

ISSN 0869-4362

Русский
орнитологический
журнал

2014
XXIII



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
1053
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издается с 1992 года

Т о м ХХІІІ

Экспресс-выпуск • Express-issue

2014 № 1053

СОДЕРЖАНИЕ

- 3011-3028 Этапность эволюции и её причины.
В. А. КРАСИЛОВ
- 3028-3037 Некоторые аспекты формирования фауны птиц
Палеарктики. В. А. КОЛБИН
- 3037-3040 Новые данные о расселении малой горлицы
Streptopelia senegalensis в Алтайском крае.
Н. Н. БЕРЕЗОВИКОВ
- 3040-3042 Массовая охота птиц на термитов
в лесах Вьетнама. Л. С. СТЕПАНИЯН
- 3042-3043 Новое место гнездования сипухи *Tyto alba* на юге
России. А. Н. ХОХЛОВ, М. П. ИЛЬЮХ,
Л. П. ЕСИПЕНКО, А. А. ГОЖКО
-

Редактор и издатель А. В. Бардин

Кафедра зоологии позвоночных

Биолого-почвенный факультет

Санкт-Петербургский университет

Россия 199034 Санкт-Петербург

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XXIII
Express-issue

2014 № 1053

CONTENTS

- 3011-3028 The stage pattern of evolution and its origin.
V. A. KRASSILOV
- 3028-3037 Some aspects of the formation of avifauna
of the Palearctic. V. A. KOLBIN
- 3037-3040 New data on expansion of the laughing dove
Streptopelia senegalensis in the Altai Krai.
N. N. BEREZOVIKOV
- 3040-3042 Mass hunting of birds on termites
in forests of Vietnam. L. S. STEPANIAN
- 3042-3043 The new breeding location of the barn owl
Tyto alba nesting in southern Russia.
A. N. KHOKHLOV, M. P. ILYUKH,
L. P. ESIPENKO, A. A. GOZHKO
-

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

Этапность эволюции и её причины

В.А.Красилов

*Второе издание. Первая публикация в 1973**

Проблема этапности развития органического мира имеет большое значение для теории эволюции, исторической геологии и биостратиграфии. Она тесно связана с целым рядом частных проблем: неравномерности развития, вымирания, сальтаций, ортогенеза, совпадения (или несовпадения) эволюционных эпизодов в различных типах, воздействия геологических процессов на эволюцию.

Мысль об этапах развития живых существ восходит к Бюффону, который в «Этапах природы» связывал эти этапы с последовательным охлаждением Земли и соответствующим изменением климата. Ламарк воспринял идею Бюффона о влиянии климата на геологические и биологические процессы, но трансформацию видов считал очень постепенной и непрерывной, не распадающейся на этапы. Можно усмотреть принципиальное сходство между взглядами Ламарка и Ляйеля на природу геологических процессов. Им обоим противостоял Кювье, считавший причиной изменения органического мира глобальные катастрофы. Дарвин в историческом очерке, предпосланном «Происхождению видов», называет двух авторов, которые до него пришли к идее естественного отбора, но в то же время допускали катастрофические вымирания. Это Патрик Мэттью и известный геолог Кейзерлинг. Последний считал причиной вымираний определённые химические воздействия на репродуктивные клетки, носящие периодический характер и подобные эпидемиям. Любопытно, что Дарвин квалифицировал расхождения между взглядами Мэттью и своими как несущественные. В то же время он писал, что «совершенно безнадежно искать в изменениях течений, климата или других физических условий причину этих великих изменений в формах жизни во всем мире, в самых различных климатах». Это утверждение носит полемический характер и направлено против эволюционистов, веривших в трансформацию видов под прямым воздействием среды.

Впоследствии дарвинисты по-разному оценивали роль геологических факторов, считая их: а) помехами, незначительно нарушающими нормальный ход эволюции; б) возможной причиной изоляции или воссоединения разорванных ареалов с вытекающими отсюда последствиями микроэволюционного порядка; в) причиной миграции, вымирания

* Красилов В.А. 1973. Этапность эволюции и её причины // *Журн. общ. биол.* 34, 2: 227-240.

