

ISSN 0869-4362

Русский
орнитологический
журнал

2014
XXIII



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
994
EXPRESS-ISSUE

2014 № 994

СОДЕРЖАНИЕ

- 1305-1330 Типологическое осмысление «биологического вида» и пути стабилизации околотовидовой таксономии у птиц. К. Е. МИХАЙЛОВ
- 1330-1334 К биологии летующих черноголовых хохотунов *Larus ichthyaetus* на озере Маркаколь. Н. Н. БЕРЕЗОВИКОВ
- 1334 Черноголовый хохотун *Larus ichthyaetus* в Павлодарском Прииртышье. А. О. СОЛОМАТИН
- 1335 Филин *Bubo bubo* в пустыне Кызылкум в районе озера Айдаркуль. Е. Н. ЛАНОВЕНКО
- 1336-1337 О некоторых орнитологических находках в Курской области. С. В. ЖЕРДЕВА
-

Редактор и издатель А. В. Бардин

Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

2014 № 994

CONTENTS

- 1305-1330 Typological understanding of «biological species» and approaches to stabilization of the near-species taxonomy in birds.
K. E. MIKHAILOV
- 1330-1334 To biology of the «summering» Pallas's gulls *Larus ichthyaetus* on Markakol Lake.
N. N. BEREZOVIKOV
- 1334 The Pallas's gull *Larus ichthyaetus* in Pavlodar Priirtyshye.
A. O. SOLOMATIN
- 1335 The eagle owl *Bubo bubo* in the Kyzyl Kum desert near Lake Aydarkul.
E. N. LANOVENKO
- 1336-1337 On some ornithological findings in the Kursk Oblast.
S. V. ZHERDEVA
-

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

Типологическое осмысление «биологического вида» и пути стабилизации околотовидовой таксономии у птиц

К. Е. Михайлов

*Второе издание. Первая публикация в 2003**

Биологическая концепция вида, несмотря на несостоятельность её главного теоретического обоснования (критерия репродуктивной изоляции), тем не менее правильнее отражает объективную дискретность и многоплановость видовых сообществ, нежели филогенетическая концепция. Для понимания причин дискретности вида необходимо избавиться от преформистских установок неodarвинизма и осознать типологическую реальность «линнеевского» (морфогенетически обособленного) вида, реализуемого в форме распределения в пространстве относительно лабильных социально-исторических единиц (эковидов). Линнеевский и майровский виды могут рассматриваться как одно и то же понятие, определённое, соответственно, по его содержанию (онтогенетической детерминации) и по объёму (совокупности эковидов). Вне понимания вида как архетипа (= устойчивого типового морфогенеза) его реальность и дискретность останутся неопределёнными. Эволюционная история популяций у птиц включает два разных, хотя и тесно взаимосвязанных аспекта – собственно морфогенез и социо-экогенез. Последний гораздо более быстротечен и плохо выявляется даже в исторической ретроспективе, однако именно он в большинстве случаев ответственен (у птиц) за оптимизацию отношений популяций с меняющейся средой обитания и, соответственно, определяет многие феномены ландшафтной и исторической зоогеографии. Неразличение этих двух аспектов, как и сам преформистский подход к пониманию типов живой организации, является неявной причиной большинства споров о природе вида и критериях выделения вида и подвида среди орнитологов.

В общепринятом, или, скорее, общеусвоенном эволюционном мировоззрении, основой которого остаётся синтетическая теория эволюции (СТЭ), вид понимается как группа популяций, более или менее в равной степени обособленная морфологически, генетически и экологически. В становлении вида генетические изменения мыслятся здесь как ведущие, а морфологические и экологические – как их конгруэнтные следствия, сопряжённые через отбор на соответствие среде обитания.

* Михайлов К.Е. 2003. Типологическое осмысление «биологического вида» и пути стабилизации околотовидовой таксономии у птиц // *Орнитология* 30: 9-24.

Однако вопреки этому установочному положению ни в одной из существующих концепций вида не удаётся показать однозначной корреляции между тремя названными критериями. Несоответствие между морфологической и генетической изменчивостью популяций обсуждается постоянно и является исходным пунктом в разном толковании «внутренних» механизмов дивергенции таксона в СТЭ и эпигенетических концепциях эволюции (ЭКЭ) (Шишкин 1988; в конспективной форме: Но, Saunders 1979, Bruton 1989). Неконгруэнтность в изменении морфологии и экологии становится очевидным и имеющим серьёзные последствия фактом у высших позвоночных, в первую очередь птиц и млекопитающих, поскольку у этих организмов связь со средой обитания во многом опосредуется сложными неврождёнными формами поведения, возможными благодаря появлению особого субстрата – высоко развитой («перцептивной», по А.Н.Леонтьеву) психики.

Это новое качество создаёт возможность быстрого (в пределах жизни особи), активного (направленные изменения в поведении) и многовариантного адаптивного ответа на перманентные изменения среды обитания и в определённом смысле смещает акцент внешней адаптации (к среде) на пост-онтогенетический (импринтинг, подражание, научение) и над-индивидуальный (социальные традиции) уровни, освобождая собственно морфологический субстрат для разрешения проблем преимущественно внутреннего умвельта. В этом смысле высокоразвитая психика, существенно повышая степени свободы во взаимоотношениях организма (и социума) со средой обитания, выводит его из-под жёсткого контроля отбора в его (отбора) средовом, или эколого-биоэкологическом аспекте. Огромная роль поведенческих изменений в эволюции высших амниот и их явно опережающий и часто неселективный характер по сравнению со структурными изменениями отмечались неоднократно и послужили основой для ряда эволюционных концепций, таких, например, как идея органического, или совпадающего отбора Моргана-Болдуина. Формально тот факт, что «эволюция начинается с поведения», признаётся и Майром (1968).

Отмеченные несоответствия заставляют таксономиста отдавать предпочтение тому или иному критерию при определении межвидовых границ, и это предпочтение зависит от понимания им механизмов дивергенции (характера их взаимодействия) и, соответственно, того, какие процессы в статике и динамике биологического разнообразия в первую очередь должен отразить язык микротаксономии. Кроме того, в практике систематических исследований это понимание в большой мере определяется неким неоговорённым, но реально существующим в сознании специалистов «собственным образом» организма определённого таксона. Этот образ неодинаков в плане его «генетичности», «морфологичности» или «экологичности» для организмов разных типов и

классов. Именно в этом смысле можно понимать выражение А.А.Любичева (по его духу, но не по букве), что «попытка построить единую систему понятий для всех случаев многообразия органических форм... так же мало перспективна, как стремление создать единое орудие ловли инфузорий, насекомых, птиц и китов» (Любичев 1982, с. 106).

Для орнитолога «особое место вида в природе» – это, прежде всего, его особенная экология, что представляется ему (орнитологу) наиболее интересным и значимым феноменом в осмыслении рецентного биоразнообразия. А опосредованность экологии сложными, во многом неврождёнными формами поведения налагает нетривиальный отпечаток на взаимосвязь морфологической и экологической (у птиц – социально-поведенческой) дивергенции популяций. Поэтому нижеследующее обсуждение вопроса корректно только в отношении класса птиц (и, вероятно, млекопитающих) и не может быть прямо экстраполировано на организмы с менее развитой психикой, показывающие более однозначную корреляцию между морфологией и поведением. В первую очередь это касается обсуждения экогенеза популяций как их социо-экогенеза. Настоящая статья предполагает обсуждение следующих вопросов в дискуссии о проблеме вида у птиц:

1) Что наиболее значимо (в частности, для понимания структуры и критериев околотовидовой таксономии) в многоплановом явлении дивергенции популяций, принимая во внимание опережающий и более лабильный характер социо-поведенческой дифференциации по сравнению с морфологической? Отчасти ответ на это уже дан. С одной стороны, дифференциация по поведению в практике орнитологии рассматривается как важная систематическая характеристика. С другой стороны, из той же практики и из общих теоретических предпосылок (см. выше) очевидно, что у высших организмов, какими являются птицы, широкий спектр форм приспособительного поведения развёртывается на базе заданной для вида (но более или менее инвариантной) морфологии; т.е. поведенческие модификации играют роль мощного буфера между базовой организацией и вариантами типовой среды обитания.

2) Отсюда вытекает второй принципиально важный вопрос – насколько объективно сложный (многоплановый) характер дивергенции популяций у птиц учитывается в существующих теоретических представлениях о виде и околотовидовой таксономии, явно или неявно опирающихся на СТЭ?

3) Наконец, в практическом отношении, каким образом социо-поведенческий аспект дивергенции может быть полноценно отражён в структуре околотовидовой таксономии? Достаточно ли здесь простая иерархическая соподчинённость несопадающих по объёму морфологических и экологических единиц разнообразия (видов, подвидов и

эковидов) или требуются иные формы их упорядочивания? Соответственно, каковы наиболее естественные объективные критерии вида и подвида у птиц, наилучшим образом отображающие историю обособления их популяций в ландшафтно-географическом пространстве?

По направлению поиска ответов на эти вопросы статья во многом является продолжением дискуссии, поднятой А.С.Рубцовым (1996). Не могу не согласиться с этим автором, что многое в оценке концепции зависит от смысла, который мы придаём её рабочим понятиям (а не от фактов самих по себе), и что именно этим предопределяется выбор исследовательских программ для практического изучения околотовидового многообразия и его динамики. Последнее и делает дискуссию значимой для широкого круга орнитологов. Вслед за А.С.Рубцовым я не могу не признать, что «широкая» трактовка вида – по объёму понятия (политипический и зоогеографический виды; см.: Haffer 1992; Панов 1993) выглядит не только практически более удобной – по критерию лучшей сворачиваемости информации, но и более правильной по существу. Эта трактовка отнюдь не отрицает необходимость инвентаризации более дробных единиц разнообразия, но лишь связывает категорию вида с наиболее инертным морфологическим аспектом дивергенции, определяя, таким образом, границу вида «по максимуму» и не оставляя указанный аспект за пределами очерченной границы.

Противостояние биологической (БКВ)
и филогенетической (ФКВ) концепций вида:
различия в методологии таксономии
и скрытая общность теоретических корней

С изложенных выше позиций мы должны оценить две основные концепции вида, соперничающие в настоящее время в орнитологии – так называемые биологическую концепцию вида (БКВ) и филогенетическую концепцию вида (ФКВ). Принципиально важно, что в рамках этих концепций, кроме теоретических разногласий, отстаиваются разные подходы к практике таксономии и систематики.

В частности, сторонники ФКВ упраздняют категорию подвида, т.е. существенно меняют структуру околотовидовой таксономии и увеличивают общее число видов в 2-4 раза (в меньшей степени в Голарктике, гораздо в большей – в тропических областях). За вид здесь принимается любая мало-мальски генетически и морфологически обособленная группа популяций, то есть формально идёт возвращение к «домайровской», более дробной классификации «узко» понимаемых видов. Система строится исключительно по генеалогическому принципу (противостояние концепций см.: Cheke, Snow 1997, Snow 1997; Zink 1997; другие источники включают: Майр 1968; Cracraft 1983; Amadon, Short 1992; Grant 1992; Haffer 1992).

