» (Cartmill 1981).

Мы кратко остановимся далее лишь на немногих аспектах кладизма. Нас интересует прежде всего вопрос о том, что собственно нового внёс кладизм в практику филогенетических исследовании, в какой мере современные достижения в решении филогенетических проблем обязаны этим новшествам и в каком направлении развивается «трансформированный» кладизм.

В «Филогенетической систематике» Хеннига чётко разработан понятийный аппарат и уточнены определения таких общих терминов, как монофилия, парафилия, симплезиоморфия, синапоморфия и т.д. Методические принципы Хеннига касаются как филогенетики, так и в ещё большей степени таксономии. Основные из них могут быть сведены к следующим положениям:

1. Кладограммы (филогенетические схемы) строятся по дихотомическому принципу. 2. Таксоны выделяются только по вертикальному принципу. 3. Ранг таксонов определяется последовательностью их ответвления на кладограмме, понижаясь от основания кладограммы к вершине; таким образом, степень родства таксонов соответствует времени их разделения. 4. Все признаки, характеризующие таксон, подразделяются на плезиоморфные (унаследованные, примитивные) и апоморфные (производные, прогрессивные). 5. Таксоны выделяются только по апоморфным признакам. 6. Критерием родства является синапоморфия; соответственно последовательность обособления различных таксонов на кладограмме определяется путём сопоставления их апоморфных признаков. 7. Пары таксонов, исходящие на кладограмме из одной точки, образуют «сестринские группы», связанные друг с дру-

гом максимальным родством и характеризующиеся наиболее полной синапоморфией. 8. Из пары сестринских групп одна обычно сохраняет значительно большее сходство с предковым таксоном, чем другая (правило девиации); обоим сестринским таксонам придаётся тем не менее одинаковый ранг. 9. Предковый таксон, давая начало двум сестринским, исчезает, что определяется требованиями дихотомического принципа построения кладограмм.

Анализ перечня показывает, что часть положений (№ 2, 9) входит в компетенцию таксономии, часть (№ 4, 6) – в компетенцию филогенетики, а наибольшее число (№ 1, 3, 5, 8, 7) касаются в равной мере как таксономии, так и филогенетики. Некоторые постулаты Хеннига нуждаются в пояснениях. Прежде всего необходимо указать, что принятие строгой дихотомии кладограмм не означает, что эволюция обязательно идёт таким способом. Теоретически Хенниг допускает возможность и более широкой радиации форм от единой предковой группы, однако дихотомическая схема представляет удобный методический приём, облегчая сравнение таксонов и максимально унифицируя процедуру его проведения. Практическая возможность описания в терминах «двоичной» системы широкой радиации форм хорошо известна. Напомним далее, что строгое следование вертикальному принципу классификации означает также принятие строгой монофилии (на видовом уровне) всех таксонов, причём в любой выделяемый таксон включаются все его ответвления независимо от масштаба их фенотипической дивергенции. Таксоны, выделяемые по горизонтальному принципу – такие как рыбы, амфибии, рептилии – не имеют права на существование, по Хеннигу, это не монофилетические таксоны, а парафилетические группировки. Наконец, следует указать, что положение об исчезновении предкового таксона после обособления от него двух сестринских групп также связано более с унификацией процедуры кладистического анализа, а не с особыми взглядами Хеннига на эволюцию.

Мы не будем останавливаться на достоинствах и недостатках чисто таксономических принципов Хеннига – это область не филогенетики, а теории классификации. Однако вопрос о значении кладистики для практики собственно филогенетических исследований, направленных на выявление родства между организмами, должен быть обсуждён.

Внедрение кладистических принципов привело к существенной унификации процедуры филогенетических исследований. Однако мы не думаем, чтобы кладистика сама по себе облегчала бы решение проблем филогенетики. В конечном счёте все приёмы выявления родства как у кладистов, так и у последователей других школ филогенетики основываются на выделении и сопоставлении признаков сходства и различия и прежде всего на анализе синапоморфии. Успешность этой процедуры больше зависит от степени изученности объектов (таксонов)

и от квалификации исследователя, а не от строгого следования принципам кладистического анализа. И мы видим, что даже самые квалифицированные кладисты не достигают оригинальных результатов, если только их анализ не сопряжен с серьезным изучением соответствующей группы организмов. Так, в последовательно кладистическом анализе позвоночных, выполненном самим Хеннигом (Hennig 1983), нет оригинальных филогенетических открытий; все новации связаны с последовательным применением вертикального принципа классификации, сочетающимся с традиционными взглядами на филогению. Точно так же окончательная оценка одной из наиболее оригинальных кладистических работ по позвоночным, в которой обосновывается происхождение тетрапод не от рипидистий, а от дипной (Rosen *et al.* 1981), зависит от того, насколько верна предлагаемая авторами интерпретация некоторых морфологических признаков, в особенности такого, как «хоаны» дипной, а не от последовательного применения принципов кладистического анализа. Отметим, что как раз в отношении правильности интерпретации «хоан» дипной высказываются очень серьёзные сомнения (Jarvik 1981).

Многие филогенетические вопросы решаются по-разному в зависимости от того, развивалась ли синапоморфия у исследуемой группы параллельно, или же она унаследована всеми видами от общего предка. Необходимо подчеркнуть, что кладистика сама по себе не даёт путей к решению дилеммы: параллелизм или монофилия (Татаринов 1976; Panchen 1982). В подобных случаях необходимо или углубить анализ самих апоморфных признаков, или исследовать новые объекты, по которым можно проследить последовательные ступени развития соответствующих признаков. Так, только обнаружение у верхнетриасовых млекопитающих полной нижней челюсти доказало, что они ещё не обладали апоморфным средним ухом с тремя слуховыми косточками, которое, по-видимому, приобреталось монотремами и териями параллельно (Татаринов 1976). Вообще кладисты склонны рассматривать апоморфные признаки как готовые, не уделяя внимания их генезису, и это, по нашему мнению, является наиболее серьёзным недостатком практики кладизма. Этот недостаток нечувствителен при выявлении родственных связей в пределах таксонов невысокого ранга (родов, отчасти, семейств), поскольку в этих случаях корни апоморфии неглубоки, и её история подчас очевидна. Однако при переходе к таксонам более высокого ранга генезис апоморфии становится в конечном счёте главной задачей филогенетического исследования, и как раз в этих случаях достижения кладистического метода относительно невелики.

Коснёмся здесь ещё одного вопроса – о значении симплезиоморфии, которая указывает лишь на отдалённое родство организмов. Однако не следует забывать, что всякий плезиоморфный признак когда-то по-

явился как апоморфный и что, следовательно, в зависимости от таксономического уровня одни и те же признаки выступают то как плезиоморфные, то как апоморфные. В практике филогенетики учёт симплезиоморфии имеет также большое значение для реконструкции организации предковых организмов – без этого характеристики предков превращаются в мозаику ограниченного числа подчас слабо связанных друг с другом апоморфных признаков. Очевидно, что только при достаточно полных знаниях об основных предковых стадиях мы, описывая ход филогенеза, можем дать более или менее глубокую характеристику биологического смысла совершающихся преобразований, что составляет важнейшую задачу «морфобиологической» филогенетики по К.А.Юдину (1974). На этой же основе восстанавливается ход филогенеза и Зенкенбергской школой конструкционной морфологии (Gutmann, Peters 1973; Gutmann 1976, 1977). Отметим, что и в этих случаях применение хорошего метода само по себе не гарантирует хороших результатов. Так, у «конструкционистов» критерием истины слишком часто оказывается сама логическая возможность переходов от одной стадии к другой, подчас маскирующая недостаточность фактического материала. Только так можно объяснить, например, реставрацию «конструкционистами» аннелидной теории происхождения хордовых (Gutmann 1971), давно забракованной сравнительной морфологией. Определённые сомнения вызывает и убеждённость «конструкционистов» в прямом приспособительном значении всех особенностей организма (Любищев 1973, 1982; Татаринов 1976; Gould, Lewontin 1979, 1982).