и смен сообществ на отдельных территориях (например, в Южной Америке), не имеющих, однако, решительного влияния на судьбу тех или иных групп организмов; г) силой, определяющей смены фаун и флор на всей Земле и этапность эволюции. П.П.Сушкин (1922, с. 30) писал о последней точке зрения, что она «может показаться, на первый взгляд, возвратом к теории катастроф», так как смена доминирующих типов «происходит прежде всего переменою условий, а не прямою конкуренцией». При таком понимании истории фаун и флор она становится органически связанной с геологическими изменениями, «становится действительно частью истории земной коры, а не придатком её». Этот вывод из обзора истории позвоночных противоречит предположению Дарвина, что «поскольку из всех причин органической эволюции наиболее важна та, что почти не зависит от меняющихся и, вероятно, внезапно меняющихся физических условий, то ... общее изменение ископаемых из последовательных формаций, вероятно, служит хорошей мерой относительного, но не абсолютного интервала времени».

Несмотря на противоречия в оценке роли геологических процессов, дарвинисты обычно сходятся на том, что эти процессы не были причастны к возникновению новых типов животных и растений. Уже стало общим местом утверждение, что новые группы не появляются в результате горообразования или другого изменения физической среды, а просто используют благоприятно сложившуюся для них ситуацию. По А.Н.Криштофовичу (1946), новые типы растений к моменту изменения условий уже сформировались в недрах полихронной флоры и готовы «ринуться» на освободившиеся места.

В рассуждениях такого рода обычно упускают то немаловажное обстоятельство, что геологические процессы могут изменить само действие отбора и этим способствовать не только расселению, но и возникновению новых типов организации (Красилов 1969). Чтобы убедиться в этом, коротко рассмотрим основные вопросы, связанные с проблемой этапности эволюции.

Ортогенез

Палеонтологи, описавшие первые филогенетические ряды, казалось, подтвердили независимость эволюционного процесса от изменений физических условий. Классический пример – эволюция морских ежей из рода *Micraster*, изученных Роу (Rowe 1899), а затем McKerrow (1971) и др. Развитие этого рода прослежено в однообразной толще писчего мела, образовавшейся в относительно стабильных условиях.

Особенно убедительными казались многочисленные примеры одностороннего (ортогенетического) развития при постоянстве или флюктуациях различных параметров среды. Причиной такого развития считают конструктивные ограничения (Rensch 1954) и односторон-

ленное действие отбора (ортоселекцию). Хаксли (Huxley 1955) полагает, что дальнейшее изменение в заданных условиях отбора направлено более вероятно, чем отклонение от него. Направленное изменение органа во многих случаях объясняется коррелятивными связями с другими органами, на которые действует ортоселекция. В этом случае большую роль играет аллометрический рост, нередко приводящий к рудиментации органов. Особым случаем ортоселекции следует считать однонаправленную изменчивость аллэстетических и других признаков, связанных с половым отбором.

Менее изучены наследственное закрепление модификаций и аристокгенез. По мнению Хаксли (Huxley 1955), мутация, совпадающая по фенотипическому проявлению с модификацией (т.е. генокопия по Шмальгаузену), закрепляется в данных условиях отбора легче, чем любая другая. Таким образом, закрепление модификаций (эффект Моргана – Болдуина), возможно, лишь симулирует соматическую индукцию ламаркистов. Достоверных примеров аристокгенеза – запрограммированной эволюции в результате серий однонаправленных мутаций – пока немного. Направленная изменчивость при последовательном увеличении или уменьшении числа хромосом (полиплоидизации или гаплоидизации), вероятно, относится к явлениям этого плана.

Однонаправленные редуциционные процессы нередко обусловлены специализацией и повышением темпов роста (акцелерацией). Г.И. Шпет (1971) считает акцелерацию одним из основных законов эволюции. Повышение темпов роста создаёт общую тенденцию к упрощению организации, а специализация делает часть адаптивного комплекса излишней. Контроль отбора в отношении соответствующих органов снимается и они деградируют (Шмальгаузен 1968). Этот механизм объясняет те варианты редукции, которые ранее связывали с экономией материала или «материальной компенсацией». Он объясняет также однонаправленное развитие при стабильных физических условиях, так как движущей силой здесь служит все возрастающая плотность заполнения экологического пространства, обуславливающая углубление специализации отдельных компонентов биоценоза.