К чему это приводит? Во-первых, как подметил Сноу (Snow 1997), упраздняя категорию подвида, сторонники ФКВ отказываются от анализа любой нечётко дискретной внутривидовой изменчивости, например, клинальной. Во-вторых, в погоне за «чистой» генеалогией они на деле игнорируют экологическую историю популяций, как правило, не укладывающуюся в дихотомические схемы и у птиц жёстко с генетикой не связанную. В-третьих, акцентируя внимание на формальном генетическом обособлении, ФКВ, если остаётся последовательной, доводит таксономию до абсурда, так как любая, даже слабо изолированная популяция отличается генетически (Там же). Где в таком случае проводить границу вида и как определять такие виды, непонятно. Поэтому многие апологеты ФКВ вообще отрицают вид как реальность. Форма, по их представлениям, не обладает исторической стабильностью и находится в постоянном изменении. Положение о крайней неустойчивости, исторической «текучести» формы можно назвать стержневым в биологическом мировоззрении сторонников данной концепции. Причём отрицание или игнорирование устойчивости форм биологической организации в ФКВ есть лишь открытая декларация того, что молчаливо принимается в СТЭ (Шишкин 1988).

Напротив, БКВ потому и получила широкое распространение среди зоологов, что интуитивно верно отразила в понятиях вида и подвида некую бóльшую и меньшую стабильность формы. Кроме этого, в определениях Майра более чем в каких-либо других было подчёркнуто, что вид – это группа популяций, которая занимает особое место в природе. Для орнитолога морфологические градации таксонов низкого ранга являются опытно непреложным фактом (все широкие трактовки вида вводились опытными морфологами-таксономистами – школой Глогера-Миддендорфа и затем Клейншмидтом; см: Haffer 1992), а «особое место в природе» – главным побудительным мотивом в развёртывании программ полевых исследований. И всё же в дискуссии со сторонниками ФКВ орнитологи чувствуют себя неуверенно в рамках определений БКВ, в первую очередь как раз в различении вида и подвида. Наиболее слабым местом оказывается неопределённость критерия репродуктивной изоляции, который формально считается ключевым в СТЭ, а на деле не позволяет чётко различать виды, многие из которых свободно вступают в гибридизацию без каких-либо селективных последствий, связанных с её предотвращением (Панов 1989, 1993). Именно здесь биологическая концепция подвергается наиболее сильной и, по-видимому, справедливой критике со стороны филогенетической концепции.

С отрицанием критерия репродуктивной изоляции сторонники биологической концепции вида (БКВ) связывают признание условности (нереальности) вида и потерю теоретического ориентира в различении вида и подвида. Это неизбежно, если устойчивость (во времени) свое-

образия обособившейся формы видеть как прямое следствие нарушения панмиксии с материнской формой. Если же мы понимаем, что феномен репродуктивной изоляции не является непосредственной причиной поддержания стабильности формы и дискретности таксонов, то он автоматически теряет приписываемое ему значение.

Беда биологической концепции вида в том, что вне ссылки на панмиксию и её ограничения она вообще не может объяснить морфологическую устойчивость формы во времени, так как причина этой устойчивости видится целиком вне организма. Между тем, объяснение внутренней устойчивости адаптивной организации является важнейшим требованием к любой теории эволюции (Шишкин 1988).

Таким образом, вопреки исходному утверждению о дискретности видов и самой более чем 200-летней практике таксономии, БКВ неявно признаёт всю ту же неограниченную изменчивость и непрекращаемуюменяемость («текучесть») видов и подвидов, что открыто декларируется в ФКВ. Наконец, вслед за ФКВ, БКВ всё более скатывается в сознании её выразителей от понятия «репродуктивный изолят» к понятию «изолированный генофонд», неизбежно ставя поведение, социальную организацию и экологию вида в прямую зависимость от генетической характеристики составляющих его популяций. Все эти явные и неявные ошибки БКВ идут не от каких-либо особых фактов генетики и эмбриологии, а от скрытых за давностью времён преформистских предубеждений неodarвинизма, где любые различия между формами не мыслятся иначе, нежели в терминах генов, и отсутствует само понятие об устойчивых системных свойствах видовой организации (Шишкин 1988; см. также: Но, Saunders 1979; пролог к: Bruton 1989). Сравнивая трактовку изменчивости и дискретности (постоянства) форм в обеих концепциях, нельзя не видеть, что ФКВ лишь абсолютизировала ложные послышки о «текучести» формы, не столь явные в определениях БКВ, и с высоты «новых» позиций критикует БКВ за стремление сохранить «устаревшие» представления о реальности вида и его подвидов как биологически содержательные (а не только собирательные – взятые по объёму) понятия. Но эти последние, ради которых БКВ упорно защищает критерий репродуктивной изоляции, в конечном счёте, как ни парадоксально, оказываются «пережитками» линнеевской концепции вида, в которой типологическое понимание таксона как динамического архетипа (Любарский 1996) было впоследствии заменено его упрощённым историческим, а затем и попросту генеалогическим пониманием.

В заключение этой главы отметим, что большинство полевых зоологов, практикующих «узко»-морфологический подход в таксономии, на деле не придерживаются никакого объяснения устойчивости формы и дискретности разнообразия. Этот вопрос вообще не ставится. Под ви-

дом просто понимается любая хоть сколько-нибудь морфологически или вокально обособленная на данный момент группа популяций (почти как в ФКВ), но (!) при условии хотя бы частичной формальной симпатрии (как в БКВ). Это чисто бытовой «сортировочный» подход к предметному разнообразию, в котором, бесспорно, есть свой резон (например, при составлении определителей), но и только. Естественно, о реальности вида здесь вопрос не ставится, разделение на вид и подвид — лишь вопрос удобства, а экологическая обособленность рассматривается как само собой разумеющаяся «довеска» к выявленным морфологическим различиям симпатрических форм (раз симпатричны, то должны быть «разведены» по экологическим нишам — по установкам СТЭ).

Примечательно, что именно такой подход (но без экологической подоплёки) широко практиковался в конце XIX столетия, в особенности американскими орнитологами школы Бэрда (Haffer 1992). При этом чисто соревновательный подтекст в стремлении выделить как можно больше новых видов (а не просто формальных единиц разнообразия) был тогда очевиден. Именно этот подход сейчас странным образом именуют типологическим (см. ниже). Впрочем, в типологичности нередко обвиняют и основателей концепции «широкого» географического вида (состоящего из климатических рас), развивавшейся в начале и середине XIX века школой Глогера-Миддендорфа (Там же). Между тем к этому подходу — в практике таксономии — и вернулись в последствии основоположники СТЭ.

Главный вывод из этого краткого экскурса состоит в том, что спор сторонников БКВ и ФКВ вряд ли сам по себе продвинет нас в разрешении вопроса о реальности и критериях вида, так как обе концепции либо вообще не задаются вопросом о причинах устойчивости видоспецифичной организации, либо ищут её во внешних факторах и потому не могут в принципе объяснить природу морфологической целостности и таксономической очерченности видов. В этом смысле обе концепции являются дочерними по отношению к неodarвинизму, к тому же они (особенно ФКВ) недооценивают динамизм процессов социального и экологического обособления популяций у птиц, как и роли активной поведенческой адаптации социумов к местным условиям среды.

В рамках БКВ широко понимаемый «биологический вид» не имеет содержательного морфогенетического значения (ибо не ясно, что определяет устойчивость формы, если принцип репродуктивной изоляции в действительности не универсален для видов) и в то же время он лишён чёткой генеалогической и социально-исторической целостности. В представлениях же ФКВ, как уже говорилось, вопрос об обособленности видовой организации вообще не ставится и сама её реальность нередко отрицается; вид здесь мыслится главным образом как генеалогическая (генетическая) единица. Наконец, в случае тривиальной узкой трак-

товки «морфологического» вида, которой придерживаются многие полевые орнитологи, вид рассматривается как социально-поведенческая и экологическая единица с формальной морфологической маркировкой. Причины устойчивости «маркировки» и обособленности формы так же не ясны, как и в двух основных концепциях, если не считать формальных ссылок на соответствие организации среде обитания (т.е. непрекращаемого процесса отбора со стороны данного средового окружения).

Вероятно, если мы хотим сохранить более или менее непротиворечивое представление о виде как объективно существующей единице разнообразия (а не довольствоваться фикцией «ответвления»), не устраняя при этом внутривидовых категорий, необходимо осознать морфогенетическую реальность (по содержанию понятия) широко трактуемого «биологического вида» и множественность экологических (социально-исторических) «движений» в пределах этой реальности. Другими словами, необходимо признать, что дивергенция популяций у птиц включает два разных таксономически неконгруэнтных аспекта, суть морфогенетический и социально-поведенческий (последний сродни антропогенезу). Рассмотрим оба аспекта проблемы более обстоятельно.

Морфогенез с точки зрения эпигенетика и проблема критерия репродуктивной изоляции

Нетривиальные соотношения генотипа и фенотипа подробно рассматриваются М.А.Шипкиным (1988), осуществившим синтез эпигенетических воззрений Уоддингтона, Шмальгаузена и Гольдшмидта (принципиальные положения и модели эпигенетических воззрений см. также: Waddington 1959; Balon 1983, 1989; Geist 1987, 1989). Ниже я лишь суммирую в виде кратких тезисов те основные положения этого синтеза, которые принципиально важны для понимания вида как основной единицы морфогенетической устойчивости. В контексте этих положений становится очевидным, что, во-первых, репродуктивная изоляция сама по себе не отвечает за таксономическую выраженность изолята, а во-вторых, что социально обособившаяся и активно расселяющаяся популяция может быть никак не маркирована морфологически.

Положение 1. Между генами и готовой формой лежит эмбриогенез (шире – онтогенез). Онтогенез эквивалентен, т.е. канализирован в отношении всех процессов роста и дифференцировки тканей (отклонения же в относительной скорости роста тканей являются источником всех морфологических отличий; см: Bruton 1989). Конечная стадия (взрослый организм) устойчивее, чем пути его осуществления, и само осуществление до определённого порога игнорирует изменения в геномах. Другими словами, адаптивная норма есть выражение особой организации генотипа, в рамках которой геномы варьируют от особи к особи, не нарушая исход развития.

Положение 2. Канализированность, или забуференность индивидуального развития и составляет суть понятия наследственности, определяющей таксономическую выраженность формы. То есть, наследственность не сводится к физической передаче дискретных носителей информации, но является, по определению, сложным интегральным фактором устойчивого осуществления формы в поколениях – несмотря на непрекращающиеся генетические изменения (сравни рис. 1А и 1Б).