В целом взгляды Хеннига представляют очень продуманную и систематизированную концепцию, хотя их, по нашему мнению, неправильно характеризовать как революцию в науке. Дальнейшее их развитие можно найти в книге Э.Вилли (Wiley 1981). Многие сторонники кладизма весьма критически относятся к отдельным принципам Хеннига. Так, С.Ловтруп (Lovtrup 1975, 1977) считает непрактичным придание одинакового ранга сестринским группам, равно как и весьма обременительное требование – придавать особый таксономический ранг каждому ответвлению кладограммы. Ранг таксона, по Ловтрупу, должен определяться не только последовательностью его ответвления на кладограмме, но и степенью дивергенции от предкового состояния. Ловтруп полагает также, что кладограмма не всегда должна строиться по дихотомической схеме и что она должна по возможности полнее отображать действительный ход эволюции. Вопреки мнению большинства кладистов, им подчёркивается широкое распространение параллелизмов и конвергенции. Ловтруп продолжает работу и по уточнению понятийного аппарата кладистики, вводя, например, вместо плезиоморфных и апоморфных признаков Хеннига термины «плезиотические», «апотические» и «телотипические» (характеризующие терми-

нальные таксоны кладограммы) признаки. Однако в современной филогенетике тон задаёт не классическая хеннигова, а «трансформированная» кладистика, в которой в результате сложных процессов одностороннее развитие получили, по нашему мнению, не сильные, а слабые стороны взглядов Хеннига. Во многих существенных моментах трансформированная кладистика приобретает отчётливый анти- или, во всяком случае, неисторический оттенок, что позволило А.Чаригу называть её не филогенетической систематикой, а «систематикой естественного порядка» (Charig 1982).

Антиисторизм трансформированного кладизма мы видим в следующих тенденциях его развития.

1. Фактический отказ от анализа синапоморфии. Соответственно критерием гомологии начинает выступать не морфологический анализ, а распределение признаков среди организмов, сам факт синапоморфии (Patterson 1980). Процессам конвергенции и параллелизма трансформированными кладистами отводится не просто второстепенное, а ничтожное место (Platnick 1977; Nelson, Platnick 1980).

2. Всевозрастающая недооценка или даже игнорирование специфики палеонтологического материала. Соответственно временна́я шкала на кладограммах зачастую уже не даётся. Всё более подчёркивается примат рецентного материала для филогенетики. Иногда утверждается даже, что ископаемые организмы вообще не могут быть предметом классификации [первая теорема Ловтрупа (Lovtrup 1975)].

По мере усиления этих тенденций меняют свой вид и кладограммы. Раньше они строились в виде более или менее симметрично ветвящихся схем с временно́й шкалой, имитирующих филогенетические древа, теперь же, как правило, кладограммы имеют вид так называемого «Хеннигова гребня» (Panchen 1982). На таком «гребне» все исследуемые таксоны показаны в виде поочерёдных ответвлений от оси, соединяющей гипотетического общего предка с наиболее специализированным терминальным таксоном. Временная шкала уже не даётся, а ископаемые формы, если они и приводятся, то распределяются на одном горизонтальном уровне с рецентными. В результате кладограммы всё больше превращаются в схемы, показывающие лишь предполагаемую последовательность появления апоморфных признаков в ходе эволюции. Нам кажется, что только с отказом от попыток анализа генезиса синапоморфии стало возможным построение и серьёзное обсуждение кладограмм, на которых представлены соотношения между тремя широко разобщёнными видами без каких бы то ни было промежуточных стадий. Примером может служить анализ трёх кладограмм, отображающих возможные родственные связи лосося, двудышащей рыбы и коровы (Gardiner *et al.* 1979). Эти кладограммы, вызвавшие ядовитые насмешки Э.Ярвика (Jarvik 1981), вряд ли имеют серьёзное

научное значение, если не касаться возможного методического удобства показа родства между таксонами по совершенно случайно подобранным их представителям.

Весьма спорными представляются и некоторые другие современные тенденции развития кладистики. Так, дихотомический принцип, имевший у Хеннига значение методического приёма, постепенно превращается в существенный закон эволюции (Brundin 1968). Соответственно содержанием филогенетических работ всё чаще становится обсуждение вопроса о том, как сгруппировать три таксона по двум ветвям. Так, Э.Гаффни, обсуждая филогению и классификацию рептилий, подразделяет их на три основные группы – черепах, диапсид и синапсид. Он отмечает, что черепахи, как и диапсиды, имеют завропсидное сердце, но в то же время черепахи отличаются как от диапсид, так и от синапсид отсутствием якобсонова органа. Довольно голословно Гаффни заявляет, что отсутствию якобсонова органа следует придавать большее значение, чем сходству черепах с диапсидами по строению сердца. На этом основании Гаффни приходит к выводу о возможности противопоставления черепах всем прочим рептилиям, даже не пытаясь обсудить возможность развития рептилий не двумя, а тремя стволами (Gaffney 1980).

Трансформированные кладисты часто ссылаются на исключительное значение, которое сыграло их ознакомление с эпистематологическими принципами К.Поппера (Platnick, Gaffney 1977, 1978a,b; Gaffney 1979; Platnick 1980). Такое влияние действительно имеется, хотя, на мой взгляд, оно сильно преувеличивается. Мы не можем вдаваться здесь в обсуждение концепций Поппера, отметим только, что, несмотря на чёткую разработку понятийного аппарата, его взгляды в целом, по моему мнению, представляют шаг назад по сравнению с диалектической гносеологией. Лишь единичные исследователи на Западе соглашаются с этим, особо можно отметить Л.Халстида, занимающегося филогенией и морфологией бесчелюстных позвоночных (Halstead 1982). На трансформированных кладистов оказал определённое влияние гипотетико-дедуктивный метод познания, широко пропагандируемый западными философами. Разработанная Поппером дедуктивно-гомологическая схема объяснения научных процессов, сформулированный им же принцип фальсификации, противопоставляемый «устаревшему» принципу верификации, и, наконец, принимаемый Поппером принцип экономии – всё это нашло своё отражение в теоретических положениях трансформированного кладизма. Принцип экономии, в частности, находит своё применение в филогенетике в том, что его приверженцами из нескольких гипотез предпочтение отдаётся наиболее «экономной», отвечающей наиболее прямолинейному пути эволюции с минимальным числом реверсий, параллелизмов и конвергенции. Од-

нако в природе законов биологической эволюции нет ничего, что бы требовало обязательного соблюдения прямолинейности и закономерности пути эволюции (Татаринов 1976; Panchen 1982). А.Панчен (Panchen 1982) не без остроумия замечает, что и сама философия Поппера несовместима с принципом экономии. Антиисторизм трансформированных кладистов действительно имеет нечто общее с взглядами Поппера, заявившего, в частности, что дарвинизм представляет собой «не научную, а метафизическую теорию» (Popper 1976), и сочувственно относящегося к кладистам (Popper 1980).

В чём же, однако, причины столь высокой популярности кладизма, несоразмерной, по моему мнению, с его реальными достижениями? Мне кажется, что в основе этого лежит определённая логическая ошибка: унифицированность хенниговой процедуры таксономических и филогенетических исследований его последователями была воспринята как свидетельство объективности самого метода. В действительности же по степени своей объективности кладистика не отличается принципиально от других направлений филогенетики (Татаринов 1978), поскольку она также прибегает к процедуре «взвешивания» признаков. Каждый таксон обладает, как правило, множеством отличительных особенностей, и оценка их относительного значения, их взвешивание, является одним из наиболее трудных и всегда отчасти субъективным моментом исследования, предшествующим созданию филогенетических гипотез. В этом отношении наиболее объективна (но, по нашему мнению, отнюдь не более совершенна) численная и фенетическая таксономия; напомню, что сторонники обоих этих направлений зачастую принципиально отказываются от процедуры взвешивания признаков, стремясь вместо этого учесть максимальное число их (Sokal, Sneath 1963). Парадоксально, что численная таксономия, переживавшая период расцвета в 1960-х годах, сейчас значительно потеснена в своих позициях кладистикой, выступающей под знаменем самой объективной школы филогенетиков и таксономистов. По нашему мнению, кладистика заслуживает этого эпитета лишь в вопросах, касающихся применения последовательно вертикального принципа классификации, самого по себе довольно спорного, хотя и объективного.

