

ISSN 0869-4362

Русский
орнитологический
журнал

2014
XXIII



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
1006
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Издаётся с 1992 года

Том XXIII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2014 № 1006

СОДЕРЖАНИЕ

- | | |
|-----------|---|
| 1661-1692 | Параллелизмы и направленность эволюции.
Л. П. ТАТАРИНОВ |
| 1692-1697 | Исправления в сводке «Список птиц Российской
Федерации». Е. А. КОБЛИК,
Я. А. РЕДЬКИН, В. Ю. АРХИПОВ |
-

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

Р у с с к и й о р н и т о л о г и ч е с к и й ж у р н а л
T h e R u s s i a n J o u r n a l o f O r n i t h o l o g y
Published from 1992

V o l u m e X X I I I

Express-issue

2014 № 1006

CONTENTS

- 1661-1692 Parallelisms and direction of evolution.
L . P . T A T A R I N O V
- 1692-1697 Corrigenda to «Checklist of the Birds of Russian
Federation». E . A . K O B L I K ,
Y a . A . R E D ' K I N , V . Y u . A R K H I P O V
-

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

Параллелизмы и направленность эволюции

Л.П.Татаринов

*Второе издание. Первая публикация в 1987**

Вклад палеонтологии в эволюционную биологию основан на уникальности её фактического материала, относящегося к разным этапам истории Земли. Временной аспект составляет поэтому наиболее специфическую особенность палеонтологического вклада в теорию эволюции, будь то проблема вида и видообразования, макроэволюции, биоценотических сукцессий или экологических кризисов в истории Земли, включая проблему вымирания. В этом отношении палеонтологи обладают многими преимуществами перед биологами, работающими на рецентном материале, которые могут судить о событиях, происходивших в геологическом прошлом, лишь косвенно, главным образом на основе того, что организмы, относящиеся к различным систематическим группам, в известной мере отражают различные этапы эволюции жизни на Земле. В то же время специфическая неполнота палеонтологического материала делает его изучение и интерпретацию плодотворной, как правило, лишь при условии сопоставления с рецентным материалом. В этом отношении палеонтология почти полностью зависит от биологии.

Активность палеонтологов в создании и разработке эволюционных концепций широко известна. Палеонтология легко приняла теорию эволюции – буквально сразу же после выхода в свет «Происхождения видов». Однако единого отношения к дарвиновым факторам эволюции среди палеонтологов не было и, пожалуй, вплоть до 40-х годов XX столетия антидарвинистические концепции в палеонтологии были распространены шире, чем строго дарвинистические. Особую популярность имели ламаркистские, ортогенетические, сальтационистские и филогеронтические† идеи. После кратковременного торжества современного дарвинизма (синтетической теории эволюции) в палеонтологии начиная с 1970-х годов вновь всё более широкое распространение приобретает сальтационизм, а в последние годы – также и неокатастрофизм. При этом глобальные катастрофы космического происхождения начинают рассматриваться в качестве важнейшего механизма прогрессив-

* Татаринов Л.П. 1987. Параллелизмы и направленность эволюции // *Эволюция и биоценотические кризисы*. М.: 124-144.

† 1Филогеронтическими называют концепции, исходящие из параллелизации истории развития отдельных систематических групп организмов с индивидуальным развитием и принимающие, что каждый таксон переживает период расцвета, который в силу тех или иных внутренних причин сменяется периодом старения и вымирания.

ной эволюции, поскольку, как полагают сторонники этих взглядов, только неизбежное уничтожение ранее существовавших групп организмов расчищает арену для формирования новых групп (Raup, Sepkoski 1984; Chérfas 1984).

Тем не менее, однако, мы не можем не констатировать, что почти все обобщения, касающиеся общих закономерностей филогенеза (макроэволюции), во второй половине XIX века создавались палеонтологами. В известном смысле это время можно назвать золотым периодом эволюционной палеонтологии. Большинство этих обобщений, правда, не пережило своих создателей, но такие, как закон необратимости эволюции Долло, доктрина неспециализированного предка Кюпе, принцип инадаптивной специализации В.О.Ковалевского, энцефализации Марша, а также многие типы соотношения онтогенеза и филогенеза, сформулированные Хайэттом, вошли в золотой фонд эволюционной биологии. Исследованиями палеонтологов этого периода были превосхищены многие позднейшие достижения, такие, в частности, как закон гомологических рядов Вавилова (Коп, Вааген), теория филэмбриогенезов А.Н.Северцова (Хайэтт), некоторые закономерности прогрессивной эволюции, разрабатывавшиеся позднее А.Н.Северцовым, И.И.Шмальгаузенем и Т.Гексли (Коп, Неймайр). Тогда же палеонтологами были ясно сформулированы принципы вертикальной и горизонтальной классификации организмов (Милашевич). В начале XX века к перечисленным обобщениям добавились такие, как принцип адаптивной радиации Осборна, принцип мозаичной эволюции переходных форм Ватсона и некоторые другие.

Вместе с тем широкое распространение различных недарвинистических концепций превратило палеонтологию в глазах многих биологов чуть ли ни в цитадель антидарвинизма. Отчасти в связи с этим многие крупные исследователи выступили с весьма нигилистической оценкой возможностей вклада палеонтологии в теорию эволюции. Напомним, что Т.Гексли (1927) уже более 100 лет назад (1871) подчёркивал, что данные палеонтологии совместимы с любой формой учения об эволюции. М.Л.Левин (1934) в предисловии к книге Грегори «Эволюция лица от рыбы до человека» утверждал, что палеонтологи ничего не могут сказать о факторах эволюции, которые их материал не позволяет изучать. Скептически к возможностям палеонтологии (по крайней мере при современном её состоянии) относились и Т.Морган (1936), Е.Олсон (Olson 1966) и многие другие. Л.Я.Бляхер (1971, с. 82), например, писал, что «факты, добытые палеонтологами, не могут служить свидетельством ни в пользу допущения наследования приобретённых признаков, ни против него, а рассуждения палеонтологов на эту тему нимало не способствовали выяснению теоретической сущности вопроса». Неблагополучное положение в области эволюционной палеонтологии

отмечалось недавно П.Н.Федосеевым (1981) и А.А.Баевым (1981). В свете всего этого нас уже не должно изумлять, что в книге К.М.Завадского (1973) основные посвящённые эволюционной палеонтологии разделы помещены в главе «Идеалистические теории эволюции».

В такой оценке многое справедливо, хотя в целом она, конечно, несколько односторонняя. Хотя палеонтолог не может изучать экспериментально такие факторы эволюции, как наследственность, отбор и борьба за существование, его материал имеет первостепенное значение для суждений, например, о направлениях эволюционного процесса и темпах эволюции. Отметим также, что даже «еретические» эволюционные концепции, разрабатывавшиеся в палеонтологии, основываются, как правило, на определённом фактическом материале. Эти концепции зачастую бывают спорными или даже ошибочными, но объективное исследование требует не только общей оценки обобщений, но и анализа фактов, лежащих в их основе. Подчеркнём также, что палеонтологические факты отнюдь не в одинаковой степени совместимы с любыми эволюционными концепциями и потому представляют несомненный интерес для теории эволюции. При этом следует подчеркнуть, что особенно велик вклад палеонтологии в область изучения общих закономерностей филогенеза (макроэволюции). В исследовании элементарных факторов эволюции и видообразования (микроэволюции) речь обычно идёт не о самостоятельных палеонтологических обобщениях, а о случаях успешного использования для анализа палеонтологического материала принципов, сформулированных биологами-неонтологами. Причина такого различия достаточно ясна. Палеонтологи не могут экспериментально исследовать факторы эволюции и наблюдают популяционные изменения, как правило, на основании случайных выборок, отдельные особи в которых разделены неопределённым числом поколений. Однако палеонтологический материал при всей его неполноте раскрывает подлинную картину филогенеза в отрезках времени, измеряемых многими миллионами лет, тогда как биологи-неонтологи только восстанавливают ход филогенеза на основании результатов изучения современных организмов. И.И.Шмальгаузен (1973, с. 13) указывал, что «перед палеонтологией открываются совершенно безграничные перспективы исследований, которые должны вскрыть конкретную историю эволюционных преобразований органического мира и её общие закономерности». При этом Шмальгаузен подчёркивал, что эту задачу палеонтологи могут выполнить лишь при условии их совместной работы с морфологами и экологами, что мы считаем безусловно правильным.

В настоящем сообщении мы останавливаемся подробно лишь на проблеме параллелизмов и их роли в явлениях направленности в эволюции. В форме предварительного сообщения основные положения

этой статьи уже публиковались автором (Татаринов 1984). Однако ход событий показывает большую актуальность обсуждаемых вопросов. Параллелизмы входят существенной составной частью в более общую проблему соотношения механизмов морфогенеза и эволюции, стоявшую в центре внимания на двух недавних международных конференциях – в Далеме (Западный Берлин) в 1981 году и в Пльзене (ЧССР) в 1984 году. Различные аспекты этой проблемы обсуждаются и советскими исследователями (Тахтаджян 1983; Воробьёва 1984; Шишкин 1984). Создаётся впечатление, что недоучёт эволюционного значения факторов морфогенеза является одним из важнейших упущений синтетической теории эволюции. Дальнейшее развитие эволюционной биологии должно этот пробел восполнить.

Проявления направленности эволюции весьма разнообразны и распространены очень широко. По-разному понимается и сама проблема направленности. При расширенном понимании к проявлениям направленности относят и общую тенденцию прогрессивного усложнения организмов в ходе эволюции, и такие более частные процессы, как дифференциацию и интеграцию у животных нервной системы (Шмальгаузен 1969). Некоторые авторы считают, что можно говорить о телеономичности (объективной целенаправленности) процессов развития живой природы в целом, различая два их типа: онтогенез и эволюцию (Сутт 1975, 1977); при этом утверждается, что объективной целью эволюции (микроэволюции, видообразования) является улучшение адаптации под давлением естественного отбора. Такая позиция сглаживает принципиальное различие между направленностью онтогенеза, в механизмах которого запрограммировано будущее состояние, и филогенеза (Mayr 1974; Тахтаджян 1966). Нам кажется более правильным не столь широкое представление о телеономичности или направленности эволюции.

Представление о телеономичности эволюции в некоторых отношениях стоит близко к идее о внутренней предопределённости путей эволюции (автогенетический ортогенез), хотя, конечно, эти понятия не могут считаться совпадающими. Термин «автогенетический ортогенез» имеет значительно более чёткую определённость и в то же время явный метафизический оттенок. Сама возможность предопределения эволюции вызывает сильнейшие сомнения (Татаринов 1985). И действительно, нет ни одного примера, выдвигаемого сторонниками концепции автогенетического ортогенеза, в котором исключалось бы действие обычных дарвиновых факторов эволюции – прежде всего приспособления к среде под давлением направленного отбора, или ортоселекции (Plate 1912). Да и значительная часть сторонников ортогенетической концепции эволюции, утверждающей, что дивергенция является нехарактерной или второстепенной чертой эволюции, склонна

считать ортогенез, или эволюцию в определённом направлении, результатом приспособления к определённым условиям среды.

Хотя ортогенетические взгляды, по которым эволюция идёт по определённым направлениям без адаптивной радиации, ещё сравнительно недавно пользовались широким распространением среди палеонтологов, в наше время они стали архаичными. Эволюция взглядов палеонтологов на этот вопрос прослеживается в работах одних и тех же исследователей. Так, ещё в 1928 году ортогенетическую концепцию эволюции безоговорочно принимал акад. А.А.Борисяк, считавший иные представления совершенно неверными. Характеризуя взгляды В.О. Ковалевского о радиации форм копытных, Борисяк (1973, с. 227) писал: «Для уха современного биолога эти выражения звучат анахронизмом, а само представление кажется донельзя наивным». Но уже в 1940 году Борисяк указывал, что представления об ортогенезе основаны на недоработанности филогенезов и что явления направленной эволюции объясняются ортоселекцией. Отметим сразу же, что последнее утверждение мы считаем справедливым лишь отчасти.

Очень важно учитывать, что явления направленной эволюции выражаются не только в развитии в одном направлении, но и, чаще всего, в независимом приобретении организмами ряда общих признаков, отсутствовавших у предков. Если речь идёт об организмах, связанных относительно близким родством, то приобретаемые ими сходные признаки обычно называют параллелизмами. Сходство, приобретаемое организмами, не связанными близким родством, обычно называют конвергентным.

При некоторой нечёткости имеющихся определений параллелизмов (Татаринов 1976а) в их развитии ясно выступает как участие отбора, так и воздействие исторически сложившейся организации. Неясность механизмов влияния последней делает «филогенетический параллелизм и конвергенцию самыми сложными явлениями эволюции» (Дубинин 1966, с. 624). Действительно, при неопределённом характере наследственной изменчивости можно было ожидать неповторимости вновь возникающих признаков даже в случае приспособления близкородственных организмов к сходным условиям среды. Между тем, «как правило, большинство близких ветвей во всех группах животных всегда развивается параллельно, если только эти ветви не получились в результате перехода в различную среду» (Шмальгаузен 1947, с. 490).

Примеры параллелизмов. Мы подробно останавливались на параллелизмах в приобретении млекопитающих признаков, характеризующих эволюцию зверообразных пресмыкающихся Theromorpha (Татаринов 1970, 1976а,б). Эти параллелизмы охватывают самые различные системы признаков, характеризуя, в частности, локомоцию, зубной и челюстной аппарат, дыхание, водный обмен, возможно, покровы и

терморегуляцию, звукопроводящий аппарат, головной мозг. Очень часто, хотя и не всегда, параллельно возникающие особенности имеют ясное адаптивное значение, но замечательно, что из нескольких, казалось бы, в принципе возможных путей развития новых особенностей предпочтение отдаётся одному – специфическому для данной группы или групп организмов.

Приведём ещё ряд примеров параллелизмов. У дейноцефалов и у териодонтов происходило преобразование простых конических зубов в уплощённые, приспособленные к перетиранию или измельчению пищи. У дейноцефалов это осуществлялось посредством развития на зубах уплощённой лингвальной площадки, а у териодонтов – посредством «подстраивания» к главной вершине рядов придаточных бугорков, расположенных в ряде случаев ориентированными поперечно рядами и соответствующими, возможно, активированным эмбриональным зачаткам – лепидоморам. Усложнённые зубы появляются независимо в нескольких линиях териодонтов – у иктидозухов, цинодонтов и у мигалезавров, но во всех случаях очень сходным способом*.