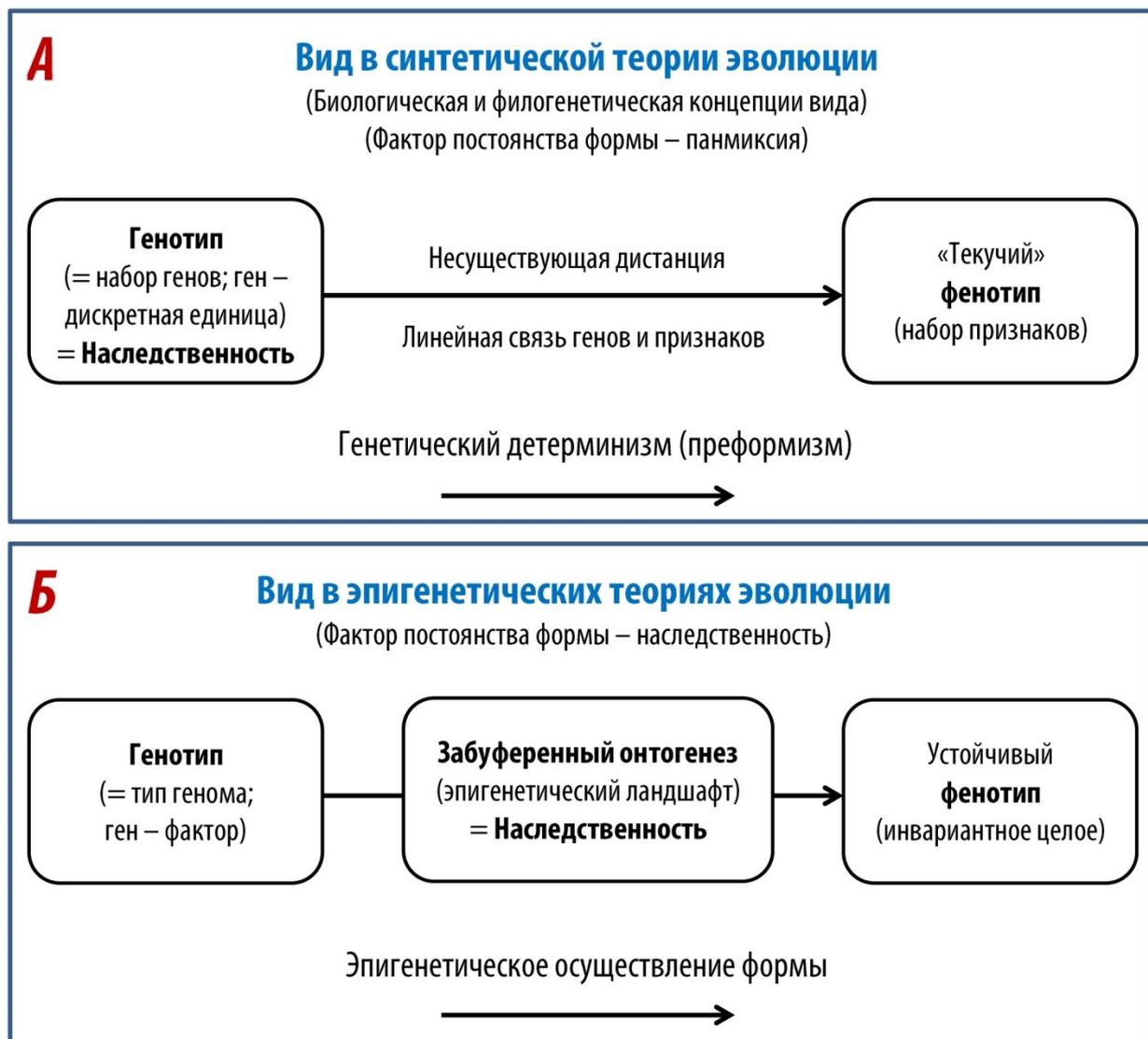


Рис. 1. Представление о наследственности в неodarвинизме (А) и эпигенетических концепциях (Б).
Составлено по тексту: Шишкин 1988.

Устойчивость и есть приспособленность. Именно на морфогенетическую устойчивость, как таковую, а не на соответствие частным характеристикам среды, и направлен отбор (всегда стабилизирующий, другой формы не бывает). Отбор не вызывает отклонение формы (это результат дестабилизации развития), но в случае случившейся дестабилизации перестраивает генотип в сторону повышения устойчивости осуществления нового (уклонившегося) или старого (удержавшегося)

фенотипа. При этом под данный фенотип (новый или старый) подбираются всё новые и новые вариации геномов, воспринимаемые системой развития как несущественные для него (развития) помехи. Для стороннего наблюдателя этот скрытый процесс перестройки генотипа проявляется лишь на уровне изменения нормы аберрационной изменчивости.

Положение 3. Элементарное фенотипическое отклонение (в индивидуальном онтогенезе) – это всегда неспецифическая реакция забуференной системы развития на сверхпороговое «возмущение», в качестве которого может выступать как предельно сильное внешнее воздействие среды (на развивающееся семя, яйцо, личинку), так и резкое изменение геномов у малого изолята. Одно и то же отклонение в фенотипе может быть вызвано разными «возмущающими» факторами, а сам характер отклонения определяется структурой системы развития, главное в которой обще для всего макротаксона (отсюда параллелизмы). Структура системы развития и есть организация генотипа. «Организация» не означает формальный набор дискретных генов в количественном и качественном отношении, но всю динамику развёртывания онтогенеза, включая память системы на типовые внешние условия развития, каковыми являются и окружение эмбриона внутри яйца или матери, а также структура жидкокристаллического матрикса клетки и ядра (Исаева, Преснов 1990). Для образного восприятия такой «организации» используется модель эпигенетического ландшафта Уоддингтона – системы неравноценных дискретных креодов развития.

Данные положения являются твёрдо обоснованными выводами эмбриологии и генетики, фундаментальными в учении об эпигенезе и всех производных эпигенетических теориях эволюции, независимо от того, принимают ли они естественный отбор как возможный фактор перестройки онтогенеза или нет (ср.: Шишкин 1988 и Balon 1983; Geist 1987; Bruton 1989). Объектом эволюции здесь является целостный онтогенез, а не лежащие в его основе дискретные единицы наследования. По удачному образному выражению Ю.М.Оленова (Исаева, Преснов 1990, с. 150), «Гены представляют собой не диктаторов, от которых зависит ход событий, а скорее чиновников, работающих соответственно установившимся традициям».

Именно в положениях о забуференности онтогенеза, внутренней устойчивости и целостности развития заключается кардинальное отличие эпигенетических воззрений от СТЭ, на деле – в своих следствиях (в частности, в отстаивании критерия репродуктивной изоляции) с очевидностью принимающей неизбежность изменения морфологии при изменении индивидуальных геномов и видящей причины повторяемости морфологии исключительно «вне организма» – либо, традиционно, в повторяемости геномов (как следствие панмиксии), либо, в особом

«таксономическом» варианте концепции (Северцов 1988), – в жёстком прессе отбора на соответствие частным параметрам среды обитания (т.е. среда буквально «лепит организм»). Можно сказать, что если неодарвинист наделяет живую организацию неким имманентным стремлением измениться «во что бы то ни стало», то эпигенетик видит обратное: лучшая адаптация – устойчивость (это синонимы), то есть неменяемость «до последнего» на фоне постоянно меняющейся среды. Здесь учение об эпигенезе по существу согласно как с представлениями Дарвина (см.: Шишкин 1988), так и биологов додарвиновского периода (см.: Данилевский 1885). И отсюда же ясно, в чём смысл прогрессивного повышения уровней организации, и какие блестящие перспективы устойчивости морфологического субстрата по отношению к текущим изменениям среды обитания дала высшим позвоночным высоко развитая «перцептивная» психика.

Применительно к вопросам, выдвинутым в статье, необходимо подчеркнуть два частных момента, вытекающих из учения об эпигенезе и его фактической базы.

Во-первых, непосредственное сильное, сверхпороговое воздействие среды на систему развития (например, холодовой стресс, повышенная влажность, затенённость и т.д.) наиболее характерно для организмов с «открытым» эмбриогенезом (растения, беспозвоночные, рыбы, земноводные). Для организмов с «закрытым», сильно стабилизированным эмбриогенезом (высшие позвоночные, особенно теплокровные) основным возмущающим сбалансированное развитие воздействием будет резкое изменение генофонда (своего рода эффект инбридинга в поколениях), провоцируемое, в свою очередь, социальным обособлением группировки. Поэтому, собственно, ведущая роль географической изоляции в возникновении околотовидового разнообразия и выявляется у птиц с такой очевидностью. Причём дивергируют малые изоляты зачастую в принципиально одинаковых (учитывая совершенство гомеостатических механизмов у птиц) средовых условиях, например, на островах одного и того же тропического архипелага. Любые объяснения средового удержания дискретности вида (его особого фенотипа) и с неизбежностью вытекающее из них положение о значительной стабильности границ видовых ареалов (Северцов 1988) неприемлемы в отношении класса птиц (см.: Михайлов 1997). Рассматриваемый фактор можно было бы назвать «дрейфом генов», но лишь как начальное условие (возмущающее воздействие), а не как, собственно, движитель дивергенции, как это понимается в СТЭ. Резкое отклонение в генофонде может спровоцировать дестабилизацию (и как возможный результат – немотивированное средой вымирание изолята), а может и не спровоцировать. Всё зависит от степени забуференности эпигенетического ландшафта, различающейся у разных макротаксонов, почему, в

частности, есть легко и плохо дивергирующие рода и семейства.

Во-вторых, как уже говорилось, скрытые изменения в эпигенетическом ландшафте могут проявиться «на выходе» системы развития только на уровне аберрационной изменчивости, никак не отражаясь в нормальном фенотипе, с которым в подавляющем числе случаев и работает таксономист. Даже в случае кратковременной дестабилизации и повышении полиморфизма в популяции (процесс этот хорошо документирован и подробно рассматривается в теории эпигенеза; Шишкин 1988) конечным результатом может быть старая фенотипическая норма. На этом факте не заостряется внимание в указанной работе, поскольку в ней решаются другие задачи, но он прямо вытекает из всего учения об эпигенезе и помехоустойчивости развития. Для нас этот факт важен в плане обсуждаемой выше принципиальной неполноты околотовидовой таксономии. Удержание фенотипа в поколениях или «возвращение» к нему (после периода дестабилизации) условно назовём эпигенетической релаксацией*. Такая релаксация, естественно, и возможна только в силу существования той огромной дистанции между генами и фенотипом (всего онтогенеза), которую проигнорировали основатели СТЭ.

В процессуальном аспекте релаксация связана с постепенным углублением – в поколениях – ранее незадействованных креодов типового (для вида) онтогенеза, за счёт чего погашаются или компенсируются негативные эффекты исходного возмущающего воздействия и тем самым «на выходе» системы удерживается (заново стабилизируется) всё тот же конечный результат развития, т.е. старый нормальный фенотип. Другое дело, что и неотражённая в фенотипе перестройка эпигенетического ландшафта представляет собой некое морфогенетическое событие (нейтральное по отношению к данной среде обитания), поскольку является уже иной (изменённой) платформой для непредсказуемых «ответов» системы развития в ещё не наступившее историческое время – при возможной будущей изоляции или глобальном изменении типовой среды обитания.

Итак, подытоживая: с точки зрения эпигенетика, хороший вид – это то, что устойчиво по определению. Это конечное проявление архетипа макротаксона (для вида – рода и т.д.), как квинтэссенции индивидуальной биологической организации (см. выше). Устойчивость заключается в системных свойствах организации онтогенеза и не нуждается в дополнительных объяснениях в терминах генов, панмиксии и т.д., а для птиц – и в частных параметрах среды обитания. Резкое ограничение генофонда – лишь одно из воздействий, которое может спровоцировать «возмущение» системы развития и вызвать (в поколе-

* У М.А.Шишкина (1988) этот термин используется в другом смысле – как факт удержания фенотипа (например, при классической мутации) в индивидуальном онтогенезе.