Другая причина необычайной популярности кладистики состоит, по-видимому, в том, что это направление в науке в результате хорошо организованных рекламных заявлений внезапно стало самым «модным». Возможно, что уже недалеко то время, когда мода на кладистику пройдет, хотя я не думаю, чтобы она после этого совсем исчезла бы с биологической сцены, как это предполагает Чариг (Charig 1982). В кладистике имеется достаточно много сильных сторон, делающих её вполне жизнеспособной. Я не думаю также, чтобы трансформированная кладистика, несмотря на её антиисторизм, могла бы составить

реальную опасность для дарвинизма, но, тем не менее, уменьшение её влияния было бы явлением полезным уже потому, что ограничило бы настойчивое стремление выдвигать филогенетические схемы обязательно в виде «хеннигова гребня».

Литература

Антонов А.С. 1974. Геносистематика. Достижения, проблемы и перспективы // *Успехи соврем. биол.* **77**, 2: 231-268.

Антонов А. С. (ред.) 1980. *Молекулярные основы геносистематики*. М.: 1-268.

Бунак В.В. 1980. *Род Homo, его возникновение и последующая эволюция*. М.: 1-328.

Лебедева И.А. 1980. Геном человека // *Молекулярные основы геносистематики*. М.: 234-267.

Любищев А.А. 1973. О постулатах современного селектогенеза // Проблемы эволюции. Новосибирск, 3: 31-56.

Любищев А.А. (1982) 2012. Проблема целесообразности // *Рус. орнитол. журн.* **21** (779): 1771-1812.

Майр Э. 1971. *Принципы зоологической систематики*. М.: 1-454.

Медников Б.М. 1980. Применение методов геносистематики в построении системы хордовых // *Молекулярные основы геносистематики*. М.: 203-215.

Сарич В. 1977. Недостающее звено // И.Мейтленд. *Возникновение человека*. М., **2**: 149.

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

Парамонов А.А. 1967. Пути и закономерности эволюционного процесса (Основные принципы филогенетики) // *Современные проблемы эволюционной теории*. М.; Л.: 342-441.

Татаринов Л.П. 1970. Некоторые проблемы филогенетических исследований по низшим тетраподам // *Материалы по эволюции позвоночных*. М.: 8-29.

Татаринов Л.П. 1972. Палеонтология и закономерности филогенеза низших наземных позвоночных // *Палеонтол. журн.* 3: 121-134.

Татаринов Л.П. 1976. *Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики*. М.: 1-258.

Татаринов Л.П. 1978. Эволюция и классификация // *Журн. общ. биол.* **38**, 5: 423-435.

Татаринов Л.П. 1982. Морфология, палеонтология и филогенетика // *Проблемы развития морфологии животных*. М.: 20-31.

Флоркен М. 1947. *Биохимическая эволюция*. М.: 1-176.

Фъюденберг Х., Пинк Дж., Стайте Д., Ванг Ан-Чуан. 1975. *Введение в иммуногенетику*. М.: 1-224.

Хозацкий Л.И. 1970. Исторический метод в биологии в свете идей В.И.Ленина // *Вестн. Ленингр. ун-та*. Сер. Биол. 2: 156-164.

Шмальгаузен И.И. 1937. Антон Дорн и его роль в развитии эволюционной морфологии // А.Дорн. *Принцип смены функций и происхождение позвоночных*. М.: 9-78.

Шмальгаузен И.И. 1964. *Происхождение наземных позвоночных*. М.: 1-272.

Юдин К.А. 1970. О принципах и уровнях развития систематики животных // *Зоол. журн.* **49**, 9: 735-749.

Юдин К.А. 1974. О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **53**: 5-29.

Bisby F.A., Vaughan J.C., Wright C.A. (Eds) 1980. *Chemosystematics: principles and practice*. Syst. Assoc. Publ.. Spec. **16**: 1-483.

Bonde N. 1975. Origin of «higher groups»: viewpoints of phylogenetic systematics // *Coll. Int. Centre Nat. Rech. Sci*. **218**: 293-324.

Bonde N. 1977. Cladistic classification as applied to vertebrates // *Major Patterns in Vertebrate Evolution* / M.C.Hecht, P.C.Goody, B.M.Hecht (eds). NATO Adv. Study Inst. Ser., Ser. A: Life Sci. **14**: 741-804.

Brundin L. 1968. Application of phylogenetic principles in systematics and evolutionary theory // *Current problems in lower vertebrates phylogeny* / T.Orvig (ed.). Nobel Symp. **4**: 473-495.

Brundin L. 1972. Phylogenetics and biogeography // *Syst. Zool.* **21**, 1: 69-79.

Cartmill M. 1981. Hypothesis testing and phylogenetic reconstruction // *Z. zool. Syst. und Evolutiousforsch.* **19**, 2: 73-82.

Charig A.J. 1982. Systematics in biology: a fundamental comparison of some major schools of thought // *Problems of phylogenetic reconstruction* / K.A.Joysey, A.E.Friday (eds). Syst. Assoc. Spec. **21**: 363-440.

Dover G.A., Flavell E.V. (Eds). 1982. *Genome evolution*. Syst. Assoc. Publ.. Spec. **20**: 1-365.

Fitch W.M. 1977. The phyletic interpretation of macromolecular sequence information: simple methods // *Major patterns in vertebrate evolution* / M.C.Hecht, P.C.Goody, B.M.Hecht (eds). NATO Adv. Study Inst. Ser. A.: Life Sci. **14**: 169-204.

Gaffney E.S. 1979. An introduction to the logic of phylogeny reconstruction // *Phylogenetic analysis and palaeontology* / J.Gracraft, N.Eldredge (eds). New York: 79-111.

Gaffney E.S. 1980. Phylogenetic relationships of the major groups of Amniotes // *The terrestrial environment and the origin of land vertebrates* / A.L. Panchen (ed.). Syst. Assoc. Spec. **15**: 595-610.

Gurdiner B.G. 1980. Tetrapod ancestry: a reappraisal // *The terrestrial environment and the origin of land vertebrates* / A.L.Panchen (ed.). Syst Assoc. Spec. 15: 177-185.

Gardiner B.G., Janvier P., Patterson C., Forey P.L., Greenwood P.H., Miles R.S., Jefferies R.P.S. 1979. The salmon, the lungfish and the cow: a reply // *Nature* **277**: 175-176.

Goodman M., Olson C.B., Beeber J.E., Czeluniak J. 1982. New perspectives in the molecular biological analysis of mammalian phylogeny // *Acta zool. fenn.* **169**: 19-35.

Gould S.J., Lewontin R.C. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptionist programme // *Proc. Roy. Soc. London*, Ser. B. **205**: 581-598.

Gould S.J., Lewontin R.C. 1982. L'adaptation biologique // *Recherche* **139**: 1494-1502.

Gregory W.K. 1951. *Evolution emerging. A survey of changing patterns from primeval life to man*. New York, **1**: 1-736, **2**: 1-1013.

Gutmann W.F. 1971. Der biomechanische Gehalt der Wurmtheorie // *Z. wicc. Zool.* **182**, 3/4: 229-262.

Gutmann W.F. 1976. Aspekte einer konstruktivistischen Phylogenetik: Postulate und ein Exampel // *Aufsatze und Reden senckenber-gische naturforschung Gesellschaft* **28**: 165-183.

Gutmann W.F. 1977. Phylogenetic reconstruction: theory, methodology, and application to chordate evolution // *Major patterns in vertebrate evolution* / M.C.Hecht, P.C.Goody, B.M.Hecht (eds). NATO Adv. Study Inst. Ser., Ser. A: Life Sci. **14**: 645-670.

Gutmann W.F., Peters D.S. 1973. Das Grundprinzip des wissenschaftliches Prozedure und der Niederlegung der phylogenetisch verbramten Morphologic // *Aufsatze und Reden der Senckenbergische naturforschcr Gesellschaft* **24**: 7-25.

Haas O., Simpson G.G. 1946. Analysis of some phylogenetic terms with attempts at redefinition // *Proc. Amer. Philos. Soc.* **90**, 5: 319-340.

Haeckel E. 1866. *Generalle Morphologie der Organismen*. Berlin, **1**: 1-574, **2**: 1-462.