Аналогичные примеры даёт эволюция лучепёрых рыб в направлении от примитивных палеонисков через субголотей и голостей к костистым рыбам, эволюция непарнокопытных в направлении к лошади и т.д. Во всех этих случаях параллелизмы наблюдаются преимущественно в признаках, характеризующих формирующуюся новую группу организмов (соответственно млекопитающих, костистых рыб, однопалых лошадей). По множеству других признаков продолжается дивергентная эволюция, но постоянная смена более примитивных групп более продвинутыми, каждая из которых всё более приближается к вновь формирующейся группе, создаёт подчас ложное впечатление о преобладании параллельного развития над дивергентным. Далеко не всегда параллелизмы появляются в пределах одной группы, в отдельных подразделениях которых последовательно приобретаются признаки высшей организации, как это было в приведённых выше примерах.

Во многих случаях параллелизмы возникают в двух независимо эволюирующих группах, связанных лишь относительно отдалённым

* Проводимое сравнение придаточных бугорков на зубах териодонтов с самостоятельными лепидоморами не означает принятие концепции конкресценции – происхождения коренных зубов млекопитающих путём срастания серии простых конических зубов. Гипотеза конкресценции исходит из предположения о существовании у предков млекопитающих множества вполне самостоятельных конических щёчных зубов, срастание которых привело к формированию трибосфенических зубов млекопитающих. Лепидоморы же суть эмбриональные закладки, которые ни на одной стадии не были самостоятельными зубами. Однако некоторые особенности морфогенеза зубов млекопитающих, на основе которых Б.С.Матвеев (1963) пытался возродить гипотезу конкресценции, действительно отражают сложность состава коренных зубов млекопитающих. Однако, на наш взгляд, имеющие известную самостоятельность эмалевые органы в зубах эмбрионов млекопитающих следует сравнивать не с индивидуальными коническими зубами взрослых животных, как это делал Матвеев, а с эмбриональными лепидоморами. Напомним, что и простой конический зуб может происходить путём «синхромориевого» слияния ряда лепидоморов (Jarvik 1960; Stensio 1961; Cruickshank 1968; Orvig 1977).

родством. Так, по-видимому, обстоит дело в отношении хищных динозавров (теропод), в эволюции которых постоянно появляются признаки, казалось бы, характерные для птиц (Барсболд 1983; Курзанов 1983). Особенно чётко это проявляется в строении конечностей. Задняя конечность хищных динозавров в целом и построена по птичьему типу, но ещё более замечательно то, что строение скелета передних конечностей у так называемых «длинноруких» теропод, имеющих нередуцированные передние конечности, становится очень близким к состоянию, зафиксированному у позднеюрской птицы археоптерикса. Отдельные птичьи признаки проявляются также и в строении черепа теропод.

Эти факты побудили некоторых исследователей выступить с гипотезой о происхождении птиц непосредственно от бегающих длинноруких теропод (Ostrom 1976). Однако то обстоятельство, что наиболее полный ассортимент птичьих признаков появляется лишь у позднемеловых длинноруких теропод, сосуществовавших с примитивными птицами и в целом весьма на них непохожими, заставляет нас скептически относиться к этой гипотезе. Нам кажется более вероятным, что значительная часть птичьих признаков развивается у хищных динозавров независимо от предков птиц (Татаринов 1980). В строении птиц отмечаются черты сходства и с другими архозаврами: в частности, ряд признаков в строении черепа сближает их не с тероподами, а с архаичнейшими триасовыми крокодилами, передвигавшимися, по-видимому, на двух ногах (Walker 1972, 1979). Однако в последнее время выяснилось, что проотическое соединение квадратной кости с мозговой коробкой приобреталось птицами и крокодилами параллельно, и Уокер (Walker 1985) на этом основании отказался от своих взглядов о происхождении птиц от позднетриасовых «прокрокодилов».

Некоторые авторы полагают, что ближе всего к предкам птиц из всех известных архозавров стоял своеобразный *Cosesaurus*, недавно описанный из среднего триаса Испании (Ellenberger 1977). Косезавр, по мнению Элленбержера, был бипедальной формой, череп его по общей конфигурации напоминает птичий, весьма мало специализированные передние конечности допускают вывод из них птичьего крыла. Наиболее примечательно указание на отпечатки своеобразных структур, имеющих сходство с перьями (Ellenberger 1977). В то же время нельзя не отметить, что строение косезавра изучено ещё очень плохо, а его «перья» совершенно неразличимы на фотографии. Р.Вилд (личное сообщение) полагает даже, что описание косезавра основано на ошибочной интерпретации отпечатка позднетриасовой ящерицы типа *Macroscopus*: «птицеподобность» черепа косезавра объясняется сплющиванием его заглазничной части, создавшим ложное впечатление о большом объёме мозговой коробки косезавра.

Яркие примеры параллелизма даёт не только палеонтология, но и

неонтология. Напомним, например, что в эволюции бесхвостых амфибий к древесной жизни переходили представители целого ряда семейств – квакши, ракофорида, некоторые микрогилиды. У большинства их на пальцах развиваются «присоски» – богатые железами дисковидные расширения, причём между когтевыми и предпоследними фалангами появляются дополнительные вставочные хрящи или косточки. У различных древесных ящериц – гекконов и игуан – на концах пальцев также появляются расширения, но здесь они построены по другому принципу – состоят из роговых пластинок, переходящих в «щёточки» из микроскопических волосков. В деталях строение пальцевых пластинок у древесных игуан и у гекконов несколько различается, у гекконов «щёточки» образуются за счёт разрастания шипиков на уплощённой поверхности роговых эпидермальных клеток, иногда, как у древесных игуан, – путём образования выростов на краях этих клеток (Williams, Peterson 1982). Однако принцип строения «щёточек» оказывается очень сходным для ящериц в целом. По всей вероятности, их действие основано не на электростатических силах, как это предполагалось, а на поверхностном сцеплении. Интересно, что у древесных игуан «щёточки» формируются во многом параллельно у различных родов (Peterson 1983).

Также параллельно у самых различных морских и некоторых пустынных позвоночных появляются структуры, выводящие из организма в среду избытки солей (особенно хлорида натрия). У морских костистых рыб эту функцию принимает на себя модифицированный жаберный эпителий, у пустынных и немногочисленных морских ящериц, а также у морских птиц – одна из желёз носовой полости (латеральная носовая железа), а у морских черепах – орбитальная слёзная железа. Эти структуры развиваются у различных костистых рыб, ящериц, птиц и черепах вполне независимо. Имеются основания предполагать, что солевые «носовые» железы имелись также и у некоторых ископаемых крокодилов (Walker 1979), а также и у динозавров семейства *Hadrosauridae* (Whybrow 1981). К сожалению, на современном уровне знаний нам трудно даже высказать предположение о причинах «органоспецифичности» солевых желёз у разных позвоночных.

Параллелизмы охватывают не только морфологические признаки, но в равной мере также и физиологические, биохимические и т.д. Они более характерны для организмов, связанных относительно тесным родством, но могут возникнуть и у очень далёких организмов, относящихся, например, к разным типам животных. Особенно это характерно для биохимических признаков. Так, у амфибий, наземных аннелид и плоских червей вполне независимо совершается переход от аммонотелии к уреотелии, а у завропсидных рептилий и птиц, насекомых и наземных брюхоногих моллюсков – в различной степени выраженный

переход от уреотелии к урикотелии. Сходство этих изменений основывается на глубоком сходстве метаболизма конечных продуктов белкового обмена у самых разных животных (Хочачка, Сомеро 1977), и поэтому мы считаем возможным говорить в этом случае не о конвергенции, а о параллелизме. Гемоглобины образуются вполне независимо у позвоночных, некоторых насекомых, иглокожих, моллюсков, кольчатых и низших червей и даже у некоторых инфузорий, тогда как в ряде других групп беспозвоночных (головоногие, ракообразные, паукообразные) появляется гемоцианин (Коржуев 1948). Мы видим, таким образом, что границы систематических групп далеко не всегда совпадают с объёмом групп организмов, обнаруживающих тот или иной параллелизм.

Более специфичны параллелизмы по морфологическим признакам, которые обычно не выходят за пределы отряда или класса. Однако и здесь мы встречаемся со случаями спорадического появления сходных признаков у весьма отдалённых друг от друга организмов. Так, у бесхвостых амфибий мы видим своеобразное развитие затылочной артерии и вены, широко ветвящихся под крышей черепа по поверхности твёрдой мозговой оболочки. Ничего подобного мы не наблюдаем у других амфибий и рептилий. Однако у ехидны из клоачных млекопитающих (но не утконоса) и других млекопитающих затылочная вена и артерия чрезвычайно усложнены и обнаруживают сходное ветвление под костями крыши черепа. Среди ископаемых позвоночных аналогичное устройство затылочных сосудов имела, по-видимому, кистеперая рыба *Eusthenopteron*, у которой эти сосуды ветвились по поверхности эндокраниальной крыши оптико-окципитального отдела черепа, непосредственно под его дермальной крышей (Jarvik 1967), но никаких признаков этого ветвления пока не обнаружено у других кистеперых рыб, даже близких к *Eusthenopteron* (Воробьёва 1977). Эндолимфатический проток внутреннего уха у бесхвостых амфибий, gekkonovых ящериц и многопёра из числа рыб образует длинный задний вырост, проникающий через затылочное отверстие в спинномозговой канал. Возможно, аналогичный вырост эндолимфатического протока имелся также у некоторых кистеперых рыб (*Eusthenopteron*: Jarvik 1967, 1980). Плавательный пузырь, имеющий у типичных лучепёрых рыб мезентериальную артерию, у амии и гимнорха снабжается ветвью задней жаберной артерии, имеющей такое же происхождение, что и лёгочная артерия дипной и наземных позвоночных.

Более широкое распространение того или иного морфологического признака позволяет в ряде случаев говорить об определённой эволюционной тенденции. Так, в онтогенезе у самых разных позвоночных наблюдается замещение эмбриональной медиальной вены головы латеральной, являющейся основным магистральным венозным сосудом головы у большинства рыб и низших тетрапод. У крокодилов и птиц

латеральная вена головы замещается новым наружным сосудом, а у плацентарных млекопитающих – внутренней яремной веной (van Gelderen 1925). Из этого можно сделать заключение, что в эволюции позвоночных наблюдается тенденция к замещению внутренних магистральных венозных сосудов головы наружными, причём у млекопитающих – задней мозговой, или внутренней яремной. Точно так же можно говорить о тенденции к переносу у амниот основных артерий головы – надглазничной, подглазничной (верхнечелюстной) и нижнечелюстной – с орбитальной (стапедиальной) артерии на наружную сонную. У крокодилов, клоачных млекопитающих и крысы на наружную сонную переносится только нижнечелюстная артерия, а у большинства плацентарных и человека – все три.

Одним из наиболее интересных примеров параллелизма в эволюции позвоночных является процесс формирования у ранних млекопитающих «маммального» среднего уха из трёх слуховых косточек*. Как известно, у амфибий, рептилий и птиц имеется лишь одна слуховая косточка – *stapes*, соответствующая гиомандибуле рыб, тогда как у млекопитающих в среднее ухо входит ещё квадратная кость верхней челюсти, превращающаяся в «наковальню» *incus*, и сочленовная (и предсочленовная) кости нижней челюсти, образующие «молоточек» *malleus*. Обычно полагали, что это преобразование осуществилось у общих предков млекопитающих, однако теперь установлено, что древнейшие позднетриасовые млекопитающие, относящиеся как к прототериевому (*Morganucodon*), так и к териевому (*Kuhneotherium*) стволу, ещё обладали «полной» нижней челюстью и двойным челюстным сочленением – древним между квадратной и сочленовной и новым между зубной и чешуйчатой костями. Все задние («постдентальные») кости нижней челюсти были у позднетриасовых млекопитающих сильно редуцированы и помещались в желобке на внутренней поверхности зубной кости *dentale*, образующей основную часть нижней челюсти (Kermack, Kermack, Mussett 1958; Kermack, Mussett, Rigney 1973, 1981). Таким образом, можно утверждать, что «маммальное» среднее ухо было приобретено прототериями (монотрематами) и териями (сумчатыми и плацентарными) параллельно. В ходе этой перестройки древний депрессор нижней челюсти – *musculus depressor mandibulae* – замещался новым. Интересно, что если слуховые косточки у монотремат и териев вполне гомологичны, то нижнечелюстной депрессор в этих стволах млекопитающих имеет разное происхождение. У монотремат это *musculus detrahens mandibulae*, являющийся производным аддукторной мускулатуры и иннервируемый нижнечелюстной ветвью тройничного нерва,

* Точнее, четырёх, так как в состав «молоточка» – наружной слуховой косточки млекопитающих вошла не только сочленовная, но и дермальная по происхождению предсочленовная кость *praearticulare*, прирастающая к переднему отростку молоточка (Gaurp 1913).

тогда как у сумчатых и плацентарных – это *m. digastricus*, имеющий комплексное происхождение (переднее брюшко – производное *m. mylohyoideus*, заднее – ближе неустановленного пучка гиоидной мускулатуры) и иннервируемый нижнечелюстной ветвью тройничного и лицевым нервами (Adams 1919; Hopson 1966). Как нам кажется, этот параллелизм был подготовлен формированием у цинодонтовых предков млекопитающих зачаточной барабанной перепонки в вырезе угловой кости нижней челюсти и известным обособлением постдентальных костей последней от тела зубной кости (Татаринов 1976а). Возможно, что у предков млекопитающих постдентальные кости приобретали некоторую подвижность по отношению к основной части нижней челюсти и в известной мере участвовали в звукопроведении (Kermack, Mussett, Rigney 1981, Kermack, Mussett 1983).

Очень интересные примеры параллелизма даёт нам и эволюция беспозвоночных животных. Так, представляется вероятным независимое возникновение эпителизированной кишки в различных группах турбеллярий (Иванов, Мамкаев 1973), целома (как нерасчленённого, так и расчленённого) у эхиурид, аннелид и, возможно, моллюсков, вторичноротых, щупальцевых и, может быть, погонофор (Clark 1979). У членистоногих при переходе к наземной жизни, совершавшемся независимо в разных ветвях, параллельно происходило утолщение хитиновой кутикулы и формирование трахей, мальпигиевых сосудов и приспособлений к внутреннему оплодотворению. Параллельно совершался и переход от аммонотелии к урикотелии, что позволяет говорить о параллелизмах в эволюции членистоногих и позвоночных (Гиляров 1970, 1975). Замечательные примеры параллелизмов даёт гистология, что позволило А.А.Заварзину (1934) сформулировать закон параллельных рядов тканевой эволюции: дальнейшую разработку этой проблемы можно найти в его исследованиях по гистологии нервной и соединительной ткани (Заварзин 1950, 1953).