ниях) неспецифическую реакцию – отклонение в нормальном фенотипе у малого изолята. Это отклонение проявляется на уровне второстепенных (по отношению к внутреннему умвельту) признаков, выступающих в качестве побочных «шумов» эпигенетической релаксации системы развития в отношении важнейших системных свойств организма – механизмов гомеостатической регуляции (иммунологии, «энергетики», кальциевого и кератинового обмена и т.д.). Соответственно, в подавляющем числе случаев эти признаки никак не связаны с приспособлением к конкретному средовому окружению, которое может ничем не отличаться у двух дивергирующих изолятов.

Геномно-хромосомная репродуктивная изоляция сама по себе также не имеет приспособительного значения и возникает как побочный продукт дивергентного отклонения – через стабилизирующий отбор целостных онтогенезов на альтернативные одинаково «нормальные» типы организации системы развития у разных изолятов – в том числе при одном и том же возмущающем воздействии. В этом смысле репродуктивная изоляция есть случайный результат длительной дивергенции изолятов. Её особое «ограничивающее» предназначение лишено смысла, так как то, что стабильно («хороший» морфогенетический вид), стабильно и в скрещивании. Типовой онтогенез не растворяется при гибридизации, а со временем приобретает ещё бóльшую помехоустойчивость осуществления, вбирая в норму осуществления всё новые и новые геномы, чему, однако, предшествует стадия гибридогенного полиморфизма, связанная с временной дестабилизацией «крыши» типового эпигенетического ландшафта. Рано или поздно более устойчивый фенотип побеждает, и происходит возвращение к старой фенотипической норме проявления или оба исходных фенотипа вновь проявляются в поколениях с нарастающей частотой (хорошие примеры у птиц – луговые тетерева рода *Tympanuchus* и близкие виды древесниц рода *Verimivora*; см.: Панов 1989). Примечательно, что, как показывают имитационные компьютерные модели (Грабовский 1995), в центре зоны гибридизации любой «чистый» фенотип одного из исходных видов обязательно будет иметь гибридогенное происхождение.

Социальная репродуктивная изоляция здесь вообще не может приниматься во внимание. Её неустойчивость у птиц – без каких-либо селективных последствий – убедительно проиллюстрирована А.С.Рубцовым (1996). Многие популяции, которые сейчас не гибридизируют, уже через десяток лет могут вступить в активную гибридизацию (примеры см.: Панов 1989, 1993). Особенно часто это возникает при взаимном расселении видов и провоцируется опять же социально-психологическими причинами, например, низкой численностью обоих видов в районе их встречи и изменением стереотипов опознания ситуации (см.: Михайлов 1992) в новом окружении. Эти явления представляют собой иной

(социальный) план истории популяций и могут быть многократно обратимыми. Социальная изоляция также не имеет какого-то особого адаптивного значения и является случайным последствием сложного исторического «движения» популяций (изолятов на какой-то стадии) в ландшафтно-географическом пространстве. Это ещё одно неизбежное следствие высоко развитой психики у таких организмов как птицы. В противном случае не только расы, но и множество этнических групп (с чёткими антропологическими отличиями) у человека, бывших изолированными в течение многих столетий, должны рассматриваться как разные виды.

Устойчивый онтогенез и вид как конечное проявление архетипа

Учение об эпигенезе возвращает нас к типологической концепции вида, придавая ей глубоко биологический смысл. Повторимся, что «хороший» вид здесь – синоним устойчивости; по содержанию – забуференный типовой онтогенез, устойчиво воспроизводимый на широком поле вариаций геномов (Шишкин 1988). Меняемость – вынужденная реакция на запороговые возмущения системы развития. Типовой онтогенез, или особый эпигенетический ландшафт, как раз и соответствует понятию архетипа, т.е. вид, по содержанию, – это конечное устойчивое проявление архетипических свойств организма. Архетип – не усреднённый образец, но инвариант осуществления (Любарский 1996, с. 44-45). Это закон возможных преобразований данной конструкции, аналогом чего является смысловой образ класса объектов – инвариантная структура нашего сознания. Судить о типовом онтогенезе (организации генотипа), мы можем только по фенотипу. Формальные статистические оценки генетического родства по ДНК или молекулярным признакам говорят об этой организации не больше, чем сравнение смыслов двух текстов по их рассыпанным типографским наборам.

Устоявшееся упрощенческое понимание архетипа в СТЭ – как схематичного шаблона или образца, приводит к досадным недоразумениям. Так, в статье А.С.Рубцова (1996) типологический вид приравнивается морфологическому виду в тривиальном, обиходном смысле этого слова. Ясно, что такое понимание не имеет отношения к собственно типологической концепции вида у Линнея (Любарский 1996). В результате А.С.Рубцов приходит к неожиданной трактовке ФКВ (Craicraft 1983) как неотипологической концепции и заключению о том, что проблема реальности вида вообще не ставится в таковой (Рубцов 1996, с. 751). Действительно, эта проблема не ставится в филогенетической концепции вида, вырастающей из биологической концепции вида столь же последовательно, как кладизм вырастает из геккелевской филогении (Любарский 1991), но является фундаментальной в традиции ти-

пологических концепций (Любарский 1996). Здесь важно подчеркнуть, что подвид – это далеко не всегда этап видообразования [в частности, такую позицию разделял и Майр (1968, с. 281)], т.е. подвидовая дивергенция не обязательно является центробежной и морфологические отличия подвидов чаще носят характер нормированных «колебаний» в пределах нормы эволюционно заданного типологического вида (архетипа). Эти «колебания» есть ничто иное, как локальные неоднородности, или флуктуации однородного состояния самоорганизующихся структур (живых объектов), о которых пишет В.И.Грабовский (1989). Как отмечает этот автор, подобные флуктуации присущи всем реальным объектам природы, что, в частности, неоднократно подтверждалось компьютерным моделированием. Иногда эти «колебания» чётко дискретны (серия аллопатрических изолятов), а иногда образуют непрерывный ряд (клинальная изменчивость). Центробежность, т.е. выход формы за пределы типового онтогенеза морфогенетического вида – с приобретением такой же устойчивости в осуществлении новой фенотипической нормы – явление гораздо более редкое.

Социально-исторический смысл подвидов как эковидов

Теперь разберём второй аспект проблемы. Очевидным фактом является то, что социальная, поведенческая и экологическая дифференциация популяций у птиц на порядок опережает морфологическую. Существует большое число социально и экологически самобытных географических популяций, которые имеют не менее самостоятельную историю, чем «хорошие» майровские виды. Морфологически эти популяции не маркированы или маркированы крайне слабо, так что различать их в природе невозможно или очень трудно. Но экологически, по установкам синтетической теории эволюции, это «хорошие» подвиды и виды (эковиды). Вопрос о репродуктивной изоляции таких эковидов обычно не ставится, но при специальных исследованиях социально поддерживаемая изоляция выявляется даже у так называемых синантропных экоморф (например, вяхиря *Columba palumbus*, чёрного дрозда *Turdus merula*, большой синицы *Parus major*), которые в географическом отношении симпатричны с «дикими» экоморфами того же вида. Есть все основания полагать, что социально поддерживаемая репродуктивная изоляция экологических рас (т.е. заведомо на довидовом уровне обособления популяций) – обычное явление у птиц. Главным доводом в пользу этого является тот факт, что и у «хороших», надёжно различающихся (нами) видов и подвидов разделение на «своих» и «чужих» основывается преимущественно не на морфологии, а на функционально значимых различиях в ситуационном поведении и вокализации (Панов 1983). Жёстко релизерное значение морфологических признаков скорее исключение, чем правило. На это, в свою очередь,

однозначно указывает лёгкое преодоление репродуктивных барьеров при содержании птиц в неволе.

Обособление малого изолята как эковида является местным адаптивным процессом. Приспособление к данной среде обитания заключается в оптимизации бюджетов времени и энергии через изменение микростациональных, биотопических, кормовых и других предпочтений в заданных «базовой» морфологией (на уровне морфогенетического вида) пределах (Михайлов 1997). Механизмом этого приспособления оказывается активная коррекция поведения, в первую очередь ориентировочно-поискового, на уровне особи и социума (см: Михайлов 1992). Такое поведенческое обособление группировки сопровождается её социальным обособлением, так как неизбежно накапливаются отклонения в ситуационно-значимом поведении и диалектах, предопределяющие различия в успешном образовании пар и продолжении рода при встрече «чужих» и «своих» особей.

Длительная социальная изоляция может спровоцировать морфологическое отклонение, а может и не спровоцировать (см. ниже об эпигенетической релаксации). Это зависит от морфогенетической конституции таксона, т.е. степени устойчивости, забуференности системы индивидуального развития в пределах данного типа онтогенеза. К тому же, на этом уровне и в отношении к местным условиям среды, морфологическая обособленность изолята – лишь формальная маркировка самого факта изоляции («шумь» релаксации при попытках системы скомпенсировать возмущение на уровне важных гомеостатических систем), если, конечно, не принимать во внимание многие надуманные объяснения внешне приспособительной роли видовых и подвиговых отличий у птиц, которые отрицались большинством зоологов до триумфа СТЭ в 1940-1960-х годах (см. введение в: Lack 1971).

Особо подчеркну, что изолированные популяции могут приобретать невидимые нам врождённые отклонения в психической организации особей (реактивность психики, цветовые предпочтения, другие «настройки» слухового и зрительного рецепторов и т.д.), которые углубляют и предопределяют дальнейшие варианты социально-поведенческого обособления группировки. На одной и той же основе (одних и тех же параметрах психики) у разных социальных популяций-изолятов может развиваться разный спектр поведенческих реакций на окружение (через импринтинг, подражание, научение). Эти особые социальные традиции могут способствовать и достаточно долго поддерживать социальную изоляцию группировок, приводя в конечном счёте к более серьёзным (маркировочно-морфологическим и психическим) изменениям популяций-изолятов.