Haeckel E. 1894-1896. *Systematische Phylogenie*, B. 1-2. Berlin, **1**: 1-567.

Haeckel E. 1916. Funfzig Jahre der Staimugcschichte. Historischkritische Studien fiber die Resultate der Phylogenie // *Jenaische Z. Naturwiss.* **54**, 1: 1-68.

Halstead L.B. 1982. Evolutionary trends and the phylogeny of the Agnatha // *Problems of phylogenetic reconstruction* / K.A.Joysey, A.E.Friday (eds). Syst. Assoc. Spec. **21**: 156-196.

Hecht M.K., Edwards I.L. 1977. The methodology of phylogenetic inference above the species level // *Major patterns in vertebrate evolution*. / M.C.Hecht, P.C.Goody, B.M.Hecht (eds). NATO Adv. Study Inst. Ser., Ser. A: Life Sci. **14**: 3-51.
Hennig W. 1930. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin: 1-232.
Hennig W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana: 1-263.
Hennig W. 1983. *Stammgeschichte der Chordaten. (Fertschritte in der zoologische systematik und Evolutionsforschung)*. Hamburg; Berlin: 1-149.
Huxley T.H. 1871. *A manual of the anatomy of vertebrated animal*. London: 1-510.
Jarvik E. 1981. Lungfishes, tetrapods, paleontology, and plesimorphy // *Syst. Zool.* **30**, 3: 378-384.
Joysey K.A., Friday A.E. (Eds) 1982. Problems of phylogenetic reconstruction // *Syst. Assoc. Spec.* **21**: 1-442.
Jong R. de. 1980. Some tools for evolutionary and phylogenetic studies // *Z. zool. Syst. und Evolutionsforsch*. **18**, 1: 1-23.
Keast J.A. 1976. Zoogeography and phylogeny: the theoretical background and methodology to the analysis of mammal and bird faunas // *Major patterns in vertebrate evolution* / M.K.Hecht, P.C.Goody, B.M.Hecht (eds). NATO Adv. Study Inst. Ser.. Ser. A: Life Sci.: 219-314.
King M.C., Wilson A.C. 1975. Evolution at two levels in human and chimpanzees // *Science* **188**: 107-116.
Lovtrup S. 1975. On phylogenetic classification // *Acta Zool. Cracov*. **20**: 499-523.
Lovtrup S. 1977. Phylogenetics: some comments on cladistic theory and method // *Major patterns in vertebrate evolution* / M.C.Hecht, P.C.Goody, B.M.Hecht (eds). NATO Adv. Study Inst. Ser., Ser. A: Life Sci. **14**: 805-822.
Mayr E. 1974. Cladistic analysis or cladistic classification? // *Z. zool. Syst. und Evolutionsforsch*. **12**: 94-128.
Muller A.H. 1957. *Lehrbuch der Palaozoologie. B. 1. Allgemeine Grundlagrn*. Jena: 1-322.
Nelson G.J. 1972. Phylogenetic relationship and classification // *Syst. Zool.* **21**: 227-231.
Nelson G.J. 1974. Classification as an expression of phylogenetic relationships // *Syst. Zool.* **22**: 344-359.
Nelson G.J. 1978. Classification and prediction: a reply to Kitts // *Syst. Zool.* **27**: 216-218.
Nelson G.J. 1979. Cladistic analysis and synthesis: principles and definition, with a historical note on Adanson's Families des Plantes (1763-1764) // *Syst. Zool.* **28**, 1: 1-28.
Nelson G. J., Platnick N.I. 1980. A vicariance approach to historical biogeography // *BioSciences* **30**: 339-342.
Panchen A.L. 1982. The use of parsimony in testing phylogenetic hypotheses // *Zool. J. Linnean Soc.* **74**: 305-328.
Patterson C. 1980. Cladistics // *Biologist* **27**: 234-240.
Platnick N.I. 1977. Parallelism in phylogeny reconstruction // *Syst. Zool.* **26**: 93-96.
Platnick N.I. 1980. Philosophy and transformation of cladistics // *Syst. Zool.* **28**: 537-546.
Platnick N.I., Gaffney E.S. 1977. Systematics: a Popperian perspective // *Syst. Zool.* **26**: 360-365.
Platnick N.I., Gaffney E.S. 1978a. Evolutionary biology: a Popperian perspective // *Syst. Zool.* **27**: 137-141.
Platnick N.I., Gaffney E.S. 1978b. Systematics and Popperian paradigm // *Syst. Zool.* **27**: 381-388.
Popper K.R. 1968. *The logic of scientific discovery*. New York: 1-480.
Popper K.R. 1972. *Objective knowledge – an evolutionary approach*. Oxford: 1-380.
Popper K.R. 1976. *Unended quest. An intellectual autobiography*. Glasgow: 1-267.
Popper K.R. 1980. Letters: Evolution // *New. Sci.* **87**: 611.
Rosen D.E., Forey P.L., Gardiner B.G., Patterson C. 1981. Lungfishes, tetrapods, paleontology and plesiomorphy // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist*. **167**: 159-276.

Sokal R.R., Sneath P.H.A. 1963. *The principles of numerical taxonomy*. San Francisco: 1-359.
Thenias E. 1970. Moderne Methoden der Verwandschaftforschungen // *Umschau*. **70**, 22: 695-700.
Throckmorton L.H. 1979. Molecular phylogenetics // *Beltsville symposia in agricultural research. N 2. Biosystematics in agriculture*. Montclair: 221-239.
Wiley E.O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. New York; Chichester; Brisbane; Toronto: 1-439.
Zimmermann W. 1967. Methoden der Evolntionswissenschaft (Phylogenetick) // *Hebere G. Die Evolution der Organismen*. Stuttgart, **1**: 542-611.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск **991**: 1233-1243*

Индийский козодой *Caprimulgus indicus* на Амуро-Зейском плато

И.А.Нейфельдт

Второе издание. Первая публикация в 1986[*]

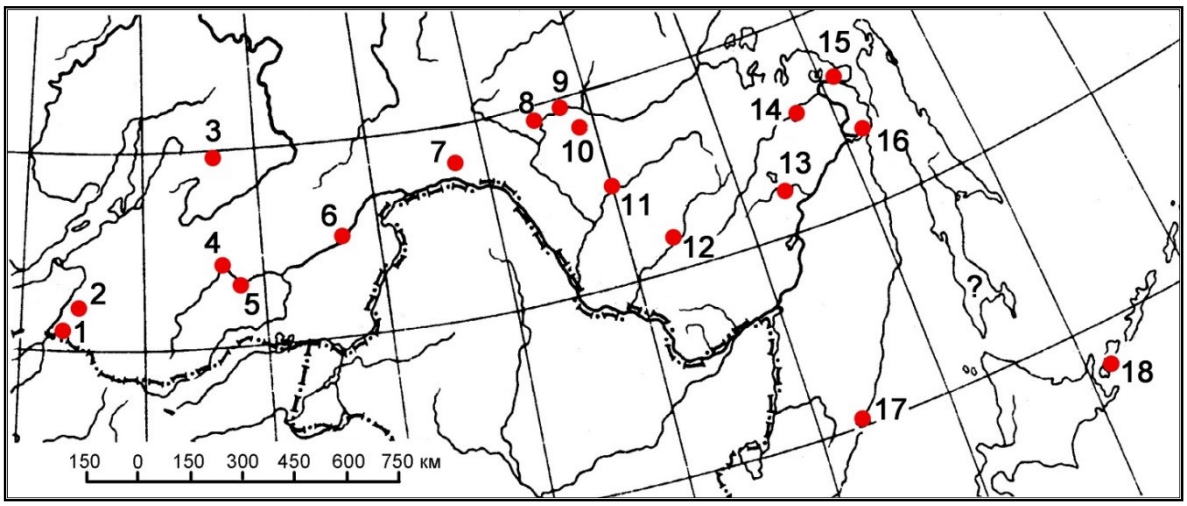
Индийский козодой *Caprimulgus indicus* Latham 1790 населяет обширное пространство Восточной и Южной Азии, от её умеренных широт до тропиков. Фактически замещая здесь обыкновенного козодоя *Caprimulgus europaeus*, он, однако, не проникает столь далеко на север, но зато распространяется гораздо южнее, почти до экватора.