Многообразные примеры параллелизмов даёт также и эволюция растений, в частности, процесс становления покрытосеменных растений (Красилов 1975), получивший наименование агиоспермизации (Красилов 1977) по аналогии с процессом формирования млекопитающих – маммализацией (Татаринов 1972) и процесса формирования членистоногих – артроподизацией (Cisne 1974). Всё это позволяет считать феномен параллелизма весьма распространённым в эволюции самых различных организмов.

Природа параллелизмов. Нельзя не отметить, что теоретические аспекты проблемы параллелизмов разработаны очень слабо. До сих пор не существует ни чётко определённого понятия «параллелизм», ни достаточно убедительного представления о механизмах, лежащих в его основе (Татаринов 1976а). Общепринятым является лишь убеждение,

что в проявлениях параллелизмов большую роль играет специфика организма; чаще всего при этом ссылаются на наличие общей основы, влияющей на характер преобразований при параллелизмах. Такая основа может быть морфологической (Шмальгаузен 1969) или же генотипической (Haas, Simpson 1946; Светлев 1972; Красилов 1977; и др.). В любом случае отличия между параллелизмами и конвергенциями выглядят недостаточно чёткими, и некоторые авторы (особенно ботаники) вообще отказываются от первого термина (Мейен 1971; Цвелёв 1979). В качестве критерия параллелизма и конвергенции иногда выдвигают наличие (параллелизм) или отсутствие (конвергенция) гомологии в сходно изменяющихся структурах (Тимофеев-Рессовский, Воронцов, Яблоков 1968, 1977; Шмальгаузен 1969; Татаринов 1976а). Конечно, понятие гомологии может быть распространено с морфологических также и на физиологические, биохимические (Roth 1984), этологические и другие признаки. Однако в этологии надёжные гомологии удаётся устанавливать обычно лишь при сравнении организмов, связанных относительно тесным родством (Beer 1984). Тем не менее, критерий гомологии не столь хорош, как это может показаться на первый взгляд, из-за сложного переплетения в строении сравниваемых органов или даже белковых молекул гомологичных и негомологичных частей. Так, крылья птиц, птерозавров и летучих мышей образованы передними конечностями и в целом гомологичны друг другу. Однако в деталях летательная функция обслуживается разными частями конечностей в каждой из перечисленных групп, перья вообще имеются только у птиц, и в строении крыла у этих позвоночных имеется множество негомологичных особенностей. Поэтому, используя критерии гомологии, мы почти с одинаковым правом можем считать крылья этих позвоночных гомологичными и аналогичными, т.е. и параллельными, и конвергентными образованиями. Ясен лишь факт их независимого формирования в каждой из названных групп.

Неудачно и использование в качестве демаркационного рубежа между конвергенцией и параллелизмом систематического ранга группы, в пределах которой появляются сходные признаки; по Грегори, например, параллелизмами следует называть сходные преобразования в таксонах, ранг которых не превышает отрядного (Gregory 1936). С изменением взглядов на систему одни и те же признаки могут становиться то конвергентными, то параллельными. Вряд ли можно различать параллелизмы и конвергенции и в зависимости от того, развиваются сходные структуры «после того, как родственные филумы заняли каждый свою адаптивную зону» (параллелизм), или же «тогда, когда группы независимо друг от друга вселяются в одну адаптивную зону» (конвергенция) (Северцов 1982, с. 251). Совершенно ошибочным нам представляется и «геометрический» подход к конвергенции и па-

раллелизму, исходящий из семантического значения этих терминов. При таком подходе (Simpson 1945) конвергенцией следует считать независимо приобретённые признаки, повышающие степень сходства, ранее имевшего между организмами, а параллелизмом – признаки, не изменяющие степени такого сходства. Невозможно настолько точно взвесить независимо приобретённое сходство, чтобы определить, насколько оно изменило ранее существовавшее сходство между организмами. Кроме того, при геометрическом подходе совершенно вне поля исследования остаётся вопрос о механизмах, лежащих в основе конвергенции и параллелизма.

Нам кажется, что общим для наиболее ярких примеров параллелизма является то, что специфика изменения при них в большей мере определяется особенностями организма, чем приспособлением (отбором, функцией, средой). При конвергенции же, наоборот, специфика изменения в большей мере создаётся характером функции (отбором, средой), чем особенностями организма. Морфологические параллелизмы при таком их понимании, действительно, обнаруживаются почти исключительно в гомологических органах (если не считать случаев параллельной тканевой и клеточной дифференциации в негомологических органах), а конвергенции – как в аналогичных, так и в гомологичных. Так, мы считаем конвергентным сходство в строении крыла не только у насекомых и птиц, но и у птиц, птерозавров и летучих мышей, поскольку в этих трёх группах позвоночных крылья формируются разными путями, хотя и на базе безусловно гомологичных передних конечностей. В качестве критерия параллельного или конвергентного характера сходства в гомологичных органах мы решающее значение придаём способу формирования сходных структур. Так, мы считаем параллельным сходство между усложнёнными размельчающими пищу многовершинными зубами различных териодонтов, однако сходство этих зубов с уплощёнными давящими зубами дейноцефалов и плакодонтов будет скорее конвергентным; в первом случае усложнённый зуб развивается, по-видимому, при участии эмбриональных лепидоморов, тогда как во втором – за счёт уплощения коронки простого зуба.

Точно так же параллельным следует считать сходство в строении симфизных зубных спиралей у некоторых кистепёрых и у проблематичных эдестид и геликоприонид, сближаемых обычно с химерами, – у всех этих рыб спираль образована слиянием единственного симфизного или парасимфизного зуба с длинным рядом ускоренно развивающихся замещающих зубов (Bendix-Almgreen 1966). Параллелизмы и конвергенции могут сочетаться в строении одного и того же органа, например в строении зубных батарей утконосных динозавров и близких к химерам брадиодонтов. Поэтому и при использовании нашего критерия отде-

лить конвергенции от параллелизмов иногда бывает очень трудно или даже невозможно из-за взаимопереходимости этих явлений. Так, у очень многих наземных позвоночных развивается щелевидный зрачок. Этот признак не связан прямо с адаптацией к ночному зрению; смысл его в том, что при щелевидной форме зрачка возможно более полное его смыкание, что обеспечивает более полную защиту особо чувствительной у ночных форм сетчатки от избыточного освещения днём (Walls 1963)*. Таким образом, постоянное и упорное появление щелевидного зрачка у самых разных ночных животных, внешне выглядящее как проявление определённой внутренней тенденции, в действительности обуславливается чисто функциональными моментами. Поэтому сходство форм с щелевидным зрачком можно считать скорее конвергентным, чем параллельным. Однако то обстоятельство, что преимущества щелевидного зрачка основаны на ограниченной способности зрачковой мышцы к укорочению, придаёт этой особенности также некоторые признаки параллелизма.

Столь же сложно делать выбор между параллелизмами и конвергенциями и при формировании хвостового плавника у рыб, ихтиозавров и китообразных. В случае формирования ластов у морских пресмыкающихся и млекопитающих мы можем уверенно говорить о параллелизме, но чёткие критерии этого явления исчезают при сопоставлении ластов тетрапод с парными плавниками рыб. Способ формирования ластов (посредством расширения лапки с образованием кожной перепонки между пальцами) отличается от способа формирования парных плавников (посредством образования складки тела, в которой дифференцируется скелет и мускулатура).

В некоторых случаях мы можем говорить о конвергенции на органном уровне и параллелизме на тканевом или клеточном; в качестве примера приведём солевую железу ящериц и морских птиц, с одной стороны, и морских черепах – с другой. У первых солевая железа представляет собой преобразованную латеральную носовую, тогда как у черепах – слёзную, в этом отношении сходство черепах с ящерицами и морскими птицами является конвергентным, однако глубокое цитологическое сходство путей трансформации обычной железы в солевую во всех этих группах позволяет говорить о параллелизме. Сходство при конвергенции может быть не только поверхностным, как это иногда утверждают (Шмальгаузен 1969; Мейен 1971; Северцов 1982), но и весьма глубоким, хотя и действительно затрагивающим лишь немно-

* Зрачковая мышца, как и все мышцы, может сокращаться только в ограниченной степени. У животных с круглым зрачком она имеет форму круга, и для уменьшения диаметра зрачка, например, втрое необходимо такое же укорочение мышечных волокон. У животных со щелевидным зрачком зрачковая мышца подразделена на два пучка, ориентированных вдоль зрачка. В этом случае практически полное диафрагмирование зрачка достигается при сокращении волокон каждого из пучков всего на 1/2 п.

гие черты организации, например, при некоторых видах мимикрии. Но использование наших критериев, хотя их и нельзя считать абсолютными, всё же облегчает различение типичных примеров параллелизма и конвергенции.

Очень сложную картину переплетения гомологии, аналогий, параллелизмов и конвергенции даёт история формирования среднего уха у наземных позвоночных. Ещё Гаупп (Gaupp 1913) предположил, что среднее ухо формировалось у бесхвостых амфибий, завропсид и у млекопитающих независимо. Многие авторы в наше время дали дополнительные аргументы этому предположению (Татаринов 1976а; Shishkin 1975; Lombard, Bolt 1979; Jarvik 1980). Во всех группах наземных позвоночных полость среднего уха формировалась за счёт различных (негомологичных) дивертикулов спиракулярного жаберного мешка, гомологичного в целом у всех позвоночных. Внутренний отдел звукопроводящего аппарата – стремячко *stapes* гомологичен у всех наземных позвоночных, соответствуя гиомандибуле рыб. Однако наружные отделы стапеса, вплетённые в барабанную перепонку, негомологичны у бесхвостых амфибий и у завропсид. У млекопитающих в среднее ухо «втягиваются» ещё и задние челюстные косточки. Барабанная перепонка также, возможно, не гомологична у перечисленных групп тетрапод, формируясь независимо у амфибий, завропсид и предков млекопитающих. В её формировании конвергенции, определяемые сходством функции, сочетаются с параллелизмами, определяемыми топографической связью с производными спиракулярного мешка (Татаринов 1976а, 1983).

Высказываний о природе механизмов, лежащих в основе параллелизмов, имеется очень много, но почти все они могут быть подразделены на две группы. Большинство современных авторов склонны видеть в параллелизме проявления сходства генотипа у родственных организмов и объяснять параллельно приобретаемое сходство гомологическими мутациями гомологических генов (Rensch 1960; Воронцов 1966; Тимофеев-Рессовский, Воронцов, Яблоков 1968, 1977; Оно 1973; Красилов 1977; и др.), тогда как другие исследователи полагают, что в основе этого явления лежит общность морфогенетических или эпигенетических механизмов (Шмальгаузен 1942, 1964, 1969; Воробьёва 1980; Дубинин 1966), проявляющаяся, в частности, в «оживлении» латентных потенций (Haescker 1925; Herre 1951, 1952, 1964; Osche 1965, 1966). С.В.Мейен (1975) предпочитает говорить не о латентных потенциях, а о «процессуальном сохранении», не особенно расшифровывая это понятие, но тем не менее видя в нём основной смысл направленности эволюции. Однако параллельное возникновение сходного признака, на наш взгляд, далеко не всегда позволяет говорить о наличии латентной потенции.

Некоторые авторы указывают, кроме того, на ограничение резерва наследственной изменчивости и её фенотипических проявлений (Дубинин 1966), вообще на ограниченность эволюционного процесса (Дубинин 1966; Голдовский 1974) или же на наличие своего рода «эволюционных запретов», делающих невозможным для представителей отдельных групп организмов эволюцию в том или ином частном направлении (Мейен 1975; Воронцов 1980). Все эти факты, равно как сходство среды и сходное направление отбора (ортоселекция), действительно играют известную роль в определении направлений эволюционного процесса и сходства эволюционных преобразований даже у далёких генетически организмов (Татаринов 1976а). Известную роль в ограничении направлений эволюции может играть и кардинальное биохимическое сходство самых различных организмов (Голдовский 1974). В целом, однако, проблема представляется мне более сложной и не допускающей однозначного решения.

Остановимся в качестве примера на вопросе об эволюционных запретах, идея о которых приобретает всё большую популярность среди биологов «организменного» уровня. Однако большинство примеров, приводимых сторонниками этой идеи, сводится к констатации факта, что для различных групп организмов характерны разные приспособления, биологическая же природа запретов, как правило, не устанавливается. Анализ этого решающего вопроса часто подменяется общими рассуждениями. Приводимые примеры иногда интересны, хотя вряд ли они проясняют вопрос о природе параллелизмов. Очень часто и сами запреты оказываются не столь уж жёсткими, как это декларируется. Так, сам факт существования безлёгочных саламандр *Plethodontidae* отвергает утверждение о «невозможности» утраты лёгких у наземных позвоночных (Северцов 1973), причём остаётся необъяснённым и тот факт, что даже при очень сильном развитии кожного дыхания и далеко идущем упрощении строения лёгких последние никогда полностью не редуцируются у бесхвостых и безногих амфибий. Вопреки имеющимся высказываниям (Воронцов 1980), известны примеры и адаптации амфибий к морской воде (*Rana cancrivora* – Gordon, Schmidt-Nielsen, Kelly 1961) и адаптации акул и скатов – к пресной (*Carcharinus*, *Potamotrygonidae*). Действительные примеры эволюционных запретов касаются таких общих вещей, как ограниченная возможность увеличивать размеры тела без эквивалентного увеличения поверхности у организмов, лишённых органов дыхания, определённые ограничения в увеличении размеров тела у наземных животных, особенно не обладающих внутренним скелетом, и др. Подобного рода «запреты» имеют всё же лишь отдалённое отношение к проблеме параллелизмов, поскольку в пределах «разрешённого» остаётся возможность практически полной неповторимости особенностей строения организмов.