Таким образом, эволюционная история популяций у птиц выявляется как результат сложного наложения чисто морфогенетических

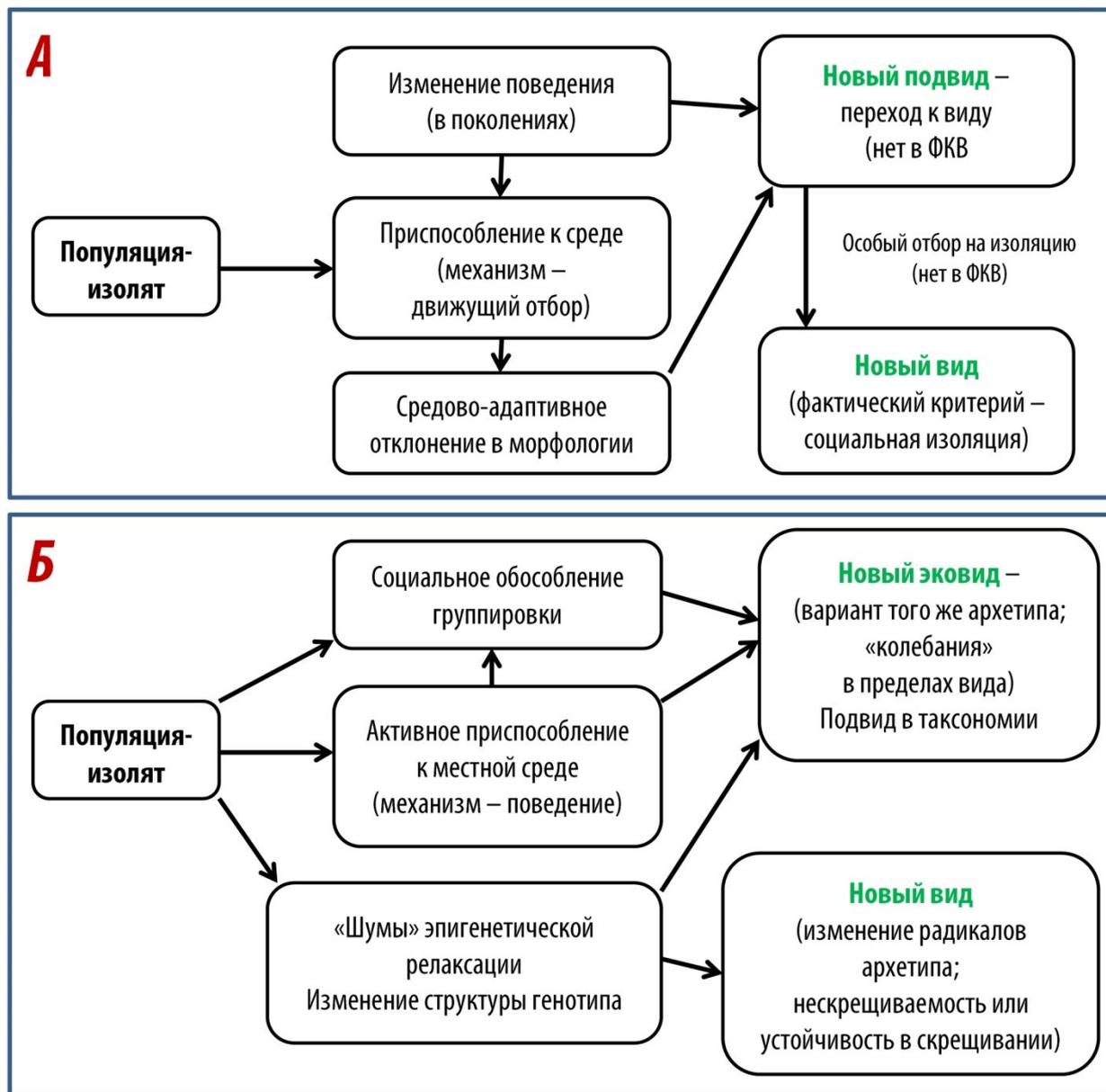


Рис. 2. Морфологическая дивергенция и приспособление к среде у птиц: *А* – в синтетической теории эволюции (биологическая и филогенетическая концепции вида), *Б* – с учётом факторов социо-экогенеза.

(эволюционных) и социально-поведенческих (исторических) процессов. В самом общем смысле социально-поведенческие характеристики также являются продуктом эволюции эпигенеза, а высоко развитая психика – той удерживаемой «крышей» индивидуального развития, под защитой которой допускаются всевозможные морфологические отклонения – «шумы» релаксации малых изолятов, которые с успехом компенсируются через приспособительное поведение. Однако операциональные механизмы, определяющие процессы собственно морфогенеза и социогенеза, глубоко различны; соответственно различны скорости и направления этих процессов. Если у низших организмов социогенезом можно пренебречь, так как нет ещё определяющего его субстрата (высоко развитой психики), то у высших позвоночных – птиц и млекопитающих, по крайней мере – он уже сравним с антропогенезом и приоб-

ретает решающее значение для понимания их географического и ландшафтного экогенеза, то есть процессов приспособления к местной среде обитания и формирования региональных и ландшафтных орнитокомплексов (сравни рис. 2А и 2Б).

Здесь мы приходим к одному важному заключению. Из-за неконгруэнтности морфологических и эколого-поведенческих процессов большое число реальных – по экологическим установкам синтетической теории эволюции – исторически самобытных единиц разнообразия (подвидов в БКВ, по крайней мере) не попадает в систему таксонов. Внутривидовая таксономия у птиц оказывается существенно неполной в её историческом и экологическом подтексте и искусственно морфологизированной. В общем это хорошо известно апологетам БКВ, которые не отрицают факт неопределённости границ, по которым одни популяции приобретают статус подвида, а другие нет (Snow 1997). Однако выход не в том, чтобы перенести эту неполноту на видовой уровень (к чему неизбежно приходит ФКВ), а в разработке концепции экотида и его критериев в рамках устойчивой решётки типологических (морфогенетических) видов.

Дополнительность понятий
«линнеевского» (морфогенетического)
и «майровского» (биологического) видов

Вероятно, многие орнитологи согласятся со Сноу (Snow 1997), что в целом, несмотря на многие недостатки, тот практический подход к околовидовой таксономии, который был принят в биологической концепции вида (подразделение на виды и подвиды, попытки разнообразной классификации подвидов), гораздо более удовлетворителен, чем тот, который предлагает филогенетическая концепция вида. Стабильность морфологии таксона низкого ранга имеет эвристический приоритет для зоологов над его генетической «текучестью», так как экология (соприкосновение морфологии со средой через поведение) имеет отношение именно к законченному онтогенезу, а не к геному. Геном сам по себе не несёт очевидной экологической маркировки.

Однако чтобы успешно противостоять обвинениям сторонников ФКВ в теоретической несостоятельности «широко» трактуемого вида, БКВ в первую очередь следует избавиться в теории от общих с ФКВ преформистских установок неodarвинизма [и в этом нельзя не согласиться с А.С.Рубцовым (1996)], а в частности признать, что единственной объективной характеристикой вида является свойственный ему тип онтогенетического развития. Последний описывается лишь по своим системным параметрам (пространству возможностей видоспецифического реагирования) и не может быть сведён к конкретному набору наследственных единиц. Во-вторых, при осмыслении околовидового разнооб-

разия необходимо обратить, наконец, внимание на серьёзную роль гибких социально-поведенческих процессов в ландшафтно-экологической истории популяций у птиц.

Следует окончательно признать, что никакого специального отбора на репродуктивную изоляцию не существует (подбор фактической аргументации см.: Панов, 1989, 1993; Рубцов 1996), а главное, что в нём нет необходимости для объяснения стабильности и дискретности формы. Та фактическая изоляция, которая документирована в зонах симпатрии, в подавляющем большинстве случаев носит сугубо социальный характер и принципиально обратима. Как отмечалось выше, такая изоляция отражает исторически случайные пути сложного и разнообразного социо-экогенеза популяций у птиц, а не особый отбор на сохранение адаптивных генных комплексов. Не вызывает сомнений, что не менее социально изолированы (в перспективе встречи) многие сегодняшние аллопатричные подвиды, а также часто нераспознаваемые нами экологические расы; в то же время нередко оказываются совсем «незащищёнными» от активной гибридизации хорошие аллопатрические виды (см. примеры пагубной интродукции видов: Панов 1993).

Уровень макротаксономии (отражает прежде всего исследовательский интерес к эволюции морфогенеза, остальное используется лишь как фон) мог бы заканчиваться «широким» морфогенетическим, или типологическим видом, то есть конечным устойчивым (в том числе в скрещивании) проявлением архетипа. Это эволюционно-теоретическое понятие, призванное отобразить в системе, как несущем определённую информацию языке, сам факт устойчивости и дискретности морфогенеза, чем бы он ни вызывался. Но поскольку типовая морфология используется птицей как «матрица» в выборе оптимальных вариантов социально-поведенческого освоения ландшафта и биотопа, то типологический вид представляет собой и вполне объективную категорию по отношению ко всем охватываемым им социально-экологическим подразделениям.

Такой типологический вид и есть «естественный морфологический вид» («Formenkreis» – «круг форм») Отто Клейншмидта (Otto Kleinschmidt, 1870-1954), который послужил Реншу, Штреземанну и Майру, прообразом «биологического вида» (Haffer 1992). Не могу судить, насколько буквально креационистскими были взгляды Клейншмидта на природу «Formenkreis» (Хаффер, как и многие неodarвинисты, похоже, под всякой типологией понимает креационизм, а тип трактует как «шаблон» или «образец»), но популяционное мышление напрочь лишило «Formenkreis» морфогенетического содержания «устойчивой формы», наполнив его исключительно репродуктивно-генеалогическим содержанием, что и привело концепцию биологического вида к сегодняшнему кризису.

По объёму понятия типологический вид может совпадать как с «кругом форм», так и с его «секторами» (Rassenkreis Ренша – Haffer 1992), т.е. с наиболее твёрдыми «биологическими видами» и, возможно, некоторыми надвидами в БКВ. Это, собственно, должен определить морфологический анализ по уровням меронов (а не просто морфологическая сортировка разнообразия по «сумме отличий»), в рамках решения задачи объективизации ранга макротаксонов (Любарский 1996). Объективной характеристикой вида является свойственный ему тип онтогенетического развития, а его практическим критерием должна быть морфология на уровне консервативных, эквифинальных структур – как, например, скелет. В этом отношении вид ничем принципиально не отличается от рода; чёткое разграничение вида, подрода и рода – задача мерономического анализа или, в альтернативе, – простого сортировочного удобства с учётом географического подтекста.

Собственно уровень микротаксономии (отражает прежде всего исследовательский интерес к социо-экогенезу популяций) мог бы начинаться «биологическим» или, точнее, «зоогеографическим» видом (см.: Панов 1993), которые представляют собой как бы проекцию типологического вида на социально-экологическую и географическую плоскость эволюционной истории. «Типологический» и «биологический» («зоогеографический») виды относятся друг к другу как одно и то же понятие, взятое соответственно по внутреннему содержанию (механизму реализации) и по объёму (в наборе подчинённых единиц), что и отражено в двух разных терминах. Второй имеет собирательное значение, посредством которого мыслится группа географических и экологических популяций с разной самостоятельной историей и, как правило, социально репродуктивно изолированных, но маркированных общей для них морфологией на уровне консервативных структур – радикалов типологического вида. Морфологические отличия внутривидовых подразделений недостаточно стабилизированы (полиморфизм – свойство популяции; типологическому виду свойственна инвариантность архетипа) и легко теряются при гибридизации. Подвиды легко возникают и исчезают в рамках видового архетипа (так же как сорта и породы). Появление нового типологического вида – гораздо более редкое явление.

Экологические, социально-поведенческие и географические характеристики образуют главное содержание подразделений внутри типологического вида – по смыслу выделения их как связанных общей историей популяций. Строгие диагнозы, синхронизированные по одним и тем же меронам, здесь вряд ли целесообразны, а выделение кластеров подвидов скорее должно отображать географическую и экологическую структуру типологического вида, чем весьма спекулятивную на этом уровне их генеалогическую дихотомию. Морфологические отличия здесь второстепенны, а социально-поведенческие (система брач-

ных отношений и вокализация; кормовые, биотопические и микроста-
циальные предпочтения) и эколого-зоогеографические (фенология пе-
ремещения и размножения, пути пролёта и места зимовок) первосте-
пенны. В силу неприемлемости феномена социальной репродуктивной
изоляции в качестве видового критерия (см. ниже), вероятно, следует
отказаться от той излишне дробной и запутанной классификации под-
видовых единиц в БКВ, которая основана на чисто условной (Панов
1993) шкале гибридизации (10%, 11-95%, более 95%), а в силу высокой
подвижности популяций птиц в ландшафтно-географическом прост-
ранстве – от дробной классификации по степени перекрывания ареа-
лов, подразумевающей их (ареалов) значительную историческую ста-
бильность. Конечно, грубые градации, такие как аллопатрия, симпат-
рия и парапатрия, всегда останутся полезными.