В бассейне Амура индийский козодой заходит из Китая на территорию Советского Союза, где в Приморье, Приамурье и Забайкалье живёт у северной – северо-западной границ ареала вида (см. рисунок). В Забайкалье он на значительной площади симпатричен с обыкновенным козодоем: у посёлка Тырин последний численно превосходит индийского; далее на восток *C. europaeus* становится всё более редким, и у города Калга остаётся только *C. indicus* (В.М.Лоскот, устн. сообщ.).

На Амуро-Зейском плато (Верхнее Приамурье) индийский козодой обычен. Ещё в 1940 году Б.К.Штегман выделил птиц, обитающих в Забайкалье и на Амуро-Зейском междуречье, в качестве самостоятельной формы *«extimus»*, о чём свидетельствуют его собственноручные надписи на этикетках экземпляров коллекции Зоологического института АН СССР, из которых № 106822 (♂, 12 июня 1928, пос. Кумара) обозначен как голотип. То обстоятельство, что после проведённой им ревизии козодоев фауны СССР Б.К.Штегман опубликовал лишь обзор

[*] Нейфельдт И.А. 1986. Индийский козодой на Амуро-Зейском плато // *Редкие, исчезающие и малоизученные птицы СССР*. М.: 55-66.

географической изменчивости *Caprimulgus europaeus* и не описал упомянутую новую форму *C. indicus*, позволяет предполагать, что более углублённый анализ материала не дал для этого достаточно оснований. Имевший в своём распоряжении те же самые, помеченные Штегманом экземпляры, А.И.Иванов (1953) позднее пишет: «Среднее и верхнее течение Амура и Забайкалье на запад до Чикоя занимает особая, не имеющая названия, более мелкая (крыло ♂ 194-213 мм, ♀ 195-209 мм) форма, отличающаяся от предыдущей (*jotaka* – *И. Н.*) более светлой окраской оперения груди и бледно-охристой, а не рыжеватой, окраской нижних кроющих хвоста и частью брюха и боков» (с. 28).



Распространение большого козодоя *Caprimulgus indicus* в СССР.
1 – Кяхта (Моллесон 1896); 2 – р. Хилок (Измайлов, Боровицкая 1973); 3 – Багдарин (Измайлов 1967); 4 – Чита (Павлов 1948, колл. ЗИН АН СССР); 5 – Дарасун (Taczanowski 1872); 6 – Сретенск (колл. ЗИН АН СССР); 7 – 50 км севернее Джалинды (Stegman 1930, колл. ЗИН АН СССР); 8 – р. Унаха (колл. ЗИН АН СССР); 9 – Бомнак (Дорогостайский 1915; колл. ЗИН АН СССР); 10 – р. Деп – оз. Огорон (Костин, Дымин 1977); 11 – Усть-Норск (Смогоржевский 1966); 12 – р. Верхний Мельгин, устье (Кистяковский. Смогоржевский 1964); 13 – р. Горин (Воробьёв 1938); 14 – бассейн р. Амгунь (Нечаев 1974); 15 – Николаевск-на-Амуре (Кистяковскнй, Смогоржевский 1973); 16 – оз. Кизи (колл. ЗИН АН СССР); 17 – р. Джигитовка, р. Сица, пос. Терней (колл. ЗИН АН СССР и БПИ ДВНЦ АН СССР) 18 – о. Кунашир (Нечаев 1969); ? — гнездование возможно.

Изучение возросшей с тех пор коллекции, в том числе серии птиц, собранных мною в Амурской области, убеждает в большой индивидуальной изменчивости всех перечисленных выше признаков у особей даже из одной местности. Так, среди экземпляров из окрестностей посёлка Климауцы (юг Амуро-Зейского плато) есть самцы не только такие же тёмные, как в Приморье, но и почти чёрные, со слабо заметным пёстрым рисунком и большим сплошным белым пятном на горле, а также светлые, сходные с птицами из окрестностей Джалинды, Кумары и Забайкалья. Светлые особи представлены, в свою очередь, и в Приморском крае. Между ними есть масса промежуточных, географически также не локализованных вариантов окраски. Более того, замечены различия даже у пуховичков из одного выводка, которые сохраняются и в гнездовом наряде, а возможно, останутся затем и у взрослых козодоев.

Значительные индивидуальные колебания размеров, в особенности длины крыла, свойственны *C. indicus* на всем ареале. Даже у более мелких южных форм длина крыла различается у отдельных экземпляров на 15-20 мм и более. Не представляют в этом отношении исключения и особи из северных популяций: длина крыла самцов из Японии (n = 10) 208-218, в среднем 215 мм (Vaurie 1965); из Приморского края (n = 10) 209-219, в среднем 214.4 мм; из Амурской области и Забайкалья (n = 16) 200-209, в среднем 204.3 мм (материалы ЗИН АН СССР). Хотя часть особей из западной и восточной групп различается по длине крыла даже на глаз, столь значительный размах индивидуальной изменчивости признака ставит под сомнение возможность использования его в качестве единственного критерия для выделения особого подвида, тем более, что на большем материале замеченный разрыв может исчезнуть. В Верхнем Приамурье обитает та же, в общем наиболее тёмная и крупная форма – *C. indicus jotaka* Temminck et Schlegel 1847, что и на остальной северной части видового ареала. Её можно именовать «большим индийским козодоем», отказавшись при этом от названия «большой козодой», несправедливо утвердившегося в русской литературе за видом в целом, поскольку *C. indicus* не самый большой представитель рода, а отдельные его формы, например, *C. i. phalaena* Hartlaub et Finch 1872 и *C. i. kelaarti* Btyth 1852, заметно мельче обыкновенного козодоя.

Места обитания. Будучи птицей лесной, индийский козодой населяет разреженные, зачастую вторичные древесные насаждения различного типа, окраинные светлые участки лесов, произрастающих преимущественно на хорошо дренированных склонах гор или холмов. На Амуро-Зейском междуречье я находила его главным образом на плато и склонах сопок в сильно разреженных рубками и пожарами коренных лесных массивах, а также в возникающих на месте сосновых, лиственничных или дубовых лесов группировках растительности. Под пологом сохранившихся там немногих старых деревьев разрастаются кустарниковый дуб, леспедеца, даурский рододендрон, между куртинами которых остаются почти лишённые растительности площадки, – сухие, сильно прогреваемые солнцем, обильно устланные сухой листвой, хвоей и шишками. Здесь были обнаружены все кладки, здесь козодои пели и охотились. В низинах, над сырыми холодными падями они почти не летали в гнездовое время.

Прилёт на Верхнем Амуре происходил в годы моих наблюдений с удивительной точностью. Первые самцы близ посёлка Климауцы появились: 23-24 мая 1957, 31 мая 1958, 25 мая 1959, 27 мая 1961, 24 мая 1962 и 23-24 мая 1971. Местные самцы начинают петь сразу же по прибытии в область гнездовий, тогда как следующие транзитом, на остановках, по-видимому, молчат. Первые весенние песни очень коротки,

по 4-5 ударов, повторяемых через большие интервалы. На активности птиц в эту пору сильно сказывается весьма переменчивая погода, в особенности на севере ареала вида, где случаются сильные похолодания, ветры и снегопады. Тогда с наступлением темноты козодои не только молчат, но даже не летают.

Пение, брачные игры. При большом сходстве многих звуковых сигналов, издаваемых самцом и самкой индийского и обыкновенного козодоев, пение их не имеет ничего общего. У индийского козодоя оно представляет собой серию отрывистых звуков, напоминающих стучание деревянной колотушкой о деревянный же предмет, повторяемых в одной тональности непрерывно по 50 и более раз с частотой (в начале песни) до 2-2.5 ударов в секунду.

Прилетевший и усевшийся на излюбленное место высоко на суку дерева самец издаёт сперва 2-3 глухих хриплых звука, вроде – *«хрок-хрок-хрок»*, за которыми следует характерное пение – *«тук-тук...тук»*. Заканчивая петь на лету, что особенно часто наблюдается в разгар брачного периода, птица издаёт короткий ряд постепенно затихающих звуков, вроде – *«дью-дью-дью-ю»*. Если же, кончая петь, птица не слетает с дерева, или же возобновляет прерванную ранее песню, эти заключительные и вступительные фразы отсутствуют. О приближении естественного завершения длинной песни можно судить по тому, что удары, следовавшие вначале непрерывно с одинаковой частотой (примерно по 2 в секунду), становятся реже и перемежаются паузами (3-4 удара, затем 1-2 пропуска).