Типы параллелизмов. Прежде всего отметим, что параллелизмы могут иметь весьма различную природу и что это понятие объединяет до известной степени разнородные явления. Мы подразделяем параллелизмы на генотипические, биохимические, тканевые и морфологические (Татаринов 1977). Из этих четырёх групп только генотипические параллелизмы в полной мере основываются на гомологических мутациях гомологических генов, именно они составляют основу гомологических рядов наследственности Н.И.Вавилова (1935)*. Однако генотипические параллелизмы охватывают лишь незначительную и второстепенную часть филогенетических параллелизмов. Весьма скептически к генной концепции филогенетических параллелизмов относились также Шмальгаузен (1942, 1964, 1969) и Дубинин (1966).

Мутации генов непосредственно проявляются в изменениях аминокислотной последовательности в соответствующих белках, чаще всего ферментной или регуляторной (гормоны и др.) природы, тогда как наиболее яркие примеры филогенетических параллелизмов касаются сложных морфологических признаков, реализация которых в большой степени зависит от участия эпигенетических факторов. Нельзя не признать, что успехи молекулярной биологии показали ошибочность прежней точки зрения Добжанского (Dobzhanski 1955), по которой идентичные, или гомологичные, гены удаётся обнаружить только у организмов, связанных очень тесным родством. Накапливается всё больше фактов, свидетельствующих в пользу замечательного сходства гомологичных генов и кодируемых ими белков у самых отдалённых организмов, что позволило в ряде случаев реконструировать филогенетические связи между организмами, относящимися даже к различным типам животных и растений. Очень эффективным оказалось изучение с этой целью состава цитохрома *C* у разных эвкариот (Fitch 1976). Всё шире используются молекулярные данные и для реконструкции филогении позвоночных, в частности по строению гемоглобинов, кристаллина, фибринопептидаз, карбангидраз и других белков (Goodman, Olson, Beeber, Czelusniak 1982).

Однако в целом эти факты свидетельствуют скорее о замечательном консерватизме в строении ряда генов и кодируемых ими белков и о невысоких темпах их дивергенции, а не о сколько-нибудь значительном распространении конвергенции и параллелизмов в эволюции этих макромолекул (Антонов 1982; Dover, Flavell 1982). Некоторые теоретики геносистематики вообще склонны отвергать саму возможность кон-

* 1Как можно видеть из формулировок Н.И.Вавилова (1935), он объединял под названием гомологических рядов наследственности практически все типы параллелизмов, но основные его примеры относятся именно к генотипическим параллелизмам, исследование которых и составляет оригинальное содержание его труда. Большинство авторов поэтому связывают гомологические ряды Вавилова только с генотипическими параллелизмами (Воронцов 1966; Дубинин 1966; Купцов 1975).

вергентной и параллельной эволюции таких сложных биологических полимеров, как ДНК, РНК и белки, указывая на ничтожную статистическую вероятность такого рода изменений в их строении (Медников 1980).

Однако такое заключение было бы правильным лишь в том случае, если бы мы могли говорить о равной вероятности всевозможных нуклеотидных замещений в молекулах нуклеиновых кислот и, что ещё более важно, если бы мы могли исключить воздействие отбора на нуклеотидные и аминокислотные замещения, придав нейтралистской теории М.Кимуры (1984) универсальное значение. Между тем накапливаются данные, свидетельствующие о параллелизмах в эволюции, например, панкреатической рибонуклеазы млекопитающих (Fitch 1977), о воздействии отбора на эволюцию иммуноглобулинов позвоночных (Schopf, Harrison 1983), и др. В связи с этим нам кажутся весьма примечательными факты спорадического распространения у различных организмов, казалось бы, специфических белков позвоночных, в том числе и гормональной природы. Так, инсулин обнаружен у кишечной палочки, инфузории *Tetrahymena pyriformis* и у некоторых насекомых, соматостатин – у *T. pyriformis*, релаксин, казалось бы, специфичный для живородящих млекопитающих, – у некоторых бактерий и у *T. pyriformis*, β_2 -микроглобулин – у кишечнорастворимых и у кольчатых червей, антигены гистосовместимости – у насекомых, а гомолог, казалось бы, специфичного для иммунной системы млекопитающих нейронного гликопротеина Thy-1 выделен недавно из нервной ткани кальмара (Schwabe, Warr 1984).

Швабе и Уорр склонны объяснять эти факты вторичной утратой в ходе эволюции соответствующих белков большинством животных, но мне кажется возможным, что здесь мы встречаемся с приобретением специфического белка различными неродственными организмами путём параллельной эволюции из менее специфичных молекул-предшественников. Иначе трудно объяснить тот, например, факт, что релаксин кишечной палочки сходен с крысиным, а релаксин *Bacillus subtilis* – с релаксином морской свинки. Естественно, что подобные факты указывают также на возможность резкого изменения функций гомологических белков в процессе их эволюции, что было известно и ранее, например, относительно гормона задней доли гипофиза окситоцина. Напомним, что у амфибий этот гормон участвует в регуляции водного обмена, а у живородящих млекопитающих содействует сокращениям матки при родах и секреции молока.

Другое возможное объяснение спорадического распространения родственных или даже крайне сходных белков у весьма отдалённых друг от друга организмов – их горизонтальный перенос, в некоторых случаях осуществляемый при посредстве ретровирусов или плазмид.

Нужно отметить, что естественный горизонтальный перенос генов на уровне эвкариот и особенно многоклеточных организмов – явление довольно редкое; Р.Б.Хесин (1984) в своём обзоре фактического материала по вопросам нестабильности генома, и в частности горизонтального переноса между про- и эвкариотами, подчёркивает, что таким путём передаются, как правило, лишь единичные гены, которые к тому же редко фиксируются отбором (с. 378). Для передачи генов от ретровирусов к многоклеточным организмам необходимо, чтобы вирус проник в герминативные клетки, дающие начало новому поколению, или – при вегетативном размножении – именно в те соматические клетки, которые дают начало новому организму.

Хесин (с. 374) указывает, что «наиболее вероятна миграция генов между генетическими системами эндосимбионтов и хозяина. Передачу Cu-Zn-супероксиддисмутаза светящихся рыб семейства *Leiognathidae* к их блюминисцентному симбионту бактерии *Photobacter liognathi* Хесин называет чуть ли не «единственным примером» естественной передачи генов между про- и эвкариотами (с. 373). Помимо этого, известны и некоторые другие факты, свидетельствующие в пользу горизонтального переноса генов между некоторыми организмами, в частности, у ряда высших обезьян обнаружена последовательность ДНК, родственная эндогенному ретровирусу кошачьих RD114 (с. 290-291). Хесин (с. 374) указывает также, что если только митохондрии эвкариотических клеток действительно произошли от эндосимбиотических бактерий, то при этом, несомненно, предковые бактерии передали в геном эвкариот большинство своих генов.

Иную позицию занимает В.А.Кордюм (1982), по мнению которого горизонтальным путём нормально передаются целые блоки генов, в результате чего сальтационно возникают совершенно новые группы организмов (с. 206). Иного механизма макроэволюции, по Кордюму, просто не существует, поэтому все новые группы организмов возникают только таким способом, а не посредством постепенного преобразования предковых форм. Естественному отбору Кордюмом отводится лишь роль фактора, проводящего «доработку» случайно возникших адаптации (с. 144–145). В результате горизонтального переноса возникают и многие инадаптивные «монстры», которые обречены на скорое вымирание. К числу таких монстров отнесены, в частности, все динозавры (с. 144-145). Поставщиками новой информации, по Кордюму, являются микроорганизмы, а её основными потребителями – «наиболее быстро эволюирующие объекты», относящиеся к «стволовым линиям эволюции» (с. 135). Перенос блоков генов облегчается тем, что «в критические периоды жизни популяций ... предельно ослабевают все защитные функции, в том числе те, которые отвечают за регуляцию поступления и степень блокирования экзогенного генетического материала».

ла». Такие критические ситуации создаются, в частности, «некоторыми глобальными изменениями», которые «сразу или через какое-то время приводят к появлению новых эволюционных таксонов» (с. 151-152).

Примечательно, что никаких прямых фактов, которые могли бы обосновать идею о возникновении посредством горизонтального переноса хотя бы одной-единственной группы организмов, Кордью не приводит. Всё остаётся на уровне общих рассуждений, неконкретность которых весьма затрудняет саму возможность серьёзного анализа концепций Кордьюма. Между тем данные сравнительной анатомии, эмбриологии, физиологии и других биологических дисциплин, включая молекулярную биологию, определённо указывают на наличие преемственности между главными группами эвкариот. Поэтому концепцию сальтационного хода эволюции на основе горизонтального переноса вряд ли можно считать научной.

Нам кажется, что предполагать генную природу филогенетических параллелизмов можно только в тех случаях, когда удаётся показать соответствие их рядам индивидуальной изменчивости у каких-либо родственных организмов. Даже и при таком ограничении в одну группу с генотипическими параллелизмами могут попасть близкие к ним, но не идентичные биохимические параллелизмы. Как правило, генотипические параллелизмы проявляют черты мозаичной изменчивости, свойственные зачастую и индивидуальной изменчивости. Случаи филогенетических параллелизмов морфологического характера, обусловленные гомологическими мутациями гомологических генов, по-видимому, весьма редки; в этом отношении мы вполне разделяем скепсис Добжанского, Шмальгаузена и Дубинина. Последний автор противопоставляет мутационным параллелизмам эволюционные, которые обычно и рассматриваются филогенетиками (Дубинин 1966). Сходную позицию занимает Медников (1981, с. 129), который полагает, что подавляющую массу фактов, лежащих в основе закона гомологических рядов, составляют «гомологии, ложные на уровне гена, но кажущиеся истинными на уровне фенотипического признака».

Биохимическими можно называть параллелизмы, проявляющиеся в независимом появлении у разных, подчас даже не связанных близким родством организмов, весьма сходных метаболитов, отдельных метаболических реакций или даже их циклов. Отдельные примеры биохимических параллелизмов приводились нами выше, другие можно найти в разного рода справочной и специальной литературе (Alston, Turner 1963; Уолд 1962; Флоркен 1947; Хочачка, Сомеро 1977). Упомянём здесь дополнительно о независимом появлении у полярных рыб гликопротеидных антифризов, использовании у глубоководных рыб и ракообразных восков для повышения плотности тела, использовании мочевины для осморегуляции у миног, хрящевых рыб, латимерии и

отдельных амфибий – лягушка-крабобед *Rana (Fejervarya) cancrivora*.

Биохимические параллелизмы тесно связаны с генотипическими. Возможно, что в некоторых случаях независимое появление сходных метаболитов белковой природы непосредственно зависит от мутаций гомологических генов. Более ясными становятся эти случаи тогда, когда изменённые белки по крайней мере у некоторых организмов приобретают совершенно новые функции. В других случаях большую роль может играть регуляция активности генов уже имеющимися метаболитами. Установлено, например, что при переключении метаболизма амфибий с аммонотелии на уреотелию большую роль играет возрастание активности РНК-полимеразы, активируемой гормоном щитовидной железы. Но в том же процессе переключения на уреотелию большую роль играют и эпигенетические процессы, проявляющиеся, например, в биосинтезе карбамилфосфатсинтетазы 1 (Хочачка, Сомеро 1977)

Биохимические параллелизмы, смыкаясь на одном полюсе с генотипическими, на другом переходят в морфологические, составляющие, по-видимому, основную часть филогенетических параллелизмов. В простейших случаях речь идёт о морфологическом выражении самого наличия или отсутствия таких метаболитов, как пигменты (Медников 1981). Однако возможно, что непосредственную биохимическую основу имеют и многие более сложные морфологические особенности. Так, в отложении извести в покровах у моллюсков и ракообразных, ведущем к формированию у них скелетной ткани (раковины у моллюсков, минерализованного хитинового панциря у ракообразных), большую роль, по-видимому, играет гидролиз мочевины уреазой, в результате чего образуется свободный аммиак; последний служит акцептором протонов при диссоциации бикарбоната с образованием карбоната, что, в свою очередь, ведёт к осаждению в соответствующих тканях (мантии, хитиновом покрове) CaCO_3 (Хочачка, Сомеро 1977).

Возможно, что такого рода простые биохимические процессы сыграли важную роль в приобретении морскими организмами известкового скелета – одного из наиболее загадочных явлений в эволюции жизни на рубеже венда и кембрия. Интересно, что аналогичный процесс параллельного и более или менее синхронного формирования сильно минерализованной скелетной ткани наблюдается и в эволюции позвоночных, среди которых бесчелюстные приобрели костный скелет в кембрии-силуре, а разнообразные группы настоящих рыб (панцирные, кистеперые, двоякодышащие, лучепёрые, акантодии) – почти одновременно при переходе от силура к девону. Интересно, что минерализованный наружный скелет приобретался позвоночными, по-видимому, раньше внутреннего, что придаёт этому процессу дополнительное сходство с эволюцией скелета у беспозвоночных. Интересно, что у позвоночных чрезвычайно большую роль в минерализации тканей играет

гормональная регуляция кальциевого обмена (Селье 1972).

Тканевые параллелизмы, проявляющиеся в независимом развитии у разных организмов очень сходно дифференцированных тканей, тщательно анализировались А.А.Заварзиным (1934, 1950, 1953). Общеизвестны примеры независимого формирования у насекомых и позвоночных поперечно-полосатой мускулатуры, клеток крови у разных животных, известкового внутреннего и раковинного скелета у различных беспозвоночных, хрящевой ткани у головоногих моллюсков и позвоночных. Кератинизированный (роговой) эпителий среди позвоночных характерен для амниот, но отдельные роговые структуры обнаруживаются также у круглоротых («зубы»), костистых рыб и амфибий. Сходство при тканевых параллелизмах распространяется подчас на тончайшие детали строения; секретирующие клетки солевой железы различных позвоночных оказываются крайне схожими даже при электронно-микроскопическом исследовании (Dunson 1976).

При тканевых параллелизмах очень ярко выступает зависимость структуры от функциональных требований, что сближает эти явления с конвергенцией. Однако в не меньшей степени тканевые параллелизмы определяются сходством процессов цитохимической дифференциации, основывающимся на кардинальном биохимическом сходстве самых разных организмов*. Поэтому мы с известной условностью считаем возможным относить рассматриваемые явления не к конвергентному, а к параллельному сходству.

Участие механизмов цитохимической дифференциации сближает, по нашему мнению, тканевые параллелизмы с биохимическими ещё в большей степени, чем с собственно морфологическими.