Смысловой акцент в изучении структуры вида у птиц должен быть
перенесён с морфологии на географию, экологию и этологию. Посколь-
ку понятие подвида в БКВ изначально перегружено преформистской
идеологией («будущий вид», частично обособленный генофонд, непол-
ная репродуктивная изоляция и т.д.), главным – более точным и ла-
бильным лексическим инструментом при анализе ландшафтно-биото-
пической истории популяций могла бы быть категория эковида, как
группы популяций с чётким экологическим или хотя бы социально-
поведенческим своеобразием. Подвид мог бы быть сохранён как чисто
номинальная, таксономическая категория. По объёму понятия эковид
также не всегда совпадает с подвидом в БКВ: иногда он понимается
более узко (например, синантропная экоморфа), иногда более широко,
соответствуя видам (в дробных системах) с несколькими малыми гео-
графическими изолятами. Эковиды могут быть как аллопатричны (то-
гда по объёму популяционных единиц эковид совпадает с географиче-
ской расой), так и симпатричны – если они приобрели социальную
обособленность и активно расселяются. Как уже говорилось, эта обосо-
бленность может быть кратковременной (десятилетия-столетия) и со-
всем не обязательно ведёт к видообразованию. Система кластеров эко-
видов является развёрнутым социо-поведенческим, экологическим и
зоогеографическим описанием типологического по содержанию вида и,
в частности, имеет принципиальное значение для разработки регио-
нальных красных книг и стратегии природоохранной практики.

Полевая диагностика эковидов, как правило, основывается на во-
кализации, поведении, биотопии и «географии». Морфологические от-
личия разных эковидов (обычно – морфометрия и окраска оперения)
могут иметь разную выраженность, вплоть до их полного отсутствия, а
оценка степени этих отличий настолько субъективна, насколько она
тривиально зависит от психологии обыденного (художественного) вос-
приятия цвета, размеров и формы. Степень этих различий может не

иметь никакого значения для самих птиц и ни в коей мере не отражать время обособления популяции (см: Панов 1993). В социально-историческом аспекте это чисто внешняя маркировка, облегчающая работу с эковидом в полевых условиях. Ещё раз подчеркнём, что эковиды могут быть совсем не маркированы морфологически (классические экологические расы), так же как географические расы могут быть не маркированы экологически, т.е. не выявляться в качестве чётких эковидов. Вероятно, первейшая задача экологической инвентаризации внутривидового разнообразия и состоит в выявлении того, какие расы и узко трактуемые виды не выявляются чётко как эковиды, и для каких родов и семейств это наиболее характерно. Получение такой информации позволит лучше понять соотношение морфогенеза и социо-экогенеза у птиц в целом и по разным семействам.

Нельзя не заметить, что две категории исторически обособленных форм (популяций и их групп) оказываются «проблематичными видами» (полувидами) в БКВ. С одной стороны, это выраженные эковиды с очень слабой морфологической маркировкой (выявляются, в основном, по песне и позывкам; к примеру, многие пеночки *Phylloscopus* и сверчки *Locustella*), с другой, – экологически не обособленные, но частично симпатричные географические расы с чёткой (хотя и слабой) морфологической маркировкой. К примеру, остаётся проблематичной экологическая валидность западной *Branta bernicla* и американской *B. nigricans* чёрных казарок, как и чернозобой *Gavia arctica* и белошейной *G. pacifica* гагар. Как и во многих других случаях, слабым морфологическим отличиям рас здесь придаётся видовой статус по факту наличия социальной изоляции, проявившей себя при наступлении частичной симпатрии в определённый период исторического времени. С одной стороны, у сотен и тысяч не менее хорошо различимых рас социально-поведенческая обособленность просто не выявлена (поскольку они аллопатричны); с другой стороны, как уже неоднократно говорилось выше, такая же обособленность обнаружена у ряда синантропных экоморф, которых никто не рассматривает в качестве видов.

Особый статус таких форм можно было бы номенклатурно подчеркнуть заключением центрального имени эковида или географической расы в скобки, как это удачно сделано в списке птиц мира Сибли и Монро (Sibley, Monroe 1990). Практика показывает, что при формальном сохранении «подвидового» статуса и через это – чёткого обозначения своей кластерной принадлежности к определённому «кругу форм», такой эковид или раса психологически воспринимается как особый вид. Этот чисто внешний приём вполне удовлетворяет тех, кто не задумывается о морфогенетической сущности вида (проблемы устойчивости и дискретности формы) и психологически предрасположен считать видом любой эковид и любые две частично контактирующие

географические расы. Кроме экологических рас (основа категории эко-вида), существуют и другие морфологически немаркированные экологические единицы, социально-историческая обособленность и пространственная целостность которых не ясна. Прежде всего, это так называемые синантропные экоморфы, многие из которых, вероятно, социально обособлены и по механизмам своего возникновения ничем не отличаются от классических экологических рас. Здесь нужно помнить, что одно из существенных врождённых различий, а именно в организации психики, остаётся для нас, как правило, незаметным. Классический пример – чёрный дрозд *Turdus merula*. Синантропные и «дикие» популяции социально обособлены. Морфологических различий выявить не удаётся, но выявляются чёткие различия (неадекватное ситуационное поведение) при психологическом тестировании особей обеих экоморф (Walasz 1990).

Более проблематичны «экологические расы» кукушек, «микростациональные экоморфы», вокальные (по диалектам) «морфы» и «автохтонные ценопопуляции». В большинстве случаев не ясно, идёт ли речь о дискретной индивидуальной изменчивости (и тогда – какова её природа?), временно возникающих социальных традициях или сложном пространственном распределении симпатричных, но исторически самобытных и социально изолированных на данный момент экотипов. Сам факт наличия видов-двойников и непрекращающееся увеличение их числа (береговые ласточки *Riparia*, воронки *Delichon*, сверчки *Locustella*, пеночки *Phylloscopus*), как и множество частично симпатричных и фенотипически дискретных, но всё ещё подвидов (в БКВ), показывает, что последнее предположение совсем не столь неправдоподобно, как это может показаться на первый взгляд. Остаётся лишь посоветовать вслед за Майром (1968, с. 287), что «изучением экологических рас у животных до сих пор странным образом пренебрегают».

Заключение

Как справедливо указывает Е.Н.Панов (1993), достичь полного взаимопонимания в подходах к околотовидовой таксономической терминологии не удастся по чисто психологическим причинам. Вид как теоретическая установка никогда не вытеснит в сознании биолога, как человека, его (вида) чисто обиходно-психологическое, в частности натуралистическое восприятие. В обиходном значении вид, как смысловой образ, есть некая оптимальная точка отсчёта в индивидуальном восприятии предметного разнообразия по разным шкалам «больших» и «меньших» различий. Эти точки отсчёта всегда будут различаться у специалистов разных профилей (например, у полевого эколога, теоретика зоогеографа и кабинетного морфолога) вопреки всем логическим и эволюционно значимым аргументам. Чёткие визуальные различия

всегда субъективно будут восприниматься как более весомые в сравнении с акустическими, а явные различия в цвете (при том же узоре окраски), позволяющие без труда распознавать эковид в природе, будут вызывать интуитивное желание поднять его статус до видового, хотя с эволюционной точки зрения никаких принципиальных различий между хорошо и плохо распознаваемыми по окраске эковидами и расами может и не быть. В частности, полевые зоологи всегда тяготеют к максимально дробной классификации видов (по меньшей мере для «своего» региона и «своей» группы) и это тяготение, как правило, и предопределяет их приверженность к той или иной концепции вида, вне всякой зависимости от её логичности, эвристичности и т.д. Следовательно, определённая мера условности и конвенциональности при разработке формальной околотовидовой системы неизбежна.

Я отдаю себе отчёт в том, что категория «широкого» типологического вида вряд ли войдёт в таксономической обиход, хотя бы потому, что она требует выполнения программы мерономического анализа морфологии, в частности скелета. Таксономией же рецентных видов по признакам скелета, переадресовывая слова Майра, у нас тоже «странным образом пренебрегают». Выделение видов и даже родов обычно строится на эклектичном суммировании данных внешней морфологии, генетики, экологии и этологии безотносительно к проблеме конгруэнтности-неконгруэнтности этих аспектов биологии организма в процессе дивергенции популяций. Однако сама идея типологического вида как осмысленной морфогенетической категории могла бы удержать видовую таксономию от того дробления, на который уводят её апологеты ФКВ. Сейчас полевые орнитологи и любители наблюдать птиц всё более обращают внимание на детали вокализации, поведения, социальной организации и биотопических предпочтений (т.е. идёт непреднамеренная инвентаризация эковидов), однако вне понимания реальности типологического вида и без разработки типификации и классификации социо-экологических единиц эта детальная инвентаризация, как справедливо опасается Коллар (Collar 1997), неизбежно скатится к произвольной трактовке всякого выявляемого разнообразия как видового, что приведёт к необозримому хаосу и практическому развалу системы как организованного языка восприятия действительности.

Детальная генетическая, экологическая, географическая и этологическая инвентаризация исторического многообразия популяций могла бы идти в параллельных плоскостях «подвидового» пространства, не ломая базовую решётку хотя бы грубо очерченных морфогенетических видов. И эта инвентаризация (особенно в отношении к социо-экогенезу популяций) должна быть свободна от противоречивых мировоззренческих предустановок макроэволюционных теорий. Языки макро- и микротаксономии дополнительны друг к другу в не меньшей степе-

ни, чем языки филогенеза и филоценогенеза (Любарский 1996), отражают разные исходные познавательные установки и обслуживают решение разных исследовательских задач в процессе познания биологического разнообразия и его изменения во времени.