Этот процесс, очевидно, должен приостановиться при стабилизации биоценозов. Действительно, мы практически не знаем длинных ортогенетических линий. Многие примеры однонаправленного развития, описанные палеонтологами, по-видимому, представляют собой псевдоортогенезы. Наиболее распространённый вариант псевдоортогенеза – это хроноклина. Клинальная географическая изменчивость объясняется однонаправленным изменением какого-либо фактора среды (например, температуры) в пространстве. Если в данном пункте этот фактор изменяется с течением времени, то последовательные звенья

клины замещают друг друга в геологическом разрезе, образуя хроноклину. Такую природу, возможно, имеют ряды, описанные Ваагеном и Неймайром (см. Rensch 1954; палеоботанические примеры хроноклин см. в работах Axelrod 1941, 1948; Stebbins 1947).

Хеннингсмун (Hinnigsmoen 1964) полагает, что многие «ортогенезы» представляют собой искажение зигзагообразной эволюции за счёт «сглаживания» зигзагов тафономическими факторами и неполнотой коллектирования. Кроме однонаправленного он выделяет обратимый, итеративный и зигзагообразный типы развития (к этому следует прибавить ещё ретикулирующий тип, возникающий при гибридизации в сочетании с аллополиплоидией), причём однонаправленное развитие правильнее считать «необратившимся», чем принципиально необратимым.

Из сказанного выше следует, что объяснение эволюции высших таксонов, предлагаемое «синтетической» теорией (путём мелких однонаправленных изменений) и требующее длительного развития в заданном направлении, маловероятно. Эта теория отрицает качественное отличие микроэволюции от видообразования (Necht 1965; Wock 1970; и др.). Считают, что в момент возникновения высший таксон имеет статус вида; «высшим» он становится (в представлении систематика) позднее, в процессе диверсификации (Mayr 1968). Сейчас, однако, всё чаще высшие таксоны считают более или менее отчётливо обособленными адаптивными типами (Schaeffer 1965). Например, Вален (Valen 1971a) показал, что все отряды млекопитающих сформировались в результате изменения адаптивной зоны и в первую очередь способа питания. На первый взгляд, такой подход не применим, скажем, к автотрофным растениям. Однако семенные растения принципиально отличаются от споровых питанием гаметофита, а покрытосеменные от голосеменных – питанием зародыша. Подобные перестройки знаменуют изменение направленности эволюции.

Неравномерность и изменение направленности филогенеза

В шестом издании «Происхождения видов» Дарвин соглашался с Фолконером в том, «что период, в течение которого каждый вид подвергался модификации ... был, вероятно, короток по сравнению с тем временем, когда он не изменялся». Геккель утверждал, что существуют моменты ускоренного развития (Erasme), которые Вальтер называл анастрофами, в Ведекинд периодами расцвета (Blütenzeiten). По Реншу (1954), такие периоды есть в развитии всех филогенетических ветвей. Они сразу же следуют за появлением новой группы или удалены от него на целую эпоху (verspätete Blütenzeiten). Неравномерность эволюционного процесса сейчас ни у кого не вызывает сомнений, однако

её причины не вполне ясны. Предложены следующие объяснения эволюционных всплесков: а) сальтационистское (Шиндевольф), связывающее всплески и типогенез с макромутациями в «типострофических» популяциях; б) эволюционное (Шмальгаузен, Ренш, Симпсон и др.), выдвигающее на первый план особые условия отбора; в) неокатастрофистское (Newell 1967; и др.), утверждающее, что не только геологическая летопись, но и сама эволюция носит эпизодический характер, прерывается катастрофическими вымираниями вследствие «утраты биотопа».

Теория типострофических популяций Шиндевольфа была поддержана Майром (Mayr 1964), считающим, что обеднение генофонда в небольших краевых популяциях может вызвать «генетическую революцию». Форд и Добжанский (Ford 1960; Dobzhansky 1960) разошлись в оценке теории «генетической революции». Изменчивость краевых популяций, на которую опирался Майр, возможно, объясняется смещением рецессивов к периферии ареала в соответствии с принципом Н.И. Вавилова.