Брачные игры на Верхнем Амуре начались примерно через 2-2.5 недели после прибытия первых самцов, то есть вскоре после появления самок. На этот же период, продолжающийся не более 2 недель, приходится и пик пения. В поведении птиц в это время много общего с обыкновенным козодоем, но есть и различия. Так, несмотря на специальные многократные наблюдения, у индийского козодоя ни разу не было зафиксировано хлопанье крыльями; реже, чем у обыкновенного козодоя, самец и самка издавали на лету позыв *«уик-уик»*.

На Амуро-Зейском плато самцы прекратили пение в разные годы тоже в весьма близкие сроки – 13-20 августа. Уже в середине июля козодои постепенно сокращали продолжительность пения, всё более сдвигая его на раннеутренние часы, тогда как в вечерние сумерки чаще охотились, добывая корм для себя и молодых. Кроме того, песня становилась короче. Заметный спад произошёл примерно за две недели до полного прекращения пения. Одиночки запевали ненадолго вечером и утром ещё в конце августа.

Размножение. В год один нормальный цикл. Поскольку семенники самцов почти одинаково развиты весь период пения, начинающегося до возвращения самок с зимовок и завершающегося в пору поднятия

птенцов на крыло, их размеры не могут служить прямым показателем хода размножения в данный момент. У находившихся под наблюдением пар кладка началась: 7-8, 18-19 (2 гнезда), 27-28 июня и 1 июля; кроме того, 18 июня добыта самка, недавно отложившая второе яйцо. Полные кладки содержали в 5 случаях по 2 и один раз 1 яйцо. Самка сносит яйца прямо на землю, на лишённую травянистой растительности площадку, покрытую хвоей, шишками, листвой деревьев, кусочками коры, мелкими обломками древесины, камушками. В процессе насиживания участок субстрата вокруг яиц несколько приминается и освобождается от некоторых листьев.

Окраска и рисунок яиц *C. i. jotaka* и *C. i. hazarae* Whistler et Kinnaear 1935 очень близки между собой и походят на таковые *C. europaeus*. Белый фон скорлупы покрыт поверхностными пятнами темно-серого или серовато-коричневого цвета и глубинными палево-серыми. На части яиц некоторые поверхностные пятна почти чёрные, а у немногих они вовсе отсутствуют. Ряд яиц имел несколько больших темно-коричневых пестрин или мазков. Размеры яиц в кладках из Амурской области, мм: 1) 32.0×24.0 и 32.0×23.0; 2) 32.0×24.0 и 32.0×23.0; 3) 32.5×22.0 и 31.7×21.7.

Насиживать самка начинает с первого яйца, однако до завершения кладки вечером, ночью и ранним утром часто отлучается на охоту. Возможно поэтому разрыв в сроках появления птенцов одного выводка не превышает суток, хотя второе яйцо откладывается через 36 или даже 48 ч после первого.

Днём самка сидит со слегка приоткрытыми глазами; полностью открывает их, когда привстаёт и поворачивает яйца; временами несколько меняет своё положение по отношению к солнцу; перебирает перья (чистится). Вспугнутая, только в первые дни насиживания слетает молча, словно поднятый отдыхавший козодой. Позднее же, особенно по мере приближения вылупления птенцов, всё более выраженной становится отвлекающая демонстрация, достигающая максимума при появлении молодых. Вылетев буквально из-под ваших ног, козодой словно сбрасывает с себя всё, чем только что столь искусно пользовался, стремясь остаться незамеченным: широко раскрывает глаза, делает подчёркнуто резкие движения, открывает пасть, распускает хвост и крылья с особо заметными у самцов светлыми пятнами, принимает особые позы и издаёт беспокойные звуки (подробнее см. ниже).

В темноте, в случае приближения опасности, насиживающая птица не закрывает глаза и не затаивается, подпуская к себе очень близко, как это делает днём, а вылетает навстречу, пытаясь заранее отвлечь в сторону от хорошо заметных в сумерках яиц. При этом она использует значительно меньший арсенал приёмов: повисает в воздухе (примерно на уровне лица стоящего человека) с отвесно опущенным развёрнутым

хвостом, удерживаясь в таком положении за счёт резких взмахов крыльями, и издаёт приглушенное квохтанье, более тихое, чем обыкновенный козодой.

Мне не приходилось видеть днём самца, обогревавшего кладку или птенцов; обычно его удавалось обнаружить отдыхавшим в 6-7 м от «гнезда». И в темноте в известных мне случаях после ухода самки на кормёжку яйца оставались лежать никем не согреваемые, хотя не исключено, что именно в это время самец индийского козодоя, как и у обыкновенного козодоя, иногда сидит на них. Продолжительность инкубации 17-18 суток.

Вылупление птенцов на Амуро-Зейском плато происходило у разных пар и в разные годы с 26 июня по 19 июля. С первого дня жизни пуховички достаточно подвижны, могут даже бегать. Оживляются с наступлением темноты: для дефекации торопливо пятятся назад, удаляясь примерно на 10 см от центра «гнезда», а затем столь же спешно возвращаются назад; сбрасывают погадки; внимательно следят за родителями; перекликаются, поначалу тихо попискивая, а с возрастом – издавая поочерёдно со всё возрастающей громкостью хриплые мяукающие звуки; глаза у них при этом полностью открыты. Если птенцов не беспокоить, они долго остаются на одном месте, постепенно обозначающемся кольцом из белых комочков экскрементов.

Поведение при птенцах днём. С появлением птенцов, особенно когда они несколько подрастут, самка чаще встаёт (птенцы шевелятся под ней, иногда вылезают и отходят в сторону, особенно когда жарко). Стараясь прикрыть птенцов, самка немного перемещается по гнездовой площадке; иногда птенцы наполовину выглядывают из-под неё; глаза у всех чуть открыты. Взрослая птица не спит и даже не дремлет. Размеры щелей её глаз постоянно меняются: в спокойном состоянии глаза приоткрыты, при появлении опасности веки сдвигаются настолько, что глаз не видно, однако сквозь остающиеся узенькие щёлочки самка следит за всем происходящим, и стоит сделать резкое движение, как её глаза приоткрываются, чтобы лучше визуально оценить ситуацию. Если враг приближается спокойно или даже чуть крадучись, козодой максимально закрывает глаза, замирает, словно сливаясь с субстратом – последняя возможность остаться незамеченным, не обнаружить себя и птенцов (или кладку). Когда же враг приблизится настолько, что при следующем своём шаге неминуемо наступит на птицу, козодой внезапно взлетает. Теперь его цель – испугать или же привлечь к себе внимание и тем самым отвести опасность в сторону.

Как и у обыкновенного козодоя, у индийского отвлечение от гнезда, в котором участвуют самец и самка, включает массу удивительных поз, движений и звуков. Сначала обычно следует серия таких же, как при слёте в темноте, демонстраций в воздухе. После этого чаще всего птица

открыто присаживается на ближайший пенёк, поваленное дерево, куст, высоко поднимает одно или оба раскрытых крыла, шипит, сильно раздувая горло, а затем разевает широкую пасть. Элементы этой устрашающей демонстрации выполняют и птенцы, которые, кроме того, с недельного возраста начинают делать выпады-броски, напоминая в этом отношении оперяющихся кукушат. Как и последние, при взятии в руки птенцы козодоя обливают человека вонючими коричневого цвета экскрементами, что, видимо, также следует отнести к средствам обороны от наземных врагов. Если взрослого индийского козодоя продолжать преследовать, он обязательно прибегнет к ещё одному отвлекающему приёму: пролетев неуверенно 1-2 м, небрежно сядет очень низко на виду, беспомощно свесив крылья и расправив хвост, и станет привлекать к себе внимание шипением, беспокойным квохтанием, неторопливым подниманием плоской большеглазой головы на вытянутой шее. По мере удаления от гнезда птица уже молча садится пока ещё открыто и доступно, с широко раскрытыми глазами, затем начинает маскироваться, принимая обычную спокойную позу и прикрывая глаза, и наконец, взлетев, исчезает из виду. Когда поблизости мало травы и кустов, отвод частично происходит по земле, но у индийского козодоя это случается значительно реже, чем у обыкновенного.