Мне не кажется, однако, бесспорным отнесение к тканевым параллелизмам процессов, связанных с цитоархитектонической и нейронной организацией отделов мозга и вегетативной нервной системы. В этом случае мы имеем дело не столько с дифференциацией морфологии нейронов, образующих нервную ткань, сколько с организацией пространственного расположения нейронов и их связей друг с другом. Поэтому, например, сходство в нейронной организации автономной нервной системы членистоногих и позвоночных (Заварзин 1950) мы склонны относить не к тканевым, а к морфологическим параллелизмам.

Как известно, в гистологии наряду с концепцией параллельной эволюции тканей существует и концепция их дивергентной эволюции. Сторонники последней делают акцент на явлениях дивергенции, наблюдаемых при филогенетической дифференциации тканей, имеющих различное происхождение в онтогенезе (Хлопин 1946). Нам кажется,

* Интересные данные об участии единого «дифенилоксидазного биохимического механизма» (Чага 1980) при склеротизации белков кутикулы членистоногих и туники асцидий и при некоторых защитных реакциях у этих беспозвоночных приведены А.А.Заварзиным (1982).

что теория тканевой дивергенции должна не противопоставляться теории тканевых параллелизмов, а скорее дополнять последнюю, указывая, что параллелизмы на тканевом уровне совмещаются и с дивергентными процессами. Аналогичное явление на организменном уровне иногда называют конвергентной дивергенцией (Цвелёв 1979).

Последнюю группу параллелизмов образуют собственно морфологические, к которым относится большинство приведённых выше примеров. Именно с морфологическими параллелизмами чаще всего приходится встречаться при филогенетических исследованиях, и именно они весьма затрудняют выявление родственных связей между организмами, поскольку очень часто независимо приобретённое сходство при параллелизмах ошибочно принимается за унаследованное от общего предка. В отличие от тканевых параллелизмов, морфологические основываются в значительной мере не на процессах цитохимической дифференциации, а на более общих механизмах морфогенеза (поля, градиенты, индукция, гетерохронии, аллометрический рост и др.). Конечно, и эти морфогенетические процессы связаны с процессами биохимической и цитохимической дифференциации, однако в целом морфологические параллелизмы достаточно чётко отличаются как от тканевых, так и от биохимических. В механизмах морфогенеза отчётливо проявляются как закодированные в геноме, так и эпигенетические процессы (Миничев 1982).

Филогенетическое значение параллелизмов. В привлечении внимания к филогенетическому значению механизмов онтогенеза большую роль сыграли работы Шмальгаузена (1942, 1964) и Уоддингтона (1964). Последний ввёл в широкое употребление термин «канализация развития» (Waddington 1942). Особое внимание привлекает то обстоятельство, что даже небольшие сдвиги в генетической программе развития, усиливаясь в ходе последующих взаимодействий на клеточном и тканевом уровне, могут привести к значительным преобразованиям фенотипа (Alberch 1980, 1981; Gerhart 1981; Rachootin, Thomson 1981; Maderson *et al.* 1982). Экспериментально показано, что изменения в концентрации отдельных метаболитов (витамин А) могут вести к развитию перьев из закладок роговых чешуи на ногах цыплёнка (Dhonailly, Hardy, Sengel 1980). В аналогичных экспериментах на тканевых культурах (кожа мыши) показана возможность превращения закладок волос в железы (Hardy 1968). Выявлен пороговый характер ряда морфогенетических процессов, что нашло отражение в термине «бифуркация программ развития» (Oster, Alberch 1982). Так, например, переключение эпителия на путь формирования чешуи и перьев или желёз, волос и зубов во многом связано с его эвагинацией или инвагинацией в области эмбриональных плакод. Само формирование плакод связано с дифференциацией внутриклеточных белковых фибрилл, образующих

клеточный скелет. Первичные генные изменения, ведущие к небольшим преобразованиям химического состава метаболитов и изменению содержания внутриклеточных белков, преобразуются в морфологические изменения сформированного организма, лишь вовлекаясь в процессы морфогенеза, резко усиливающие их эффект (Oster, Alberch 1982).

Чрезвычайно большую роль в эволюции играют также гетерохронии, выявляемые почти в каждой работе, где сопоставляются особенности морфогенеза у близких видов.

Если момент закладки органа обычно контролируется внутренними факторами, то в определении интенсивности и момента окончания роста органа существенную роль могут играть и экзогенные факторы (Hall 1984). Очень часто в основе гетерохроний лежат временные сдвиги в индукционных взаимодействиях, ведущие подчас к неожиданным эффектам. Так, у кур известны мутанты, не способные к формированию роговых чешуи даже при взаимодействии «мутантного» эпидермиса с мезенхимой нормальных эмбрионов того же возраста. Однако при использовании в эксперименте мезенхимы несколько более поздних нормальных эмбрионов мутантный эпидермис оказывается всё же способным к формированию роговой чешуи (Hall 1984).

Подобные результаты привели отдельных исследователей к мысли о том, что механизмы морфогенеза не только должны учитываться при анализе эволюционных процессов, но что они могут играть определяющую роль в эволюции (Ho, Saunders 1979). Такое заключение нам кажется неоправданным как в силу неизбежного влияния отбора на все процессы генетической и морфологической дифференцировки, так и в силу того, что, переходя из поколения в поколение, морфогенетические процессы опосредуются генными программами, определяющими их изменение. Пороговый характер многих онтогенетических процессов ещё не доказывает, как нам кажется, что и в филогенезе переход от одной структуры к другой совершался так же просто, как и в онтогенезе. Ткани цыплёнка, например, способны к формированию как роговых чешуи, так и перьев, тогда как ткани лишённых оперения предков птиц были способны к формированию лишь роговых чешуй. И для того, чтобы развилась способность к формированию перьев, необходимы были преобразования и генетической программы развития, и морфогенных потенциалов тканей, для чего, вероятно, было недостаточно лишь изменить внутриклеточное содержание витамина А. Но как бы то ни было, нельзя не прийти к выводу, что механизмы онтогенеза могут играть существенную роль в канализации филогенеза, в явлениях направленности органической эволюции. В этом отношении концепции современного дарвинизма (синтетической теории эволюции) должны быть дополнены.

Общим для всех типов параллелизмов является, как мы уже ука-

зывали, то, что характер преобразований при них во многом определяется спецификой организма. Однако мы не считаем достаточной формулировку Шмальгаузена (1969, с. 392): «При параллельном развитии сходство объясняется частью общностью происхождения, а частью — приспособлением к сходной среде. Различия объясняются начальным расхождением признаков». Параллелизмы в одних признаках постоянно сопровождаются дивергенцией в других. Сходство же при параллельном развитии объясняется не столько простой общностью происхождения, сколько проявлением в эволюции латентных потенций, заложенных в механизмах морфогенеза, генотипе, метаболизме. Но все латентные потенции, лежащие в основе параллелизмов, приводятся в действие, как мы полагаем, давлением естественного отбора. Даже самые глубокие параллелизмы идут в направлении отбора, а не вопреки ему; внутренние потенции лишь канализируют направления преобразований, придавая им сходное фенотипическое выражение. Поэтому параллелизмы имеют нечто сходное с более общим, но малоконкретным понятием об ограниченности эволюционного процесса (Завадский, Сутт 1973).

Далеко не во всех случаях направленной эволюции мы можем говорить о параллелизмах. Подобные явления могут обуславливаться также ортоселекцией (Plate 1912), конвергенцией и в некоторых случаях более прямым влиянием среды, выражающимся, например, в зависимости толщины и массивности раковины моллюсков от солёности водоёма (Давиташвили 1977). Ортоселекция может обуславливать как параллелизмы, так и конвергенцию, например, при развитии мимикрии. Мы не считаем, что ортоселекция, о которой предпочитают говорить некоторые авторы (Шмальгаузен 1969), охватывает все случаи параллелизмов. Ортоселекция выражается преимущественно в развитии целой филогенетической ветви (при конвергенции двух или нескольких ветвей) в сходных условиях среды в определённом направлении, тогда как при параллелизмах мы встречаемся подчас со спорадическим проявлением сходных признаков у широко разобщённых форм, эволюирующих по весьма различным направлениям. Поэтому нам не представляются точными формулировки И.И.Шмальгаузена (1969) и А.С.Северцова (1982), которые утверждают, что параллельно эволюирующие организмы после первоначального периода дивергенции развиваются в сходной среде, — такие формулировки охватывают только часть явления параллелизмов.

Исследование параллелизмов может иметь прогностическое значение. Значение рядов наследственной изменчивости позволяет предсказывать появление мутантов с определённым фенотипическим выражением у родственных форм (Вавилов 1935). Сложнее дело обстоит с остальными типами параллелизмов (биохимические, тканевые и мор-

фологические), где появление сходных признаков в ряду родственных форм зависит от многих факторов, в том числе и от направления естественного отбора. Тем не менее и в этих случаях закономерная встречаемость определённых (морфологических) признаков у изученных видов того или иного крупного таксона позволяет с определённой вероятностью ожидать появления сходных признаков и у ещё не изученных видов. Такой прогноз можно делать как при спорадической встречаемости той или иной особенности, так и при выявлении определённых эволюционных тенденций, свойственных изучаемому таксону. При изучении морфологических параллелизмов наиболее достоверные прогнозы удаётся делать, по-видимому, в отношении форм с относительно простой морфологией. Не без успеха такого рода прогнозы делались А.Ю.Розановым (1973) при изучении параллелизма у археоциат.

Возможность подобного прогнозирования не означает, однако, запрограммированности эволюционного процесса, направление которого в каждой конкретный момент определяется несколько по-особому складывающимися соотношениями организма и среды, т.е. направлением отбора. В некоторых случаях направление отбора может быть достаточно стабильным. Поэтому, например, для группы, вставшей на путь узкой специализации, мы с известной степенью достоверности можем прогнозировать дальнейшую эволюцию по избранному пути и предсказать общий характер будущих изменений. Однако конкретные признаки, приобретаемые разными видами, могут быть различными даже при весьма сходном направлении отбора, которое может меняться как вследствие накопления различий организмами, так и вследствие изменения условий среды. Такие же факторы, как «биохимическое предопределение» (Кеньон, Стейнман 1972)*, резерв наследственной изменчивости, численность популяций, плодовитость и скорость смены поколений, дрейф генов и, наконец, механизмы цитохимической и морфологической дифференциации, играют в определении направления эволюции явно второстепенную роль по сравнению с отбором.

Таким образом, если мы и можем иногда говорить о направлении эволюции таксона, то вряд ли возможно предсказать эволюционную судьбу любого конкретного вида (за возможным исключением далеко ушедших по пути вымирания) и точно охарактеризовать его будущих потомков. Эволюция обладает многими характеристиками недетерминированного случайного процесса, и в этом отношении она может быть уподоблена марковскому процессу (Тахтаджян 1966; Филюков 1972;

* 1Под этим термином Кеньон и Стейнман понимают не биохимическую запрограммированность процесса эволюции, предопределяющую её ход, а химическую предрасположенность метаболитов к определённым реакциям, образованию определённых биополимеров и пр. «Биохимическое предопределение», безусловно, выступает в роли существенного фактора, ограничивающего возможные пути биохимической эволюции.

Завадский, Сутт 1973; Эйген 1973). Эта аналогия нам представляется всё же поверхностной: марковский процесс, как известно, это процесс без последствия, в котором вероятность изменения для того или иного объекта не зависит от течения процесса в предшествующий период. Типичным примером марковского процесса является, как известно, радиоактивный распад, при котором вероятность распада каждого конкретного атома в данный момент определяется случайными факторами. В эволюционном же процессе мы постоянно встречаемся с различной величины (обычно очень малым) последствием, придающим эволюции черты направленности (Татаринов 1985). Поэтому марковским цепям скорее может быть уподоблен мутационный процесс, а не сама эволюция. Нельзя не отметить, что направленность эволюции выявляется только при изучении путей развития целых таксонов, состоящих из множества видов. Она имеет вероятностную природу. Эволюционная судьба каждого отдельно взятого вида во многом определяется случайными факторами.

Литература

- Баев А.А. 1981. Революция в биологии: её смысл и значение // *газ. «Комсомольская правда»* 10 июля.
- Барсболд Р. 1983. *Хищные динозавры мела Монголии*. М.: 1-120.
- Бляхер Л.Я. 1971. *Проблема наследования приобретённых признаков*. М.: 1-274.
- Борисяк А.А. 1973. Ковалевский. Его жизнь и научные труды // *Избр. тр.* М.: 208-284.
- Борисяк А.А. 1940. Палеонтология и дарвинизм // *Журн. общ. биол.* 1, 1: 34-41.
- Вавилов Н.И. 1935. *Закон гомологических рядов наследственности*. М.: 1-55.
- Воробьёва Э.И. 1977. *Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб*. М.: 1-239.
- Воробьёва Э.И. 1980. Параллелизмы и конвергенция в эволюции кистеперых рыб // *Морфологические аспекты эволюции*. М.: 7-28.
- Воробьёва Э.И. 1984. Структурные перестройки при переходе позвоночных из воды на сушу // *Морфологические исследования животных*. М.: 3-12.
- Воронцов Н.Н. 1966. О гомологической изменчивости // *Проблемы кибернетики*. М., 16: 221-229.
- Воронцов Н.Н. 1980. Синтетическая теория эволюции: её источники, основные постулаты и нерешённые проблемы // *Журн. Всесоюз. хим. общ-ва им. Д.И.Менделеева* 25, 3: 293-312.
- Гексли Т. 1927. *О причинах явлений в органическом мире*. М.; Л.: 1-144.
- Гиляров М.С. 1970. *Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше*. М.: 1-214.
- Гиляров М.С. 1975. Общие направления эволюции насекомых и высших позвоночных // *Зоол. журн.* 74: 822-831.
- Голдовский А.М. 1974. Проблема ограничений эволюционного процесса // *История и теория эволюционного учения*. Л., 2: 91-95.
- Давиташвили Л.Ш. 1977. *Эволюционное учение*. Тбилиси, 1: 1-477.
- Давиташвили Л.Ш. 1978. *Эволюционное учение*. Тбилиси, 2: 1-523.
- Дарвин Ч. 1939. Происхождение видов // *Собр. соч.* М., 3: 1-589.
- Дубинин Н.П. 1966. *Эволюция популяций и радиация*. М.: 1-678.
- Завадский К.М. 1973. *Развитие эволюционной теории после Дарвина. 1859–1920 годы*. Л.: 1-423.