Ещё Дарвин допускал возможность сальтационного возникновения новых признаков путём закрепления способности «размножаться в очень раннем возрасте». При этом зрелые стадии рано или поздно утрачиваются и организация вида внезапно изменяется. Гольдшмидт (Goldschmidt 1940) также полагал, что радикальные изменения могут быть вызваны мутациями, влияющими на градиенты роста. Макромутационное действие генов-регуляторов подтверждается некоторыми недавними исследованиями (Britten, Davidson 1969). Мутации генов-регуляторов ответственны за акцелерацию полового созревания (педогенез) и ретардацию соматического роста (неотения в узком смысле, эпистазия или фетализация – все эти понятия почти синонимичны: Cloud 1948; Rensch 1954; Hardy 1954). Роль педоморфоза («тайной эволюции» по де Биру) в образовании новых групп как животных (Hardy 1954; Шишкин 1968, 1969), так и растений (Тахтаджян 1970; Stebbins 1950) становится всё более явной. Вместе с тем для развития нового типа организации на основе неотении и других сальтационных изменений необходимо, как указывал Гольдшмидт, ослабление конкуренции, так как резкие отклонения от нормы элиминируются стабилизирующим отбором. Иначе говоря, требуются особые условия отбора.

Ренш (Rensch 1954) пишет, что гипотеза, объясняющая изменение направления эволюции и типогенез вопреки стабилизирующему отбору, была выдвинута Годри, им самим и Симпсоном. Согласно этой гипотезе, новые типы организации формируются при заселении новых биотопов. Разнообразие открытых для колонизации биотопов, возможно, обусловило быстрое возникновение большинства типов животных в раннем кембрии и растений в раннем девоне. В дальнейшем снятие

стабилизирующего давления отбора, изменения направления эволюции, по-видимому, были связаны с другими причинами.

Совпадение рубежей

Совпадение рубежей в развитии различных, ценотически не связанных групп организмов можно объяснить лишь действием какого-то фактора общего значения. Многие исследователи не признают совпадения рубежей. Считают, например, что животные «отстают» от растений на целую геологическую эпоху, что граница «мезофита» и «кайнофита» проходит не в конце, а в середине мелового периода, когда покрытосеменные заняли господствующее положение в растительных сообществах. Некоторые факты заставляют пересмотреть это положение. Покрытосеменные и млекопитающие появляются в геологической летописи почти одновременно, во второй половине юры (Simpson 1965). Из альба описаны остатки относительно продвинутых представителей как цветковых растений, так и млекопитающих животных (Clemens 1968).

Возраст многих меловых флор сейчас пересмотрен. Выяснилось, например, что альбская флора Гренландии, описанная О.Геером и долго служившая доказательством арктического происхождения цветковых, в действительности не содержит остатков этих растений; они происходят из вышележащих слоёв Атане, имеющих не сеноман-туронский, как полагали ранее, а сенонский возраст. Сахалинская флора Половинки и Мгачей относится не к альбу-сеноману, как думал А.Н. Криштофович, а к сенону. Недавно выяснилось, что знаменитая флора глин Эмбой в США приурочена не к сеноманской свите Раритан, а к сенонской серии Маготи (Owen *et al.* 1970). Эти флоры можно считать типичными для сенона. Как и в сеноманской флоре Чехословакии, здесь много секвой и близких к ним таксодиевых. По моим подсчётам, в сенонской флоре Сахалина и датской Буреинского Цагаяна покрытосеменных приблизительно в два раза меньше, чем хвойных. Разнообразие меловых покрытосеменных нередко преувеличено в десятки раз из-за сильной изменчивости их листьев (Красилов 1970а, 1972). В спорово-пыльцевых спектрах свиты Умиат (сенон) Аляски всего 3% покрытосеменных. В Маастрихте Сахалина и Восточной Европы (Malicki *et al.* 1970) известны захоронения растений, где вообще нет покрытосеменных. В Маастрихте Северной Америки (свита Хелл Крик) покрытосеменные составляют 47% (Hall, Norton 1967), что, вероятно, не намного превышает процентное содержание млекопитающих в фауне позвоночных из тех же слоёв.

Первичная радиация цветковых в альбе – позднем мелу была связана с замещением ими цикадофитов в нижних ярусах хвойных лесов. Одновременно возросло также разнообразие млекопитающих, которые

уже в позднем мелу доминировали среди мелких позвоночных. Их размеры не превышали 1 м, тогда как для динозавров это был нижний предел (Bakker 1971). Смена доминирующих типов в верхних ярусах мезофильных лесов и среди крупной наземной фауны произошла одновременно на рубеже мезозоя и кайнозоя.