Когда опасность миновала, о чём свидетельствует прекращение беспокойства родителей, оставшиеся одни птенцы, в особенности до недельного возраста, ещё нуждающиеся в регулярном обогреве, начинают попискивать, сперва тихо, а затем всё громче и настойчивее, стимулируя тем самым скорое возвращение самки. Хорошо оперённые (двухнедельные) молодые с почти установившейся терморегуляцией, да ещё в жаркую погоду, вели себя осторожнее и молчали. К ним самка возвращалась иногда по прошествии часа и более, а случалось, что оставалась сидеть в стороне до наступления темноты, когда начинала охотиться. К птенцам днём самка возвращалась не с воздуха, как делала это в темноте, а подходя незаметно по земле, одновременно подзывая к себе выводок многократно торопливо повторяемыми громкими и вместе с тем глухими звуками, вроде отдалённого хриплого собачьего лая: *«хау-хау...хау»*, перемежающимися отрывистым беспокойным квохтаньем. Взрослую особь было бы не узнать: держа горизонтально приподнятое на выпрямленных ногах длинное тело с вытянутой перпендикулярно ему шеей, увенчанной крупной головой с огромными выпуклыми глазами и раздутым горлом, она быстро передвигалась семенящими шажками в сторону, откуда доносились голоса птенцов. Если последние сидели в разных местах, то, найдя одного из них, самка тотчас садилась его обогревать, продолжая звать второго.

Суточная активность индийского козодоя имеет два отчётливых пика: вечерний и утренний (табл. 1). В разгар брачного периода

(июнь – начало июля) активность, в общем, совпадала по времени с пением самцов, однако здесь также сказывались погодные условия, в прямой зависимости от которых находится лёт насекомых – единственной пищи этих птиц. Так, во влажные, но тихие и тёплые вечера самцы пели значительно продолжительнее и азартнее, нежели в ясные прохладные или ветреные, когда охота была менее удачливой. При плохом лёте насекомых на добычу корма затрачивалось почти всё время вечерней и утренней активности, при хорошем же лёте – в начальный период вечерней активности птицы больше охотились, гонялись друг за другом, пели слабо; по прошествии 25-30, иногда 40 мин, насытившись, самцы садились на деревья и пели интенсивно и самозабвенно, хотя и тогда наступали перерывы, обусловленные охотой и брачными полётами.

Таблица 1. Суточная активность индийских козодоев *Caprimulgus indicus*

Дата	Вечерняя активность, ч.мин		Утренняя активность, ч.мин	
	Начало	Конец	Начало	Конец
24-31 мая	20.45–21.00	–	2.00	3.30–4.00
1-15 июня	20.45–21.15	–	2.50	3.30–4.00
16-28 июня	20.50–21.10	22.00–23.00	2.00	3.30–3.45
7-16 июля	21.00–21.30	23.30	–	–
17-25 июля	21.00–21.45	22.00–23.00	1.50–3.30	4.00–4.20
29 июля – 7 августа	20.40–21.00	–	–	4.00
13 августа	22.30	–	–	–

В полной темноте (глубокой ночью) козодои не поют, не охотятся и не кормят птенцов. Лишь изредка можно заметить некоторых пролетающих в это время или же издающих отрывочные звуки птиц. Вечерняя активность занимала в известных мне случаях от 1 ч 10 мин до 2 ч, лишь однажды – всего 55 мин. Перерывы между вечерней и утренней активностью длятся от 2 ч 50 мин до 4 ч 30 мин, тогда как между утренней и вечерней – от 16 ч 45 мин до 17 ч 45 мин. В предрассветные часы поют меньше, больше охотятся, особенно, если вечером условия для добычи пищи были неблагоприятными. Успех вечерней кормёжки определяет как характер (охота или пение), так и продолжительность утренней активности.

Питание. Максимум за 3.5 ч в сутки козодои успевают не только насытиться сами, но и накормить потомство. При хорошем лёте насекомых им на это требуется даже меньше времени. В гнездовой период не приходилось встречать плохо упитанных птиц; в начале размножения некоторые из них были просто жирными.

Масса тела козодоев, поглощающих за небольшой промежуток времени много пищи, существенно изменяется в течение суток, в зависи-

мости от степени наполнения желудков. Индивидуальная же изменчивость массы самих птиц невелика (до 6.7 г) и близка у особей разного пола. Как видно из таблицы 2, разница между дневной и вечерней массой самцов в среднем 11.3 г, между вечерней и утренней – 10.6, а между утренней (максимальное насыщение) и в конце дня (минимальное насыщение) – 21.9 г. Взвешивание содержимого желудков подтвердило близость приведённых цифр к массе пищи, потреблённой за указанную часть суток. Итак, после завершения кормёжки (ранним утром) масса индийского козодоя возрастает примерно на 1/3 по сравнению со временем, предшествующим началу вечерней охоты.

Таблица 2. Суточные изменения массы индийских козодоев *Caprimulgus indicus*

Время суток	Число взвешенных особей	Масса тела, г	
		lim	Среднее
С а м ц ы			
Конец дня	5	70.0–76.2	73.4
Вечер	6	81.0–87.4	84.7
Утро	4	93.7–96.9	95.3
С а м к и			
Конец дня	1	72.0	72.0
Вечер	3	82.0–88.5	85.2
Утро	2	90.1–92.0	91.1

С наступлением вечерних сумерек птенцы козодоя сперва начинают тихо попискивать, затем, словно переговариваясь, издавать со всё возрастающей громкостью глухие мяукающие звуки, тянутся к клюву самки, дотрагиваются своими клювиками до её длинных вибрисс. Когда родители в воздухе, при появлении их в зоне видимости птенцы начинают беспокойно бегать, вытягивать шеи, смотреть вверх, следя за пролетающими козодоями, а при приближении приветствовать их тем же «мяуканьем».

Принёсшая корм взрослая птица молча и бесшумно опускается на землю близ молодых. Подбежавший первым птенец охватывает своим клювом клюв взрослой особи, которая передаёт ему всю принесённую пищу, сопровождая акт кормления глухим, повторяемым с нарастающей частотой *«хав-хав...хав»*, переходящим под конец в сплошное вибрирующее урчание. Если комок принесённых птенцам насекомых велик, то часть пойманных последними, а потому мало смятых и мало смоченных слюной живых бабочек при передаче корма вырывается и бьётся рядом о землю, а иногда даже улетает. Кормление занимает 10-15 с. В следующий прилёт пищу получит другой, более голодный и потому более активный птенец. За вечер козодои кормили птенцов от 6

до 8 раз, принося каждый раз 3-3.5 г различных насекомых. На Амуро-Зейском плато это были главным образом бабочки сибирского шелкопряда *Dendrolimus sibiricus*, совок Noctuidae, бражников Srhingidae и пядениц Geometridae – 90% встреч. Жуки – преимущественно из Cassidinae и *Lasiopsis* – составляли 50% встреч. Попадались также стрекозы и муравьи.

Линька. Формирование гнездового наряда – процесс у козодоев продолжительный. Особенно долго растут маховые и рулевые перья. В 19-20-дневном возрасте птенцы способны в случае необходимости пролететь некоторое расстояние, набрав высоту до 2 м. Чаще же они улетают вниз по склону, поднимаясь первоначально над землёй не более, чем на 1 м. В Амурской области такие первые короткохвостые и плохо летающие молодые попадались со 2-4 августа; поблизости от них всегда удавалось поднять самку. 23-24-дневные молодые уже свободно набирают высоту, хотя дистальные первостепенные маховые и рулевые перья всё ещё продолжают у них расти. Полной самостоятельности достигают в месячном возрасте. Впервые молодой без родителей встречен 11 августа, однако 8 и 10 августа были и семьи. В эту пору, с недостигшими окончательной длины рулевыми и 8-10-м первостепенными маховыми, молодые начинают частичную линьку, охватывающую всё мелкое перо. В связи с известной растянутостью сроков размножения вида, растянуты и сроки протекания этой линьки: особи из более ранних выводков успевают полностью обновить мелкое оперение к концу августа – началу сентября; другие же начинают осеннюю миграцию с так и недоросшими ещё ювенильными рулевыми и дистальными маховыми, при долинивающем пере на голове, шее и спине.