- Завадский К.М., Сутт Т.Я. 1973. К вопросу о природе ограничений эволюционного процесса // *История и теория эволюционного учения*. Л., 1: 42-47.
- Заварзин А.А. 1934. Об эволюционной динамике тканей // *Арх. биол. наук*. **36 (А)**, 1: 1-64.
- Заварзин А.А. 1950. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы // *Избр. тр.* М.; Л., 3: 1-419.
- Заварзин А.А. 1953. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани // *Избр. тр.* М.; Л., 4: 1-717.
- Заварзин А.А. 1982. Развитие теории параллелизма на примере работы кафедры цитологии и гистологии ЛГУ // *Проблемы развития морфологии животных*. М.: 75-89.
- Иванов А.В., Мамкаев Ю.В. 1973. *Ресничные черви (Turbellaria), их происхождение и эволюция*. Л.: 1-221.
- Кенъон Д., Стейнман Г. 1972. *Биохимическое предопределение*. М.: 1-336.
- Кимура М. 1984. *Молекулярная эволюция: Теория нейтрализма*. М.: 1-412.
- Кордюм В.А. 1982. *Эволюция и биосфера*. Киев: 1-261.
- Коржуев П.А. 1948. *Эволюция дыхательной функции крови*. М.: 1-273.
- Красилов В.А. 1975. Предки покрытосеменных // *Проблемы эволюции* 4: 76-106.
- Красилов В.А. 1977. *Эволюция и биостратиграфия*. М.: 1-254.
- Купцов А.И. 1975. О законе гомологических рядов в наследственной изменчивости // *История и теория эволюционного учения*. Л., 3: 169-176.
- Курзанов С.М. 1983. Авимимус и проблема происхождения птиц // *Ископаемые рептилии Монголии*. М.: 104-109.
- Левин М.Л. 1934. Предисловие // В.Грегори. *Эволюция лица от рыбы до человека*. М.; Л.: 3-9.
- Матвеев Б.С. 1963. О происхождении гетеродонтной зубной системы млекопитающих по данным онтогенеза // *Тр. МОИП. Сер. биол.* **10**: 62-74.
- Медников Б.М. 1980. Применение методов геносистематики в построении системы хордовых // *Молекулярные основы геносистематики*. М.: 1-268.
- Медников Б.М. 1981. Современное состояние и развитие закона гомологических рядов в наследственной изменчивости // *Проблемы новейшей истории эволюционного учения*. Л.: 127-135.
- Мейен С.В. 1971. *Из истории растительных династий*. М.: 1-223.
- Мейен С.В. 1975. Проблема направленности эволюции // *Итоги науки и техники. Зоология позвоночных* **7**: 66-117.
- Миничев Ю.С. 1982. О механизмах морфогенезов низших беспозвоночных // *Проблемы развития морфологии животных*. М.: 163-171.
- Морган Т.Г. 1936. *Экспериментальные основы эволюции*. М.; Л.: 1-250.
- Оно С. 1973. *Генетические механизмы прогрессивной эволюции*. М.: 1-227.
- Розанов А.Ю. 1973. Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия. М.: 1-165.
- Светлов П.Г. 1972. Параллелизм как принцип эволюционной морфологии // *Наука и техника. Вопросы истории и теории*. Л.: **7**, 2: 84-88.
- Северцов А.С. 1973. Становление ароморфоза // *Журн. общ. биол.* **34**, 1: 21-35.
- Северцов А.С. 1982. *Введение в теорию эволюции*. М.: 1-317.
- Селье Г. 1972. *На уровне целого организма*. М.: 1-122.
- Сутт Т. Я. 1975. О проблеме телеономичности процесса развития в живой природе // *История и теория эволюционного учения*. Л., 3: 187-192.
- Сутт Т.Я. 1977. *Проблема направленности органической эволюции*. Таллин: 1-139.
- 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. 1976а. *Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики*. М.: 1-258.
- Татаринов Л.П. 1976б. Переходные группы между классами позвоночных и закономерности их эволюции // *Журн. общ. биол.* **37**, 5: 543-557.
- Татаринов Л.П. 1977. Эволюционная палеонтология в Советском Союзе: успехи и очередные задачи // *Палеонтол. журн.* 3: 3-11.
- Татаринов Л.П. 1980. Современные данные о происхождении птиц // *Орнитология* **15**: 165-178.
- Татаринов Л.П. 1983. Палеонтология и теория эволюции // *Вести. АН СССР* 12: 40-51.
- Татаринов Л.П. 1984. Палеонтология и теория эволюции. I. Параллелизмы // *Морфологические исследования животных*. М.: 45-57.
- Татаринов Л.П. 1985. Направленность филогенетических процессов и предсказуемость эволюции // *Журн. общ. биол.* **46**, 1: 3-19.
- Тахтаджян А.Л. 1966. *Система и филогения цветковых растений*. М.; Л.: 1-611.
- Тахтаджян А.Л. 1983. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // *Бот. журн.* **68**, 12: 1593-1603.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1968. *Краткий очерк теории эволюции*. М.: 1-408; 2-е изд.: 1977: 1-302.
- Уоддингтон К.Х. 1964. *Морфогенез и генетика*. М.: 1-278.
- Уолд Дж. 1962. Онтогенез и филогения на молекулярном уровне // *Тр. 5-го Международ. биохим. конгр.: Симпоз. «Эволюционная биохимия»*. М.: 19-33.
- Федосеев П.Н. 1981. Философия и естествознание // *Газета «Правда»* 5 июня.
- Филюков А.И. 1972. *Эволюция и вероятность*. Минск: 1-224.
- Флоркен М. 1947. *Биохимическая эволюция*. М.: 1-178.
- Хесин Р.Б. 1984. *Непостоянство генома*. М.: 1-472.
- Хлопин Н.Г. 1946. *Общебиологические и экспериментальные основы гистологии*. М.: 1-479.
- Хочачка П., Семеро Дж. 1977. *Стратегия биохимической адаптации*. М.: 1-398.
- Цвелёв Н.Н. 1979. О значении дивергенции и конвергенции в эволюции организмов // *Вопросы развития эволюционной теории в XX веке*. Л.: 23-31.
- Чага О.Ю. 1980. Орто-дифенолоксидазная система асцидий // *Цитология* **7**, 3: 251-258.
- Шишкин М.А. 1984. Индивидуальное развитие и естественный отбор // *Онтогенез* 2: 115-136.
- Шмальгаузен И.И. 1942. *Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии*. М.; Л.: 1-179.
- Шмальгаузен И.И. 1947. *Основы сравнительной анатомии*. М.: 1-540.
- Шмальгаузен И.И. 1964. *Регуляция формообразования в индивидуальном развитии*. М.: 1-175.
- Шмальгаузен И.И. 1969. *Проблемы дарвинизма*. М.: 1-493.
- Шмальгаузен И.И. 1973. «Происхождение видов» и современные проблемы дарвинизма // *История и теория эволюционного учения*. Л., 1: 5-24.
- Эйген М. 1973. *Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул*. М.: 1-216.
- Adams L.A. 1919. A memoir on the phylogeny of the jaw muscles in recent and fossil vertebrates // *Ann. New York Acad. Sci.* **28**: 51-166.
- Alston R.E., Turner B.L. 1963. *Biochemical Systematics*. New Jersey: 1-216.
- Alberch P. 1980. Ontogenesis and morphological diversification // *Amer. Zool.* **20**: 653-667.
- Alberch P. 1981. Developmental constraints in evolutionary processes // *Evolution and Development: Dahlem Conf. Rep.* **20**: 74-87.
- Beer C.G. 1984. Homology, analogy and ethology // *Hum. Develop.* **27**, 5/6: 297-308.
- Bendix-Almgreen S.E. 1966. New investigation on *Helicoprion* from the phosphoria formation of South-East Idaho, USA // *Biol. skr. Kgl. dan. vid. selsk.* **14**, 5: 54.

- Cherfas J. 1984. The difficulties of Darwinism // *New Sci.* **102**, 1410: 28-30.
- Cisne J.L. 1974. Trilobites and the origin of arthropods // *Science* **186**, 4159: 13-18.
- Clark R.B. 1979. Systematics and phylogeny Annelida, Echiura, Sipuncula // *Chem. Zool.* **4**: 1-68.
- Cruickshank A.R.I. 1968. Tooth structure in *Rhizodus hibberti* Ag., a rhipidistian fish // *Palaeontol. afr.* **2**: 3-13.
- Dhonailly D., Hardy M., Sengel P. 1980. Formation of feathers on chick foot scales: a stage-development . morphogenetic response to retinoic acid // *J. Embryol. and Exp. Morphol.* **58**: 63-78.
- Dobzhanski Th. 1955. *Evolution, Genetic and Man*. New York: 1-347.
- Dunson W.A. 1976. Salt glands in reptiles // *Biology of the Reptilia* / Ed. C.Gans (ed.). Vol. 5. Physiology A. Acad. Press: 471-573.
- Ellenberger P. 1977. Quelques precisions sur l'anatomie et la place systematique tres ape-
ciale de *Cosmosaurus aviceps* (Ladinien supeeieur de Montreal, Catalogue) // *Quadr. Geol. iber.* **4**: 169-188.
- Fitch W.M. 1976. The molecular evolution of Cytochrome C in Eucaryotes // *J. Mol. Evol.* **8**, 1: 13-40.
- Fitch W.M. 1977. The phyletic interpretation of macromolecular sequence information: simple methods // *Major Patterns in Vertebrate Evolution*. NATO Adv. Study Inst. Ser. Ser. A. Life Sci. N. Y.; L.: Plenum Press, **1**: 169-204, **2**: 211-248.
- Gaupp E. (1912) 1913. Die Reichertsche Theorie // *Arch. Anat. und Entwicklungsgesch.* Suppl.: 1-472.
- Gelderen C. van. 1925. Die Morphologie der Sinus durae maris. T. 3. Vergleichenden Ergänzenden, Phyletisches und Zusammenfasen des über die neurokraniellen Venen der Vertebraten // *Ztschr. Anat. und Entwicklungsgesch.* **75**: 525-596.
- Gerhart J. 1981. The cellular basis of morphogenetic change // *Evolution and Development: Dahlem Conf. Rep.*, **20**: 34-41.
- Goodman M., Olson C.B., Beeber J.E., Czelusniak J. 1982. New perspective in the molecular biological analysis of mammalian phylogeny // *Acta zool. fenn.* **169**: 19-35.
- Cordon M.S., Schmltdt-Nielson K., Kelly H.M. 1961. Osmotic regulation in the crab-eating frog (*Rana cancrivora*) // *J. Exp. Biol.* **38**, 9: 659-678.
- Gregory W.K. 1936. On the meaning and limit of irreversibility of evolution // *Amer. Natur.* **70**: 517-528.
- Haas O., Simpson G.G. 1946. Analysis of some phylogenetic terms with attempts at redefinition // *Proc. Amer. Philos. Soc.* **90**, 5: 319-349.
- Haeker V. 1925. *Pluripotenzerscheinungen*. Jena: 1-84.
- Hall B.K. 1984. Developmental processes underlying heterochrony as an evolutionary mechanism // *Can. J. Zool.* **62**, 1: 1-7.
- Hardy M.H. 1968. Glandular metaplasia of hair follicles and other responses to vitamin A excess in cultures of rodent skin // *J. Embryol. and Exp. Morphol.* **46**: 157-180.
- Herre W. 1951. Zur Problematik der Paralleldildungen bei Tieren // *Zool. Anz.* **173**: 309-333.
- Herre W. 1952. Zum phylogenetischen Pluripotenzbegriff // *Evolution und Hominisation* / C.Kurth (ed.). Hamburg: 36-48.
- Herre W. 1964. Zum Abstammungsproblem vol Amphibien und Tyiopoden sowie über Parallelbildung und zum Polyphylie-Fragen // *Anat. Anz.* **173**: 66-91.
- Ho M.W., Sounders P.T. 1979. Beyond neo-Darwinism – an epigenetic approach to evolution // *J. Theor. Biol.* **78**, 4: 579-591.
- Hopson J.A. 1966. The origin of the mammalian middle ear // *Amer. Zool.* **6**: 437-450.
- Jarvik E. 1960. *Theories de l'évolution des vertebres: Reconsiderees a lumiere des recentes decouvertes sur les vertebres inferieurs*. Paris: 1-104.
- Jarvik E. 1967. The homologies of frontal and parietal bones in fishes and tetrapods // *Colloq. intern. CNRS* **163**: 181-213.