Вместе с гигантскими наземными рептилиями в конце мелового периода вымирают такие «динозавры» растительного мира, как беннеттиты, нилссонии и кейтонии (их остатки встречаются вплоть до сенона и нижнего дания), а также морские рептилии и многие мезозойские группы морских многоклеточных, планктонных фораминифер (Frerichs 1971) и водорослей (Tappan 1958).

Если отбросить чисто умозрительную гипотезу вымирания вследствие «старения» филогенетической ветви, то остаются две реальные причины – конкурентное исключение и изменение физической среды. Хотя оба фактора в большинстве случаев действуют совместно, необходимо выяснить, какой из них превалирует. При конкурентном исключении вымирание не связанных ценотически групп организмов едва ли может быть синхронным. Между тем, «великое вымирание» наземных динозавров, морских рептилий, аммонитов и т.п. произошло более или менее одновременно в конце маастрихта. Предпринимались попытки доказать, что вымирание не было строго синхронным и что в каждом конкретном случае объяснялось конкурентным исключением или истреблением хищниками. Так, Л.К.Габуния (1969) объясняет вымирание мезозавров в конце мела тем, что их яйца и молодь поедали крокодилы и примитивные китообразные, а динозавров – поеданием мезозойскими млекопитающими покрытосеменных, которые «более калорийны», чем голосеменные (Там же, с. 215). В рассуждениях такого рода есть два уязвимых места: во-первых, не учитывается, что изменение численности популяций хищника и жертвы гораздо чаще приводит к динамическому равновесию, чем к полному истреблению и, во-вторых, принцип конкурентного исключения трактуется слишком прямолинейно. Доказано (Ayala 1969), что виды, конкурирующие в использовании тех или иных ресурсов, вполне могут сосуществовать, если в отношении других ресурсов или факторов среды их экология различна. Исключение может быть лишь в случае идентичности экологических ниш. В таком модернизированном виде принцип исключения не может объяснить вымираний, о которых говорилось выше.

Эпизодические воздействия катастрофического характера – радиация, вулканизм, эпидемии и т.п. также, по-видимому, не могут быть причиной великих вымираний. Действительно, примеры мгновенных (в геологическом смысле) вымираний известны лишь в антропогене и связаны с деятельностью человека. Даже вымирание в меловом периоде, которое было гораздо более кратковременным, чем вымирание на

рубеже палеозоя и мезозоя, растянулось на миллионы лет (его продолжительность оценивают в 2-5 млн. лет). Такой длительный процесс не может быть связан с кратковременным воздействием. Следует учесть также гомеостатические свойства биоценозов, их способность к восстановлению при эпизодических нарушениях (Jonson 1964). Великие вымирания скорее всего были обусловлены действием фактора, глубоко изменявшего структуру популяций и биоценозов, их гомеостатические свойства.

Тектогенез

В прошлом такие авторитетные геологи, как Чемберлен, Квенштедт, Шухерт, Эренберг и другие считали, что периоды относительного спокойствия в истории Земли чередуются с планетарными фазами складчатости и что это чередование определяет этапность эволюции органического мира (см. Меннер 1962; Just 1947; и др.). Связь между тектогенезом и эволюцией при этом трактовалась по-разному. Например, по мнению Б.Л.Личкова (1945, и др.), тектонический цикл начинается с усиленной денудации и оледенений, сопровождаемых переселениями организмов. Затем следует «умеренный» период и происходит видообразование. Конец цикла – сглаживание рельефа, слабая денудация, засоление почв, аридизация и вымирание.

Позднее глобальной тектонике была противопоставлена теория непрерывного тектогенеза и асинхронности развития различных структур земной коры. Шиндевольф (Schindewolf 1937) подверг резкой критике представления о зависимости органической эволюции от тектогенеза. К нему присоединились Уэстолл (Westoll 1954), который квалифицировал представление о вымирании граптолитов и зарождении тетрапод в результате каледонского тектогенеза как пустословие, Симпсон (Simpson 1965), утверждавший, что ларамийский тектогенез практически не повлиял на судьбу млекопитающих, и другие палеонтологи (см. Henbest 1952).