Автор признателен М.А.Шишкину за критические замечания при обсуждении рукописи. Статья подготовлена при поддержке грантов РФФИ N96-04-50822 и 96-15-98069

Литература

- Грабовский В.И. 1989. Самоорганизация биосоциальных систем // *Поведение животных и человека: сходство и различия*. Пуцино: 187-204.
- Данилевский Н.Я. 1885. *Дарвинизм (критическое исследование)*. СПб., 1: 1-519.
- Исаева В.В., Преснов Е.В. 1990. *Топологическое строение морфогенетических полей*. М.: 1-255.
- Любарский Г.Ю. 1991. Изменение представлений о типологическом универсуме в западно-европейской науке // *Журн. общ. биол.* **52**, 3: 319-333.
- Любарский Г.Ю. 1996. *Архетип, стиль и ранг в биологической систематике*. М.: 1-434.
- Любищев А.А. 1982. *Проблемы формы, систематики и эволюции организмов*. М.: 1-278.
- Майр Э. 1968. *Зоологический вид и эволюция*. М.: 1-597.
- Михайлов К.Е. 1992. Оpozнание ситуаций и пусковые механизмы расселения у птиц // *Современная орнитология—1991*. М.: 5-21.
- Михайлов К.Е. 1997. Социо-поведенческий подход к пониманию структуры и истории вида у птиц (основные положения и ближайшие следствия) // *Рус. орнитол. журн.* **6** (28): 6-13.
- Панов Е.Н. 1983. *Поведение животных и этологическая структура популяций*. М.: 1-423.
- Панов Е.Н. 1989. *Гибридизация и этологическая изоляция у птиц*. М.: 1-512.
- Панов Е.Н. 1993. Граница вида и гибридизация у птиц // *Гибридизация и проблема вида у позвоночных*. М.: 53-96 (Сб. тр. Зоомузея Моск. ун-та. Т.30).
- Рубцов А.С. 1996. Биологическая концепция вида в орнитологии: анализ теоретических основ // *Журн. общ. биол.* **57**, 6: 747-759.
- Северцов А.С. 1988. Современные концепции вида // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **93**, 6: 3-14.
- Шишкин М.А. 1988. Эволюция как эпигенетический процесс // *Современная палеонтология*. М., **2**: 142-169.
- Bruton M.N. (ed.) 1989. *Alternative Life-History Styles of Animals*. Dordrecht; Boston; London: 1-616.
- Amadon D., Short L.L. 1992. Taxonomy of lower categories – suggested guidelines // *Bull. Brit. Ornithol. Club* **112A**: 11-38.
- Balon E.K. 1983. Epigenetic mechanisms: reflections on evolutionary processes // *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* **40**, 11: 2047-2058.
- Balon E.K. 1989. The epigenetic mechanisms of bifurcation and alternative life-history styles // *Alternative Life-History Styles of Animals*. Dordrecht; Boston; London: 468-500.
- Cheke R.A., Snow D.W. (eds.). 1997. Avian taxonomy from Linneus to DNA // *Bull. Brit. Ornithol. Club* **117** (2): 81-152.
- Collar N.J. 1997. Taxonomy and conservation: chicken and egg // *Bull. Brit. Ornithol. Club* **117** (2): 122-136.
- Cracraft J. 1983. Species concept and speciation analysis // *Current Ornithology* **1**: 159-187.
- Geist V. 1987. On speciation in Ice Age mammals, with special reference to cervids and caprids // *Can. J. Zool.* **65**, 7: 1067-1084.
- Geist V. 1989. Environmentally guided phenotype plasticity in mammals and some of its consequences to theoretical and applied biology // *Alternative Life-History Styles of Animals*. Dordrecht; Boston; London: 154-177.

- Grant P. 1992. Systematics and micro-evolution // *Bull. Brit. Ornithol. Club* **112A**: 97-105
- Haffer J. 1992. The history of species concepts and species limits in ornithology // *Bull. Brit. Ornithol. Club* **112A**: 107-158.
- Ho M.W., Saunders P.T. 1979. Beyond neo-Darwinism – an epigenetic approach to Evolution // *J. Theor. Biol.* **78**: 571-591.
- Lack D. 1971. *Ecological Isolation in Birds*. Oxford; Edinburgh: 1-404.
- Sibley C.G., Monroe B.L. 1990. *Distribution and Taxonomy of Birds of the World*. Yale Univ. Press: 1-111.
- Snow D.W. 1997. Should the biological be superseded by the phylogenetic species concept? // *Bull. Brit. Ornithol. Club* **117** (2): 110-121.
- Waddington C.H. 1959. Evolutionary systems – animal and human // *Nature* **183**: 1634-1638.
- Walasz K. 1990. Experimental investigations on the behavioral differences between urban and forest Blackbirds // *Acta zool. cracov.* **33**, 12: 235-271.
- Zink R.M. 1997. Species concepts // *Bull. Brit. Ornithol. Club* **117** (2): 97-109.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск 994: 1330-1334

К биологии летующих черноголовых хохотунов *Larus ichthyaetus* на озере Маркаколь

Н.Н.Березовиков

*Второе издание. Первая публикация в 1991**

На озере Маркаколь (1450 м над уровнем моря) в горно-таёжной части Южного Алтая проводит лето значительное количество холостых и неполовозрелых черноголовых хохотунов *Larus ichthyaetus* (Березовиков 1981), принадлежащих к алакольской популяции (Гаврилов и др. 1983). Весенний пролёт проходит в апреле-мае; в июне – начале июля появляются небольшие группы летующих птиц (Березовиков 1989). В 1985 году 5 взрослых и 3 особи в переходном наряде отмечены 4 июля, а стая из 16 взрослых птиц – 9 июля. Во второй половине июля и августе численность достигает 100-300 особей (см. таблицу).

Откочёвка хохотунов с озера Маркаколь начинается со второй половины сентября, а к концу октября на озере остаются, как правило, больные и ослабленные особи, заражённые лигулами. Многие из них постепенно гибнут. Ежегодно на побережье Маркаколя мы находили до 10-12 погибших по этой причине хохотунов. Например, только с 2 по 26 октября 1979 в северо-восточной части озера (10 км) в полосе прибоя среди «шуги» был обнаружен хохотун в предсмертном состоянии, а второй, находившийся в ослабленном болезнью состоянии, погиб через

* Березовиков Н.Н. 1991. К биологии летующих черноголовых хохотунов на оз. Маркаколь // *Редкие птицы и звери Казахстана*. Алма-Ата: 196-200.

2 сут. Вскрытие двух мёртвых птиц показало высокую интенсивность заражённости кишечника лигулами *Ligula*. Последних хохотунов на озере Маркаколь наблюдали между 21 октября и 5 ноября 1978-1985 годов (Березовиков 1989).

Численность черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus*
на озере Маркаколь (маршрут по 95 км, учёт с лодки)

Дата	Взрослые	В переходном наряде	Молодые	Возраст не определён	Всего
25-26.06.1979	7	-	-	-	7
17-20.06.1980	3	-	2	-	5
8-10.07.1980	32	-	8	-	40
28-30.07.1980	243	5	42	-	290
20-21.08.1980	78	-	35	181	294
25-26.08.1980	10	167	68	-	245
6-8.07.1981	31	15	-	9	55
12-14.06.1982	1	1	-	-	2
13.07.1982	38	-	1	-	39
29-30.07.1983	43	-	-	-	43
30.07.1985	60	-	-	-	60
31.07.1985	90	-	6	-	96

Основными местами концентрации хохотунов на ночёвки являются исток реки Кальджир (до 200 особей), устье реки Тополёвки (до 100-200), Урунхайский залив (2-17). Днём отдыхающие птицы скапливаются в заливах у Нижней Еловки, в устье реки Тихушки и на восточном берегу между Урунхайкой и Самойловым мысом. В устьях рек Тополёвки и Урунхайки они ночуют на песчаных берегах и косах, у истока Кальджира – на галечниковых островах.

В послегнездовое время хохотуны совершают значительные разлёты, достигая водоёмов Горного Алтая и даже Монголии (Гаврилов и др. 1983). Бóльшая часть птиц кочует по долинам рек, но в горах у Маркаколя мы наблюдали хохотунов, набирающих в восходящих потоках воздуха высоту до 1.5-2 тыс. м и смещающихся над хребтами в направлении Бухтармы и Алтайского края. Подобный способ перемещений позволяет птицам в условиях гор преодолевать значительные расстояния за короткий срок.

Суточная активность. В 6-7 ч часть особей разлетается с ночёвок по озеру в кормовые места, но основная масса остаётся на прежних местах, продолжая отдыхать. Утренняя кормёжка обычно проходит между 8 и 9 ч. Так, в скоплении хохотунов 3 сентября 1979 кормление наблюдали с 8 ч 30 мин до 9 ч, а 6 сентября – с 7 ч 50 мин до 9 ч. Случай самого раннего начала кормёжки приходится на 7 ч 35 мин (5 сентября), самого позднего его окончания – между 10 и 11 ч. В полдень птицы кормятся между 12 ч и 13 ч 30 мин, реже – до 14 ч 30 мин. Например, стая из 11 особей 26 августа 1979 кормилась с 12 ч 10 мин до 13 ч

20 мин. Вечерняя кормёжка происходит в 18-19 ч, в редких случаях растягиваясь до 19 ч 40 мин.

Кормятся хохотуны в заливах у мест ночёвки, часть разлетается в радиусе 10 км от неё. Отдельные стаи, например, от истока реки Кальджир улетают в противоположный конец озера за 20-38 км, что достоверно установлено путём слежения с моторной лодки и с возвышенностей местности. Вечернее возвращение хохотунов к местам ночёвок наблюдали между 18 ч 30 мин и 19 ч. Часть птиц летит в глубоких сумерках (18 ч 30 мин – 20 ч) и даже в темноте (20 ч 40 мин).

Кормовое поведение. Черноголовые хохотуны чаще всего кормятся в заливах и у берегов. Обычно кормящийся хохотун, быстро плавая, осматривает вокруг себя участок водной поверхности в радиусе до 1 м, периодически перелетая вперёд на 0.5-1.5 м. Чайки охотно достают мёртвую рыбу со дна, с глубины 10-30 см, погружая при этом всю голову, иногда, подобно уткам, поднимая заднюю часть тела почти вертикально. В поисках пищи хохотуны часто бродят по мелководью. Заметив рыбу, они делают быстрый бросок, выхватывая её резким движением головы. В равной мере приходится наблюдать хохотунов, которые, заметив скопление пескарей *Gobio gobio*, гоняются за ними, часто махая поднятыми крыльями, пока не поймают одну из рыб. Применяют и другие приёмы ловли рыбы: то, разбежавшись, подпрыгивают, немного пролетают вперёд, садятся, вновь взлетают и в броске в воду ловят из стайки пескаря; то, заметив рыбу, взлетают и, догнав её, при посадке глубоко ныряют под углом.

В поисках мёртвой рыбы одиночные хохотуны подолгу облетают акваторию озера, особенно заливы, осматривая поверхность воды и заросли надводной растительности. Заметив рыбу, чаще пескаря, хохотун, спланировав, схватывает её клювом и, отлетев в сторону, съедает. Крупную снулую рыбу, плавающую на поверхности воды, птица расклёвывает, сидя рядом с ней. Охотно отыскивают мёртвую рыбу в выброшенном на берег волнобоем растительном мусоре. В августе 1978 года мы около недели ежедневно наблюдали 3-4 молодых хохотунов, державшихся около выставленных на озере сетей. Они почти вплотную подпускали к себе лодку с рыбаками, временами подплывали к берегу, подбирая выброшенные в воду внутренности рыбы, и иногда даже выходили на берег к кострищу в поисках остатков пищи.

Продолжительность кормёжки хохотунов (20-60 мин) зависит от обилия пищи. Обычно они довольствуются 2-3 съеденными пескарями средних размеров. Пойманного пескаря держат поперёк туловища и сдавливающими движениями клюва расчленяют его на две части, после чего заглатывают.