- Jarvik E. 1980. *Basic Structure and Evolution of Vertebrates*. Acad. Press, 1: 1-575, 2: 1-337.
- Kermack D.M., Kermack K.A., Musett F. 1958. The jaw articulation of the Docodonta and the classification of Mesozoic mammals // *Proc. Roy. Soc. Biol. B* **149**: 204-215.
- Kermack K.A., Musett F. 1983. The ear in the mammallike reptiles and early mammals // *Acta palaeontol. pot.* **28**, 1/2: 147-158.
- Kermack K.A., Musett F., Rigney H.W. 1973. The lower jaw of *Morganucodon* // *Zool. J. Linn. Soc. London* **53**, 2: 87-175.
- Kermack K.A., Musett F., Rigney H.W. 1981. The skull of *Morganucodon* // *Zool. J. Linn. Soc. London* **61**, 1: 1-558.
- Lombard R.E., Bolt J.R. 1979. Evolution of the tetrapod ear: an analysis and reinterpretation // *Biol. J. Linn. Soc. London* **11**, 1: 19-76.
- Maderson P.F.A. et al. 1982. The role of development in macroevolutionary change: Group rep // *Life Sci. Res. Rep.* **22**: 279-312.
- Mayr E. 1974. Teleological and teleonomic, a new analysis // *Boston Stud. Philos.* **14**: 91-117.
- Olson E.C. 1966. The role of paleontology in the formulation of evolutionary thought // *Bio Science* **16**, 1: 37-40.
- Ørving T. 1977. A survey of odontodes («dermal teeth») from developmental, structural, functional and phyletic points of view // *Linn. Soc. Symp. Ser. N 4: Problems in vertebrate evolution* / Ed. S.M.Andrews, R.S.Miles, A.D.Walker (eds.). Acad. Press: 53-76.
- Osche G. 1965. Über latente Potenzen und ihre Rolle im Evolutions-geschehen: Ein Beitrag zur Theorie des Pluripotenzzphaenomens // *Zool. Anz.* **174**: 411-440.
- Osche G. 1966. Grundzuge der allgerneinen Phylogenetik // L. von Bertalanffy. *Handbuch der Biologie*. Frankfurt, **2**: 817-906.
- Oster G., Alberch P. 1982. Evolution and bifurcation of developmental programmes // *Evolution* **36**, 3: 444-459.
- Ostrom J.H. 1976. *Archaeopteryx* and the origin of birds // *Biol. J. Linn. Soc. London* **8**: 91-182.
- Peterson J.A. 1983. The evolution of the subdigital pad in *Anolis*. 2. Comparisons among the iguanid genera related to the anolines and a view from outside the relation // *J. Herpetol.* **17**, 4: 371-397.
- Plate L. 1912. Prinzipien der Systematik mit besonderer Berücksichtigung des Systems der Tiere // *Kultur Gegenwart*. **2**, 4: 92-164.
- Rachootin S., Thomson K.S. 1981. Epigenesis, paleontology and evolution // *Evol. Today* **2**: 181-193.
- Raup D.M., Sepkoski S.S. 1984. Periodicity of extinctions in geological past // *Proc. Nat. Sci. US. Biol. Sci.* **81**, 3: 801-805.
- Rensch B. 1960. *Evolution Above the Species Level*. Columbia Univ. Press: 1-483.
- Roth V.L. 1984. On homology // *Biol. J. Linn Soc. London* **22**, 1: 13-29.
- Schopf Th.J.M., Harrison R. 1983. The Whitehead symposium on forces molding the genomes // *Paleobiology* **9**, 4: 322-325.
- Schwabe Ch., Warr G.W. 1984. A polyphyletic view of evolution: the genetic potential hypothesis // *Perspect. Biol. and Med.* **27**, 3: 465-485.
- Shishkin M.A. 1975. Labyrinthodont middle ear some problems of amniote evolution // *Colloq. intern. CNRS* **218**: 337-348.
- Simpson G.G. 1945. The principles of classification and classification of mammals // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* **85**: 1-350.
- Stensio K. 1961. Origin et nature des ecailles plavcoïdes et des dents // *Colloq. intern. CNRS* **104**: 75-85.
- Waddington C.H. 1942. Canalization of development and the inheritance of acquired characters // *Nature* **150**, 1247: 563-565.
- Walker A.D. 1972. New light on the origin of birds and crocodiles // *Nature* **237**: 257-263.
- Walker A.D. 1979. New look at the origin of birds and crocodiles // *Nature* **279**, 5710: 234-236.

- Walker A.D. 1985. *Sphenosuchus* and the origin of birds // *Nature* **316**, 5896: 5.
- Walls G.L. 1963. *Vertebrate Eye and its Adaptive Radiation*. New York; London: 1-783.
- Whybrow P.Y. 1981. Evidence for the presence of nasal salt glands in the Hadrosauridae (Ornithischia) // *J. Arid. Environ.* **4**, 1: 43-57.
- Williams E.E., Peterson J.A. 1982. Convergent and alternative designs in the digital adhesive pads of scincid lizards // *Nature* **215**, 4539: 1509-1511.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск 1006: 1692-1697

Исправления в сводке «Список птиц Российской Федерации»

Е.А.Коблик, Я.А.Редькин, В.Ю.Архипов

Евгений Александрович Коблик, Ярослав Андреевич Редькин. Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ, ул. Большая Никитская, д. 6, Москва.
E-mail: koblik@zmmu.msu.ru; yardo@mail.ru

Владимир Юрьевич Архипов. Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН, Пущино, Московская область, Россия; Государственный природный заповедник «Рдейский», ул. Челпанова, 27, г. Холм, Новгородская область, 175270, Россия. E-mail: v.arkhipov@rambler.ru

Поступила в редакцию 27 мая 2014

Со времени опубликования сводки «Список птиц Российской Федерации» (Коблик, Редькин, Архипов 2006) прошло более восьми лет. Как это бывает практически со всеми работами подобного рода, со временем в тексте удалось выявить неточности, ошибки и опечатки, пропущенные при издании рукописи. Кроме того, за прошедшие годы в орнитологической систематике накопилось немало корректив и уточнений, касающихся номенклатурных вопросов: правил написания научных названий таксонов и имён авторов, авторства и дат описаний.

Поскольку нашей сводкой пользуется широкий круг орнитологов, мы сочли необходимым опубликовать список исправлений, чтобы эти неточности и устаревшие данные не множились в работах других авторов, ориентирующихся на наш «Список...» в вопросах фауистики и номенклатуры. Здесь мы сознательно ограничились только исправлением ошибок и уточнением номенклатуры, не касаясь сделанных за последние годы фаунистических регистраций, а также изменений в статусе и таксономических трактовках ряда представителей авифауны Российской Федерации.

С обновлёнными списками птиц регионов России, где учтены новейшие данные филогенетических исследований и сведения о новых находках, можно познакомиться в нашей последней сводке «Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР. Списки видов» (Коблик, Архипов 2014 (в печати); <http://zmmu.msu.ru/spec/publikacii/neserijnye-izdaniya/fauna-ptic-stran-severnoj-vrazii>). Там же есть и уточнения номенклатуры, но лишь до видового уровня (в этой работе не рассматриваются подвиды).

К началу 2014 года в «Списке птиц Российской Федерации» (2006) были выявлены следующие неточности:

Номера страниц	Напечатано Printed	Должно быть Correction required
4	Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2006. 256 с.	Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2006. 281 с.
4	Koblik E.A. Red'kin Ya.A. Arkhipov V.Yu. Check- list of the Birds of Russian Federation. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 2006. 256 p.	Koblik E.A. Red'kin Ya.A. Arkhipov V.Yu. Check- list of the Birds of Russian Federation. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 2006. 281 p.
21, 36, 59, 68, 72,105, 259	<i>Lagopus mutus</i>	<i>Lagopus muta</i>
31	монотипичный род	монотипический род
33, 141, 266	<i>Delichon urbica</i>	<i>Delichon urbicum</i>
35, 178	<i>Aegithalos caudatus magnus</i> (Clark, 1907)	<i>Aegithalos caudatus magnus</i> (A.H. Clark, 1907)
35, 178	(Лафер и др., 2003)	(Лафер и др., 2004)
82, 276	Серощекая поганка	Серощёкая поганка
82, 254	<i>Podiceps grisegena holboellii</i>	<i>Podiceps grisegena holbollii</i>
85	<i>Phalacrocorax capillatus</i> (Temminck et Schlegel, 1848)	<i>Phalacrocorax capillatus</i> (Temminck et Schlegel, 1849)
86, 262	<i>Phalacrocorax pygmaeus</i>	<i>Phalacrocorax pygmeus</i>
87, 264	<i>Butorides striatus</i>	<i>Butorides striata</i>
88	<i>Egretta garzetta</i> (Linnaeus, 1758) <i>Egretta garzetta garzetta</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Egretta garzetta</i> (Linnaeus, 1766) <i>Egretta garzetta garzetta</i> (Linnaeus, 1766)
89	<i>Nipponia nippon</i> (Temminck, 1836)	<i>Nipponia nippon</i> (Temminck, 1835)
89	Калмыкия: Сарпиские озера	Калмыкия: Сарпинские озёра
91	<i>Anser fabalis serrirostris</i> Swinhoe, 1871	<i>Anser fabalis serrirostris</i> Gould, 1852
91, 258	<i>Anser fabalis middendorffi</i>	<i>Anser fabalis middendorffii</i>
95	Камчатка (колл. ЗИН; Бутурлин, Дементьев, 1935)	Камчатка (колл. ЗИН; Бутурлин, 1935)
96, 266	<i>Somateria (mollissima) v-nigra</i> G.R. Gray, 1856	<i>Somateria (mollissima) v-nigrum</i> Bonaparte et Gray, 1855
97	<i>Mergellus albellus</i> Linnaeus, 1758	<i>Mergellus albellus</i> (Linnaeus, 1758)
97, 262	<i>Pernis ptilorhynchus</i>	<i>Pernis ptilorhynchus</i>
99, 256	<i>Buteo lagopus kamchatkensis</i>	<i>Buteo lagopus kamtchatkensis</i>
100	<i>Buteo rufinus</i> (Cretzschmar, 1827) <i>Buteo rufinus rufinus</i> (Cretzschmar, 1827)	<i>Buteo rufinus</i> (Cretzschmar, 1829) <i>Buteo rufinus rufinus</i> (Cretzschmar, 1829)
103	<i>Falco columbarius insignis</i> (Clark, 1907)	<i>Falco columbarius insignis</i> (A.H. Clark, 1907)
104, 262	<i>Lagopus lagopus rossicus</i>	<i>Lagopus lagopus rossica</i>
104	Байджальского хребта	Баджальского хребта
104, 105, 186	Serebrowski	Serebrovski
105	<i>Lagopus mutus mutus</i>	<i>Lagopus muta muta</i>
105	<i>Lagopus mutus</i> ssp.	<i>Lagopus mutus gerasimovi</i> Redkin, 2005
105	(Беренгово море)	(Берингово море)
105	командорской расой <i>ridwayi</i>	командорской расой <i>ridgwayi</i>
106, 261	<i>Tetrao urogallus pleski</i>	<i>Tetrao urogallus pleskei</i>
108	(<i>P. c. mongolicus</i> J.F. Brandt, 1845)	(<i>P. c. mongolicus</i> J.F. Brandt, 1844)
113 и далее	M.N.K. Lichtenstein	M.H.C. Lichtenstein
118, 262	<i>Calidris pusillus</i> (Linnaeus, 1766)	<i>Calidris pusilla</i> (Linnaeus, 1766)
118	<i>Gallinago solitaria</i> (Hodgson, 1831) <i>Gallinago solitaria solitaria</i> (Hodgson, 1831)	<i>Gallinago solitaria</i> Hodgson, 1831 <i>Gallinago solitaria solitaria</i> Hodgson, 1831

Номера страниц	Напечатано Printed	Должно быть Correction required
120	<i>Limnodromus scolopaceus</i> (Say, 1823)	<i>Limnodromus scolopaceus</i> (Say, 1822)
121	<i>Stercorarius macormicki</i> Saunders, 1983 <i>Stercorarius (skua?) macormicki</i> Saunders, 1983	<i>Stercorarius macormicki</i> H. Saunders, 1893 <i>Stercorarius (skua?) macormicki</i> Saunders, 1893
122	<i>Larus heuglini barabensis</i> H. Johansen, 1960	<i>Larus heuglini barabensis</i> H.C. Johansen, 1960
122, 259	<i>Larus cachinnans mongolus</i>	<i>Larus cachinnans mongolicus</i>
123	<i>Larus canus kamtschatschensis</i> (Bonaparte, 1857)	<i>Larus canus kamtschatschensis</i> Bonaparte, 1857
123	<i>Rhodostethia rosea</i> (MacGillivray, 1842)	<i>Rhodostethia rosea</i> (MacGillivray, 1824)
129	<i>Columba rupestris rupestris</i>	<i>Columba rupestris rupestris</i>
133	<i>Ninox scutulata</i> (Raffles, 1882)	<i>Ninox scutulata</i> (Raffles, 1822)
133	<i>Strix uralensis japonica</i> Clark, 1907	<i>Strix uralensis japonica</i> (A.H. Clark, 1907)
138	<i>Dendrocopos leucotos</i> (Bechstein, 1803)	<i>Dendrocopos leucotos</i> (Bechstein, 1802)
138	<i>Dendrocopos canicapillus aorriesi</i>	<i>Dendrocopos canicapillus doerriesi</i>
139	<i>Tachycineta bicolor</i> (Viellot, 1807)	<i>Tachycineta bicolor</i> (Viellot, 1808)
141	<i>Petrochelidon pyrrhonota</i> (Viellot, 1807)	<i>Petrochelidon pyrrhonota</i> (Viellot, 1817)
142	<i>Calandrella rufescens</i> (Vieillot, 1820)	<i>Calandrella rufescens</i> (Vieillot, 1819)
143	<i>E. a. montana</i> Bianchi, 1904 <i>Eemophila alpestris parvexi</i> Taczanowski, 1876	<i>E. a. montana</i> (Bianchi, 1904) <i>Eemophila alpestris parvexi</i> (Taczanowski, 1876)
144	<i>Alauda arvensis dulcivox</i> Hume, 1873 <i>Alauda arvensis kiborti</i> Zaleski, 1917	<i>Alauda arvensis dulcivox</i> Hume, 1872 <i>Alauda arvensis kiborti</i> Zaliesski, 1917
146	Иркутская обл. (Фефелов, 2001)	Бурятия (Фефелов, 2001)
148	<i>Motacilla (citrea) werae</i> Buturlin, 1908 <i>Motacilla citrea werae</i> Buturlin, 1908 <i>Motacilla werae werae</i> Buturlin, 1908	<i>Motacilla (citrea) werae</i> Buturlin, 1907 <i>Motacilla citrea werae</i> Buturlin, 1907 <i>Motacilla werae werae</i> Buturlin, 1907
149, 257	<i>Lanius cristatus lucionensis</i>	<i>Lanius cristatus lucionensis</i>
150	<i>Lanius meridionalis pallidirostris</i> Cassin, 1852	<i>Lanius meridionalis pallidirostris</i> Cassin, 1851
151	<i>Oriolus chinensis</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Oriolus chinensis</i> Linnaeus, 1766
151	<i>Sturnus cineraceus</i> Temminck, 1836	<i>Sturnus cineraceus</i> Temminck, 1835
152, 267	<i>Perisoreus infaustus yakutensis</i>	<i>Perisoreus infaustus jakutensis</i>
152, 265	<i>Perisoreus infaustus tkatchenkoi</i>	<i>Perisoreus infaustus tkachenkoi</i>
153, 256	<i>Nucifraga caryocatactes japonicus</i>	<i>Nucifraga caryocatactes japonica</i>
155	...до южных районов Ростовской	...до южных районов Ростовской области
155	<i>Corvus ruficollis</i> Lesson, 1830	<i>Corvus ruficollis</i> Lesson, 1831
155	<i>Bombycilla japonica</i> (Siebold, 1826)	<i>Bombycilla japonica</i> (P.F. Siebold, 1824)
157	<i>Prunella atrogularis</i> (J.F. Brandt, 1844)	<i>Prunella atrogularis</i> (J.F. Brandt, 1843)
158, 266	<i>Urosphena squameiceps ussuriensis</i>	<i>Urosphena squameiceps ussuriensis</i>
158	<i>Horeites canturians borealis</i> Campbell, 1892	<i>Horeites canturians borealis</i> (Campbell, 1892)
159	<i>Locustella fasciolata</i> (G.R. Gray, 1860)	<i>Locustella fasciolata</i> (G.R. Gray, 1861)
160	<i>Locustella ochotensis subcerthiola</i> Swinhoe, 1847	<i>Locustella ochotensis subcerthiola</i> Swinhoe, 1874
160	<i>Locustella (ochotensis) pleskei</i> Taczanowski, 1889	<i>Locustella (ochotensis) pleskei</i> Taczanowski, 1890
160, 258	<i>Acrocephalus melanopogon mimica</i>	<i>Acrocephalus melanopogon mimicus</i>
161	<i>Acrocephalus agricola septima</i> Gavrilenko, 1954 <i>Acrocephalus agricola brevipennis</i> Severtzov, 1873	<i>Acrocephalus agricola septimus</i> (Gavrilenko, 1954) <i>Acrocephalus agricola brevipennis</i> (Severtzov, 1873)
162, 247	<i>Phragmaticola</i>	<i>Phragmaticola</i>
162	<i>Sylvia nisoria</i> (Bechstein, 1795) <i>Sylvia nisoria nisoria</i> (Bechstein, 1795)	<i>Sylvia nisoria</i> (Bechstein, 1792) <i>Sylvia nisoria nisoria</i> (Bechstein, 1792)
164	<i>Phylloscopus lorenzii</i> Lorenz, 1887	<i>Phylloscopus lorenzii</i> (T. Lorenz, 1887)
165, 265	<i>Phylloscopus borealis transbaicalica</i>	<i>Phylloscopus borealis transbaicalicus</i>
165, 255	<i>Phylloscopus borealis hylebata</i>	<i>Phylloscopus borealis hylebatus</i>
166	<i>Phylloscopus fuscatus homeyeri</i> Dybowski, 1883	<i>Phylloscopus fuscatus homeyeri</i> (Dybowski, 1883)