Однако в последнее время взгляды на природу тектогенеза коренным образом изменились. Возникла «новая глобальная тектоника» (Isaks *et al.* 1968), согласно которой литосфера разбита на ряд жёстких плит, границами которых служат срединные хребты, где литосфера наращивается, зоны Бенъофа, где она поглощается, и трансформные разломы, по которым происходят сбрососдвиговые движения. Все плиты связаны между собой, и движение одной из них компенсируется всей системой, т.е. имеет глобальный резонанс. Эволюция геосинклиналей отражает или контракцию океана, или миграцию зон Бенъофа и связанных с ними островных дуг. В любом случае она не может рассматриваться как автономный процесс, не связанный с развитием других структур. Цикл развития литосферных плит – 250 млн. лет (De-

wey, Horsfield 1970), что приблизительно совпадает с крупнейшими этапами эволюции органического мира. Не оказывается ли в таком случае глобальный тектогенез причиной этапности?

Куртен (Kurten 1967) полагает, что скорость эволюции наземных позвоночных связана прямой зависимостью с числом обособленных континентальных блоков, а также с их размерами. Другой фактор – это рост срединных хребтов, изменяющий объем океанических впадин, систему циркуляции гидросферы и атмосферы, вызывающий трансгрессии (Valentine, Moores 1970). Клауд (Cloud 1948) видит значение трансгрессий в увеличении разнообразия биотопов и снижении давления отбора. По-видимому, Кювье правильно расценивал трансгрессии как важнейший фактор быстрого изменения морских и наземных сообществ (Newell 1967). Получены данные, свидетельствующие о катастрофически быстром развитии трансгрессий (Zangerl, Richardson 1963; Чумаков 1971). Отметим, что многие геологи, не стоящие на позициях плитовой тектоники, признают в то же время синхронность орогенеза в планетарном масштабе (Хайн 1970; Леонов 1972).

Хотя горообразование, трансгрессии, дрефт и соединение континентальных блоков – важные факторы эволюции, ещё большее значение, вероятно, имеют связанные с тектогенезом изменения климата, к которым мы ещё вернёмся.

Инверсии магнитного поля

В последнее время обнаружена корреляция между вымиранием отдельных видов микропланктона и инверсиями магнитного поля Земли. Установлено также, что вымирания в конце палеозоя и мезозоя совпадают с относительно частыми инверсиями, следующими за периодами относительной стабильности магнитного поля. Было высказано предположение, что космическая радиация во время инверсий приводит к вымиранию. Однако великие вымирания в равной мере затрагивают наземные и морские организмы, хотя последние защищены от радиации толщей воды. Аналогичные возражения можно выдвинуть и против других «радиационных» гипотез, объясняющих вымирания, например, вспышками сверхновых звёзд, происходящими, по некоторым расчётам, раз в 50 млн. лет на расстоянии не более ста световых лет от Земли. Однако катастрофическое воздействие может иметь не сама радиация, а связанные со взрывами изменения климата (Russel, Tucker 1971).

Некоторые авторы связывают вымирание непосредственно с действием магнитного поля, так как многие организмы чувствительны к его изменениям (Crain 1971; Haas 1971). Вопрос этот ещё слабо изучен. Не исключено, что геомагнитные инверсии сопряжены с каким-то другим фактором, более важным для эволюции. Г.Н.Назаров (1971) считает, что причиной инверсий могут быть оледенения, вызывающие смеще-

ние оси вращения Земли. Инверсии, в свою очередь, могут воздействовать на систему циркуляции атмосферы.

Состав атмосферы

По теории Беркнера – Маршала (Berkner, Marshall 1965), содержание кислорода в атмосфере достигло точки Пастера (0.01 современного содержания) в начале кембрия. Этим и объясняется эволюционная вспышка: число родов и число классов животных увеличилось в два раза. В начале ордовика содержание кислорода, возможно, поднялось до 10% (точка Беркнера – Маршалла: Brönnimann 1966), что сделало возможным заселение суши. Другие авторы полагают, что точка Пастера была пройдена уже в протерозое. Вангеров предлагает для кембрия цифру 10%, что подтверждается распределением беспозвоночных в современных морях с дефицитом кислорода (Rhoads, Morse 1971). В девоне, судя по широкому распространению красноцветных отложений, содержание кислорода было не ниже современного.