Питание. Основным кормом черноголового хохотуна на озере Маркаколь является пескарь *Gobio gobio* (80%). Поедается чаще снулая, а

также больная, заражённая лигулами рыба. После сильного волнобоя на озере на 200 м береговой полосы озера 9 августа 1979 было обнаружено 40 экз. мёртвой рыбы, из них 30 пескарей (все заражённые) 1 голец *Barbatula toni* и 9 экз. молоди ленка *Brachymystax lenok* и хариуса *Thymallus arcticus*. Наблюдениями в течение последующих дней установлено, что вся выброшенная на берег рыба была полностью съедена хохотунами, причём только 10 августа было зарегистрировано 12 случаев поедания пескарей. Отмечались факты склёвывания черноголовыми хохотунами с поверхности воды какого-то мелкого корма, видимо, растительных остатков и насекомых.

Поведение в местах отдыха. Закончив кормиться, хохотуны возвращаются к местам ночёвок или на участок берега, облюбованного группой птиц для дневного отдыха. Часть этих чаек отдыхает на воде вдалеке от берега, рассевшись цепочкой.

У места отдыха хохотун обычно приступает к обязательному купанию и чистке оперения, что продолжается до 20-30 мин. При купании птица, взъерошив перо, приседает и, приопустив крылья, часто взмахивает ими, при этом переваливаясь с боку на бок и одновременно окуная голову, либо энергично подныривает, как бы опрокидывая захваченную головой воду себе на спину. После купания хохотун отряхивается и чистит перо брюха, груди и шеи. Выбрав место для отдыха, он ещё до 10-15 мин может заниматься чисткой и просушкой пера.

Местом отдыха могут служить сплавины, песчаные и галечниковые участки берега. Охотно устраиваются чайки на бугорках, покрытых сухой водной растительностью или в ложбинках между ними. Позы отдыха различны: птица лежит, уткнув клюв в песок, под крыло либо в оперение спины. В последних двух позах отдыхают стоя или на воде.

В целом черноголовый хохотун – миролюбивая общественная птица. Отдыхающей и кормящейся её можно постоянно наблюдать среди уток, чаек, бакланов и куликов. Случаев межвидового антагонизма не отмечали. Лишь однажды 3 молодых хохотуна активно преследовали скопу *Pandion haliaetus* с рыбой.

Звуки хохотуны издают редко. Чаще приходилось слышать резкий односложный крик «ауу» («гхауу»). В скоплениях иногда слышатся хриплые вскрики «гыи-и» («кхьи-и»), протяжное гнусавое «кииу», приглушённые отрывистые звуки «фи-и» или «хи-ий» («кхий») либо тонкое «кюи». В одном случае пролетающий над лодкой хохотун издавал необычайно грубый крик «ггы-ы-ы-у», похожий на голос дерущихся коней. Характерный хохот за 8 сезонов мне приходилось слышать лишь в четырёх случаях. Это трудно передаваемый звук, напоминающий ржание жеребёнка, который лишь приблизительно можно передать как «и-гыи-ги-ги-ги». Однако отмечен голос хохотуна, лишь чем-то напоминающий хохот, похожий на начальный фрагмент конского ржания

«ууу-йи-и-и...». В 1985 году 9 июля мы слышали голос, похожий на бляение («э-э-хе-хе-ее-ее»), а 31 июля один летающий молодой хохотун издавал звуки, сходные с ржанием жеребёнка (10 раз), а чуть позже кружившаяся в заливе другая молодая птица издавала «хохот», почти копируя возбуждённое ржание коня (более 20 раз подряд). Замечено, что молодые «пёстрые» хохотуны гораздо крикливее взрослых и издают свой необычный хохот, кружась около людей.

Литература

- Березовиков Н.Н. 1981. О размещении и численности черноголового хохотуна на озере Маркаколь // *Размещение и состояние гнездовой околородных птиц на территории СССР*. М.: 20-22.
- Березовиков Н.Н. 1989. *Птицы Маркакольской котловины (Южный Алтай)*. Алма-Ата: 1-200.
- Гаврилов Э.И., Ауэзов Э.М., Сема А.М., Волков Е.Н. 1983. Миграции черноголового хохотуна в Казахстане // *Миграции птиц в Азии*. Алма-Ата: 102-124.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск 994: 1334

Черноголовый хохотун *Larus ichthyaetus* в Павлодарском Прииртышье

А.О.Соломатин

Второе издание. Первая публикация в 1991*

В пределах Павлодарской области гнездование черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus* известно на озере Майлыбай Лебяжихинского района (в 1975 году – около 15 пар), на озере Биржаколь южнее Баянаула (в 1973, 1975 и 1977 годах – 5-7 пар), на озере Карасор Лебяжихинского района (в 1977 году – 10 пар), на солёном озере в 5 км восточнее села Черноярка Павлодарского района (в 1981 году – 2 пары). Всего в Павлодарской области держится более 200 хохотунов.



* Соломатин А.О. 1991. Краткие сообщения о черноголовом хохотуне [Павлодарская область] // *Редкие птицы и звери Казахстана*. Алма-Ата: 202.

Филин *Vubo vubo* в пустыне Кызылкум в районе озера Айдаркуль

Е. Н. Лановенко

Второе издание. Первая публикация в 1986*

В пустыне Кызылкум в районе озера Айдаркуль, возникшего в 1968 году на месте бывшего солончака Айдар, в последние годы филин *Vubo vubo* стал обычной гнездящейся птицей. Весной 1974 года в северо-западной части побережья озера (полузакрепленные пески) постоянно слышали филина на острове. 8 мая видели у чабанов молодого филина, который был взят из гнезда в том же году. Осенью на этом острове постоянно держались 2-3 птицы. В 1981 году в юго-восточной части побережья озера (закрепленные пески) обнаружили два гнезда филина на небольших пологих островках недалеко от береговой линии на расстоянии 1.5 км друг от друга под кустами тамарикса. Гнезда представляли собой лунку диаметром около 50 см, глубиной около 20 см. Лоток диаметром 34 см выстлан исключительно птичьими перьями (в основном лысух и уток). В обоих гнездах было по 3 яйца. Насиживает кладку только самка.

Период размножения филина растянут: в одном гнезде птенцы вылупились 10 марта, а во втором 7 апреля.

Взрослые особи питаются почти исключительно водоплавающими птицами, в основном лысухами *Fulica atra*. Кроме того, около одного из гнезд мы нашли много рыбьих костей. Птенцов филины выкармливают преимущественно птицами. В других районах Кызылкумов, например в горах Кульджуктау, основу питания филина составляют тушканчик Северцова *Allactaga severtzovi*, заяц-толай *Lepus tolai*, ушастый ёж *Hemiechinus auritus*. Кроме того, в погадках обнаружены остатки большой *Rhombomys opimus* и краснохвостой *Meriones libycus* песчанок, мелких рептилий, а также хитин жуков – златок и чернотелок.

Таким образом, в связи с возникновением озера Айдаркуль в юго-восточной части пустыни Кызылкум для филина сложилась благоприятная экологическая обстановка, что способствует увеличению здесь его численности.



* Лановенко Е.Н. 1986. Филин: Краткие сообщения
// Редкие, исчезающие и малоизученные птицы СССР. М.: 49-50.

О некоторых орнитологических находках в Курской области

С.В.Жердева

Второе издание. Первая публикация в 2008*

Авифауна Центрально-Чернозёмного региона изучена далеко не полно, в частности, для Курской области не опубликован даже список видов. Приводимые данные уточняют её состав и были выполнены при финансовой поддержке гранта Учёного совета Курского государственного университета в рамках темы «Исследование фауны наземных позвоночных животных разнообразных ландшафтов Северо-Западного (Свапского, лесистого) физико-географического района Курской области». Использованы фотографии, выполненные Н.И.Дегтярёвым, Н.В. и С.В.Жердевыми.

Наблюдения проводили в Кармановском лесничестве в юго-западной и южной частях Железногорского района Курской области с 28 июля по 25 августа 2006. Северная часть района подверглась сильным антропогенным изменениям: более 60% освоенных площадей – это карьер и отвалы, пульпохранилище. Лесистость в Железногорском районе самая высокая в области за счёт западной и юго-западной частей и составляет 18.7%, тогда как юго-восточная и восточная части района – это практически совершенно безлесные пространства. Лесные угодья включают как хвойные, так и лиственные леса, общая площадь угодий Кармановского лесничества составляет более 3 тыс. га. Юго-восточнее и восточнее до границ с Орловской, Липецкой и Воронежской областями лежит малонаселённое безлесное пространство заброшенных, давно не паханных земель.

Чёрный аист *Ciconia nigra*. По данным егеря Кармановского лесничества А.И.Денисова, ежегодно встречается в заболоченном участке леса, где нам также удалось отметить одну птицу, а 23 августа 2007 над селом Карманово видели 4 пролетавших чёрных аистов.

Зимняк *Buteo lagopus*. Одна птица добыта работником Станции юннатов города Железногорска Н.И.Дегтярёвым осенью 2003 года в урочище «Жидеевская дача».

Глухарь *Tetrao urogallus*. В музее Кармановского лесничества хранится чучело самца, добытого на в этом лесничестве А.И.Денисовым в 2000 году. По сообщению работников лесничества, глухарь гнездится в

* Жердева С.В. 2008. О некоторых орнитологических находках на территории Курской области // *Орнитология* 35: 107-108.

наиболее глухих участках, труднодоступных из-за обилия болот. Эти участки богаты ягодниками, есть вереск *Calluna vulgaris*. Кабаны *Sus scrofa*, которые могут угрожать их гнёздам, в лесничестве малочисленны. На территории Курской области глухарь обитал примерно до конца XVIII века, с XIX века не отмечен (Кириков 1959). В начале 1980-х годов в Воронежском биосферном заповеднике были выпущены 17 особей (Природные ресурсы... 1996), в 1990-е годы регистрировали единичные встречи глухарей на территории заповедника. Нельзя исключать расселение глухаря в Курскую область из Воронежской.

Дрофа *Otis tarda*. По сведениям работников лесничества, встречается в последние годы на обширных полях юго-восточнее и восточнее села Карманово.

Джек *Chlamydotis undulata*. Одна птица добыта в окрестностях деревни Фоминка, в безлесной части Железногорского района, неподалёку от озера Линец 16 ноября 2002. Определил вид и изготовил чучело Г.А.Булгаков.

Желна *Dryocopus martius*. Встречается в местах обитания глухаря. В хвойных и смешанных лесах обычны обработанные этими дятлами стволы. В Жидеевском урочище в августе 2006 года встречены 2 самца и самка чёрного дятла.

Щур *Pinicola enucleator*. Чучело самца, добытого Н.И.Дегтярёвым в феврале 2003 года в Кармановском лесничестве, хранится в коллекции музея Станции юннатов. По сведениям Н.И.Дегтярёва, встречи небольших стаяк щуров в Железногорском районе носят нерегулярный характер.

Л и т е р а т у р а

- Кириков С.В. 1959. *Изменения животного мира в природных зонах СССР (XVIII-XIX вв.). Степная зона и лесостепь*. М.: 1-125.
- Корольков А.К. 1993. Учёт хищных птиц в Центрально-Чернозёмном заповеднике // *Информ. вестн. по хищным птицам и совам России* 1 (3): 4-5.
- Природные ресурсы Воронежской области. Позвоночные животные. Кадастр*. 1996. Воронеж: 1-225.