Номера страниц	Напечатано Printed	Должно быть Correction required
166	<i>Regulus regulus tristis</i> Pleske, 1894	<i>Regulus regulus tristis</i> Pleske, 1892
167, 255	<i>Regulus ignicapillus</i> <i>Regulus ignicapillus ignicapillus</i>	<i>Regulus ignicapilla</i> <i>Regulus ignicapilla ignicapilla</i>
167, 250	<i>Regulus ignicapillus caucasicus</i>	<i>Regulus ignicapilla caucasica</i>
167	(Спангенберг, 1960)	(Спангенберг, 1959)
167	<i>Terpsiphone paradisi incei</i> Gould, 1852	<i>Terpsiphone paradisi incei</i> (Gould, 1852)
168	<i>Ficedula hypoleuca sibirica</i> (Chachlov, 1915)	<i>Ficedula hypoleuca sibirica</i> (Khakhlov, 1915)
168	<i>Ficedula parva</i> (Bechstein, 1794)	<i>Ficedula parva</i> (Bechstein, 1792)
168	<i>Cyanoptila cyanomelana cumatilis</i> Thayer et Bangs, 1909	<i>Cyanoptila cyanomelana intermedia</i> (Weigold, 1922)
169, 267	<i>Culicicapa zeylonensis</i>	<i>Culicicapa ceylonensis</i>
170	<i>Saxicola insignis</i> J.E. et G.R. Gray, 1846	<i>Saxicola insignis</i> J.E. et G.R. Gray, 1847
171, 261	<i>Monticola (solitarius) philippinensis</i>	<i>Monticola (solitarius) philippensis</i>
172, 252	<i>Phoenicurus erythrogaster</i>	<i>Phoenicurus erythrogastrus</i>
173	<i>Luscinia akahige</i> Temminck, 1836	<i>Luscinia akahige</i> Temminck, 1835
175	<i>Irania gutturalis</i> (Guérin, 1843)	<i>Irania gutturalis</i> (Guérin-Ménéville, 1843)
175	<i>Turdus chrysolaus</i> Temminck, 1831	<i>Turdus chrysolaus</i> Temminck, 1832
176, 255	<i>Turdus merula intermedia</i>	<i>Turdus merula intermedius</i>
176	<i>Turdus iliacus</i> Linnaeus, 1766 <i>Turdus iliacus iliacus</i> Linnaeus, 1766	<i>Turdus iliacus</i> Linnaeus, 1758 <i>Turdus iliacus iliacus</i> Linnaeus, 1758
178	<i>Panurus biarmicus russicus</i> C.L. Brehm, 1831	<i>Panurus biarmicus russicus</i> (C.L. Brehm, 1831)
179	<i>Parus montanus</i> Baldenstein, 1827 <i>Parus montanus borealis</i> (Selys-Longchamps, 1843)	<i>Parus montanus</i> Conrad von Baldenstein, 1827 <i>Parus montanus borealis</i> Selys-Longchamps, 1843
180	<i>Parus varius</i> Temminck et Schlegel, 1848	<i>Parus varius</i> Temminck et Schlegel, 1845
182	<i>Sitta europaea (asiatica) asiatica</i> Gould, 1837 <i>Sitta europaea (asiatica) clara</i> Stejneger, 1886	<i>Sitta europaea (asiatica) asiatica</i> Gould, 1835 <i>Sitta europaea (asiatica) clara</i> Stejneger, 1887
173, 256	<i>Zosterops japonica</i>	<i>Zosterops japonicus</i>
173	<i>Zosterops japonica yessoensis</i> N. Kuroda, Jr., 1951	<i>Zosterops japonicus yessoensis</i> Kuroda Nagahisa, 1951
173, 252	<i>Zosterops erythropleura</i>	<i>Zosterops erythropleurus</i>
184	<i>Passer domesticus caucasicus</i> (Bogdanov, 1879)	<i>Passer domesticus caucasicus</i> Bogdanov, 1879
184	<i>Passer montanus margaretae</i> H. Johansen, 1944	<i>Passer montanus margaretae</i> H.C. Johansen, 1944
185	<i>Pyrgilauda davidiana</i> J. Verreaux, 1871	<i>Pyrgilauda davidiana</i> J. Verreaux, 1870
186	От Яблоновского хребта	От Яблонового хребта
186	(= <i>Ch. s. lönnbergi</i> Momiyama, 1923)	(= <i>Ch. s. lönnbergi</i> Momiyama, 1928)
187	<i>Carduelis carduelis major</i> Taczanowski, 1879 <i>Carduelis carduelis colchicus</i> Koudashev, 1915	<i>Carduelis carduelis major</i> Taczanowski, 1880 <i>Carduelis carduelis colchica</i> Koudashev, 1915
187	<i>Acanthis flavirostris brevirostris</i> (F. Moore, 1856)	<i>Acanthis flavirostris brevirostris</i> (Bonaparte, 1855)
188	<i>Acanthis hornemanni</i> (Holboell, 1843)	<i>Acanthis hornemanni</i> (Holböll, 1843)
188	<i>Leucosticte arctoa gigliolii</i> Salvadori, 1868	<i>Leucosticte arctoa gigliolii</i> Salvadori, 1869
188	<i>Leucosticte tephrocotis</i> (Swainson, 1831)	<i>Leucosticte tephrocotis</i> (Swainson, 1832)
188, 263	<i>Rhodopechys sanguinea</i> <i>Rhodopechys sanguinea sanguinea</i>	<i>Rhodopechys sanguineus</i> <i>Rhodopechys sanguineus sanguineus</i>
190	<i>Loxia curvirostra japonica</i> Ridgway, 1885	<i>Loxia curvirostra japonica</i> Ridgway, 1884
191, 251	<i>Pyrrhula cinerea</i>	<i>Pyrrhula cineracea</i>
191	<i>Eophona personata</i> (Temminck et Schlegel, 1848) <i>Eophona personata personata</i> (Temminck et Schlegel, 1848)	<i>Eophona personata</i> (Temminck et Schlegel, 1845) <i>Eophona personata personata</i> (Temminck et Schlegel, 1845)
192	(Гуртовая, 2001)	(Гуртовая, 2002)
193	<i>Spizella arborea ochracea</i> (Brewster, 1882)	<i>Spizella arborea ochracea</i> Brewster, 1882

Номера страниц	Напечатано Printed	Должно быть Correction required
194, 256	<i>Emberiza leucocephala</i> <i>Emberiza leucocephala leucocephala</i>	<i>Emberiza leucocephalos</i> <i>Emberiza leucocephalos leucocephalos</i>
194	<i>Emberiza cia mokrzeckyi</i> Molchanov, 1917	<i>Emberiza cia mokrzeckyi</i> Molchanov, 1916
194	изчез	исчез
195	<i>Emberiza buchanani</i> Blyth, 1844 <i>Emberiza buchanani buchanani</i> Blyth, 1844	<i>Emberiza buchanani</i> Blyth, 1845 <i>Emberiza buchanani buchanani</i> Blyth, 1845
195	<i>Emberiza caesia</i> Cretzschmar, 1826	<i>Emberiza caesia</i> Cretzschmar, 1827
196	<i>Schoeniclus schoeniclus (pyrrhuloides) volgae</i> Stresemann, 1919	<i>Schoeniclus schoeniclus (pyrrhuloides) volgae</i> (Stresemann, 1919)
197	<i>Schoeniclus yessoensis continentalis</i> Witherby, 1913	<i>Schoeniclus yessoensis continentalis</i> (Witherby, 1913)
197, 256	<i>Ocyris rusticus latifasciatus</i>	<i>Ocyris rusticus latifascius</i>
198	<i>Ocyris sulphuratus</i> (Temminck, 1836)	<i>Ocyris sulphuratus</i> (Temminck et Schlegel, 1848)
207	<i>Rhodospiza obsoleta</i> (M.N.K. Lichtenstein, 1832) (Гуртовая, 2001)	<i>Rhodospiza obsoleta</i> (M.H.C. Lichtenstein, 1823) (Гуртовая, 2002)
209	<i>Falco eleonora</i> Gén�, 1939	<i>Falco eleonora</i> Gen�, 1839
210	<i>Larus audouinii</i> Paryauudeau, 1826	<i>Larus audouinii</i> Payraudeau, 1826
211	<i>Otus brucei</i> (Hume, 1873)	<i>Otus brucei</i> (Hume, 1872)
211	<i>Dendrocopos leucopterus</i> (Salvadori, 1870)	<i>Dendrocopos leucopterus</i> (Salvadori, 1871)
211	Казахстан (ван дер Вен, 2002; Жуков, 2004)	Кыргызстан (ван дер Вен, 2002; Жуков, 2004)
212	<i>Tribura major</i> (W.E. Brooks, 1872)	<i>Tribura major</i> (W.E. Brooks, 1871)
212	<i>Hippolais olivetorum</i> (Strickland, 1837)	<i>Hippolais olivetorum</i> (Strickland, 1837)
212, 262	<i>Sylvia rueppelli</i>	<i>Sylvia ruppeli</i>
213	<i>Scotocerca inquieta</i> (Cretschmar, 1826)	<i>Scotocerca inquieta</i> (Cretschmar, 1830)
214, 253	<i>Rhyacornis fuliginosus</i>	<i>Rhyacornis fuliginosa</i>
215	<i>Passer indicus</i> Jardine et Selby, 1931	<i>Passer indicus</i> Jardine et Selby, 1831
232	Моламусов Х.Т. 1959.	Моламусов Х.Т. 1955.
233, 236	Птицы России и сопредельных регионов	Птицы России и сопредельных регионов
239	Спангенберг Е.П. 1954. Темноспинная длиннохвостая мухоловка. Птицы Советского Союза. Т. 5.	Спангенберг Е.П. 1954. Темноспинная длиннохвостая мухоловка. Птицы Советского Союза. Т. 6.
239	Спангенберг Е.П. 1960.	Спангенберг Е.П. 1959.
280	шахин – 42	шахин – 42, 202, 209

Коррективы, подготовленные нами к «Списку...», делятся на две группы. Почти треть – это непосредственно наши ошибки и опечатки, касающиеся как научной номенклатуры, так и географических названий, ссылок на литературные источники в пояснениях. Некоторые ошибки «перекочевали» из других сводок, которыми мы пользовались. Большая часть таких неточностей была обнаружена почти сразу же после выхода сводки из печати и фигурирует в распечатанных и вложенных в книгу страничках «Corrigenda».

Более двух третей представленных в настоящей таблице исправлений – это номенклатурные уточнения и новые правила написания, фигурирующие в мировых сводках и специальных работах по орнитологической таксономии последних лет. Значительная часть этих работ опубликована уже после выхода нашей сводки, некоторые были недоступны нам к 2006 году. В отношении ряда спорных моментов систематики пришли к консенсусу совсем недавно, некоторые разночтения сохраняются и поныне. Большую работу по уточнению орнитологической номенклатуры проделали Э.Дикинсон с соавторами

(Dickinson 2003; Corrigenda 8, 2008; Dickinson, Remsen 2013), мы сверялись также с официальным списком Международного орнитологического комитета (Gill, Donsker 2014), а также рядом других источников. Мы очень благодарны В.С.Жукову и А.В.Фильчагову, а также И.В.Кузикову, и И.В.Фефелову, оказавших нам неоценимую помощь в поиске и устранении ошибок и неточностей в орнитологической номенклатуре и других данных, имеющих в нашей сводке.

Л и т е р а т у р а

- Коблик Е.А., Архипов В.Ю. 2014. *Фауна птиц стран северной Евразии в границах бывшего СССР. Списки видов*. Зоологические исследования № 14. М.: Товарищество научных изданий КМК. 172 с. <http://zmmu.msu.ru/spec/publikacii/niserijnye-izdaniya/fauna-ptic-stran-severnoj-evrazii>
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. 2006. *Список птиц Российской Федерации*. М.: Товарищество научных изданий КМК. 281 с.
- Corrigenda 8 to the Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World (3rd ed). 2008. https://science.naturalis.nl/media/medialibrary/2013/08/hm_corrigenda_8_oct_2008.pdf
- Dickinson S.E. (ed.) 2003. *The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World*. 3rd ed. London: Christopher Helm. 1039 p.
- Dickinson E.C., Remsen J.V. Jr. (eds.) 2013. *The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World*. 4th ed, V. 1, Eastbourne. Aves Press. 461 p.
- Gill F., Donsker D. (eds.) 2013. *IOC World Bird List* (v 4.2). doi: 10.14344/IOC.ML.4.2.