У взрослых особей северной перелётной формы индийского козодоя полная линька происходит, в отличие от обыкновенного козодоя, до оставления мест гнездования. Экземпляры из Забайкалья, Приамурья и Приморья имели в период с 29 июля по 22 августа, кроме идущей с разной интенсивностью смены мелкого оперения, выпавшие или в разных стадиях дорастания первостепенные маховые и иногда рулевые. Недостаточность материала не позволяет пока ясно представить последовательность этого процесса и определить, протекает ли он целиком на родине, или же прерывается миграционной паузой.

В конце лета и особенно осенью, после смены мелкого гнездового пера на дефинитивное, молодых козодоев трудно бывает отличить от взрослых самок, что может повлечь за собой путаницу в описании линьки, – молодых с недоросшими ювенильными рулевыми и маховыми и следами линьки мелкого пера принимают иногда за линяющих взрослых птиц. Достаточно надёжным признаком, позволяющим различать особей из этих возрастных групп, может служить форма когтя среднего пальца ноги. У молодых, вывода данного летнего сезо-

на, впервые отправляющихся на зимовку, коготь короче, чем у старых, и сужается постепенно к вершине, включая ту его часть, которая несёт по краю насечку («гребёнку»), тогда как у особей старше года «гребёнка» по всей длине одинаковой ширины, а концевой зубец её обломан, благодаря чему заострённая вершина когтя отделена от его остальной части резким уступом.

Литература

Воробьёв К.А. 1938. К орнитофауне Дальнего Востока // *Тр. Сихотэ- Алинского заповедника* **2**: 27-56.

Дорогостайский В.Ч. 1915. Предварительный отчёт о поездке в Яблоновый хребет, совершенной по поручению Императорской Академии наук в 1914 г. // *Изв. Импер. Акад. наук*. Сер. 6. 4: 401-420.

Иванов А.И. 1953. *Caprimulgus indicus* Lath. — Большой индийский козодой // *Птицы СССР*. М.; Л., **2**: 287-289.

Измайлов И.В. 1967. *Птицы Витимского плоскогорья*. Улан-Удэ: 1-305.

Измайлов И.В., Боровицкая Г.К. 1973. *Птицы юго-западного Забайкалья*. Владимир: 1-315.

Кистяковский А.Б., Смогоржевский Л.А. 1973. Материалы по фауне птиц Нижнего Амура // *Вопросы географии Дальнего Востока*. Хабаровск, **11**: 182-224.

Кистяковский А.Б., Смогоржевский Л.А. 1964. О границе китайского орнитофаунистического комплекса на реке Бурее // *Биол. науки* 3: 26-29.

Костин Б.Г., Дымин В.А. 1977. К орнитофауне реки Деп // *Животный мир Дальнего Востока*. Благовещенск, **2**.

Моллесон В.С. 1896. Краткие сведения о распределении птиц в окрестностях г. Троицкосавска // *Протоколы Троицкосавско-Кяхтинского отделения Приамурского отдела Рус. геогр. общ-ва* **4**, прил. 2: 27-46.

Нечаев В.А. 1969. *Птицы Южных Курильских островов*. Л.: 1-246.

Нечаев В.А. 1974. К распространению и биологии некоторых птиц Нижнего Амура // *Фауна и экология некоторых позвоночных юга Дальнего Востока СССР*. Владивосток: 145-154.

Павлов Е.И. 1948. *Птицы и звери Читинской области: Материалы к изучению птиц и млекопитающих Забайкалья*. Чита: 1-151.

Смогоржевский Л.А. 1966. О границе китайского орнитофаунистического комплекса в бассейне реки Селемджи // *Биол. науки* 2: 28-31.

Stegmann B. 1930. Die Vögel des dauro-mandschurischen Uebergangsgebietes // *J. Ornithol.* **78**, 4: 389-471.

Taczanowski L. 1872. Bericht über die ornithologischen Untersuchungen des Dr. Dybowski in Ost-Sibirien // *J. Ornithol.* **20**, 5: 340-366.

Vaurie Ch. 1965. *The birds of the Palearctic fauna. Non-Passeriformes*. London.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск **991**: 1244*

Филин *Bubo bubo* в Наурзумском заповеднике

Н.С.Гордиенко

*Второе издание. Первая публикация в 1986**

В Наурзумском бору гнездятся одна-две пары филинов *Bubo bubo*, кроме того, почти ежегодно одна пара гнездилась в глубоком глинистом ущелье северного склона Кизбель-тау. Здесь 8 июля 1977 видели трёх подлётывающих птенцов и двух взрослых, 19 июля один птенец уже летал свободно. 15 июля 1978 наблюдали трёх подлётывающих птенцов. Взрослых птиц встречали в этом ущелье в июле 1979 года, но гнездо найти не удалось, возможно, оно погибло из-за сильных ливневых дождей, прошедших в конце июня. 4 июля 1980 на этом же участке в небольшом углублении на дне ущелья найден птенец (первостепенные маховые раскрылись на три четверти), здесь же летали и родители. Послегнездовые кочёвки происходят, по-видимому, в августе, у нас есть лишь одна запись встречи филина 18 августа 1980 на берегу озера Жаркуль.

Отмечено зимнее пребывание: 7 декабря 1974 в Наурзумском лесу добыта молодая самка, в её желудке оказались остатки домашнего голубя. В погадках филина, собранных в июле в ущелье Кизбель-тау, были шерсть и кости тушканчиков и кусочки глины.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск **991**: 1244-1245*

Весенний пролёт черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus* на озере Сорбулак

С.Н.Ерохов

Второе издание. Первая публикация в 1991†

На озере-отстойнике (60 км севернее Алма-Аты) весной 1982 года первых двух черноголовых хохотунов *Larus ichthyaetus* отметили 8 марта, затем одиночек и небольшие стаи наблюдали ежедневно до 31

* Гордиенко Н.С. 1986. Филин: краткие сообщения // *Редкие, исчезающие и малоизученные птицы СССР*. М.: 48.
† Ерохов С.Н. 1991. Краткие сообщения о черноголовом хохотуне [Алма-Атинская область] // *Редкие птицы и звери Казахстана*. Алма-Ата: 204.

марта (всего 209). В день регистрировали до 31-36 птиц (12, 18 и 19 марта). В 1983 году с 5 по 27 марта отмечено всего 17 черноголовых хохотунов. Возможно, такое резкое снижение их численности связано с плохими условиями зимовки. Следует отметить, что в 1983 году численность и других видов, мигрирующих весной через Сорбулак, была значительно ниже.

Основное направление пролёта черноголовых хохотунов в оба сезона восточное, лишь редкие одиночки и группы летели на запад, вниз по каналу, вероятно, в поисках корма. Пролёт проходил преимущественно во второй половине дня, чаще всего к вечеру, дважды голоса пролетающих хохотунов слышали ночью. Лишь дважды в 1982 году – 24 и 29 марта – в стаях взрослых видели молодых (2 и 3). В утренние часы стайки или одиночные хохотуны кормились рыбой на мелководье или сидели на кромке ещё не сошедшего льда. Основной их корм, как и других мигрирующих здесь чаек в это время,– амурский чебачок *Pseudorasbora parva*. Одиночного черноголового хохотуна, расклёвывающего труп хохлатой чернети *Aythya fuligula*, отметили 12 марта 1982 года.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск **991**: 1245*

Наблюдение малого стрижа *Apus affinis* в Бадхызском заповеднике

А.М.Пекло

Второе издание. Первая публикация в 1986[*]

В Бадхызском заповеднике в окрестностях кордона Акар-Чешме 14 мая 1976 мы наблюдали несколько кормящихся стаек малых стрижей *Apus affinis* по 3-7 птиц в каждой.

[*] Пекло А.М. 1986.Малый стриж: Краткие сообщения // *Редкие, исчезающие и малоизученные птицы СССР*. М.: 70.