Высказывалось предположение, что вымирания связаны с уменьшением содержания кислорода (McAlester 1970; и др.). МакАлестер обнаружил корреляцию между скоростью метаболизма и частотой вымираний в различных семействах, однако приводимые им данные по метаболизму недостаточно представительны (Schopf *et al.* 1971). К тому же в конце мела больше всего пострадали гигантские организмы с относительно низкой скоростью поглощения кислорода. Млекопитающие с высокой скоростью метаболизма пострадали меньше рептилий.

Изменение содержания углекислого газа также рассматривалось как возможная причина вымираний и ускорения эволюции (Arrhenius 1896; Рухин 1959; Гольберт и др. 1968; Dorman 1968; и др.). Однако содержание как CO₂, так и O₂ поддерживается в состоянии динамического равновесия системой атмосфера – гидросфера – биосфера.

Кроме карбонатного «буффера» равновесие поддерживается такими зависящими от концентрации кислорода процессами, как фотосинтез, скорость окислительных реакций, полнота захвата водорода, выделяемого при извержениях вулканов и фотолизе водяных паров, распространение анаэробных вод и количество погребённого восстановленного углерода (Valen 1971). Заметные отклонения от нормы могут быть вызваны резкими колебаниями скорости осаждения карбонатов и численности микропланктона (Tappan 1968; Worsley 1971), что скорее всего связано с изменением температуры (Frerichs 1971). В таком случае изменение соотношения CO₂ и O₂ в атмосфере — лишь побочный эффект эволюции климата.

Климат

Бюффон связывал изменение органического мира с прогрессирующим похолоданием. При этом новые группы организмов появляются в

высоких широтах и мигрируют к экватору. Идея «миграционных волн» с севера довольно популярна среди зоологов (Matthew 1950), но особенно её поддерживают ботаники. Аза Грей, Гарднер, Чени, Криштофович и другие считали, что арктотретичная геофлора сформировалась в Арктике в эоцене, а затем продвигалась к югу, замещая тропическую геофлору полтавского типа. По мнению Раункиера (Raunkiaer 1934, 1937), намеченный им ряд жизненных форм от вечнозелёных фанерофитов с незащищёнными почками до терофитов отражает хронологическую последовательность их появления в связи с постепенным ухудшением климата от каменноугольного периода до четвертичного. Близкие взгляды можно встретить и в ряде новейших работ. Широкое признание получила сейчас гипотеза М.И.Голенкина (1927), объясняющая «победу» покрытосеменных изменением метеорологических условий в меловом периоде: впервые в истории Земли сильная облачность и высокая влажность сменились продолжительным солнечным сиянием и сухостью, к которым цветковые приспособлены лучше, чем голосеменные.

Однако идеи Бюффона, прогрессивные для XVIII века, становятся наивными, когда их с небольшими изменениями повторяют в XX веке. Ещё Энглер (Engler 1879-1882) отмечал, что гипотеза Гарднера о полярном происхождении арктической флоры наталкивается на ряд противоречий. Новые данные по ископаемой флоре Арктики (Wolfe *et al.* 1966) подтвердили правоту Энглера.

Хотя вопрос о дочетвертичных климатических ритмах ещё не решён, можно смело утверждать, что изменение климата не было однонаправленным не только с карбона до наших дней, но и в пределах кайнозоя.

Позднемеловая эпоха, когда появились многочисленные цветковые, характеризуется (вопреки Голенкину) максимальным развитием трансгрессий, сужением аридных зон, значительным угленакоплением и чрезвычайно широким распространением лесов с секвойей, близких к современному береговому редвуду. Меловое вымирание затронуло в первую очередь беннеттитов – наиболее ксерофильных и фотофильных растений мезозоя. Вымерли также кейтониевые и чекановские, семезачатки которых помещались внутри капсул, аналогичных завязи (Красилов 1970б). В то же время хвойные, лишённые таких «влажных камер», почти не пострадали. Листья меловых цветковых не имеют ксероморфных признаков. В целом процент ксерофильных и фотофильных растений выше среди голосеменных (многие хвойные, африканские цикадовые, гнетовые и др.), чем среди покрытосеменных. Все эти факты противоречат гипотезе Голенкина.

По другому пути пошёл палеозоолог Меттью (Matthew 1950), считавший, что климатические условия изменяются ритмически в соот-

ветствии с периодичностью тектонического режима и в свою очередь изменяют направленность эволюции. Эпохи гумидного и аридного климатов сменяют друг друга. Первые способствуют специализации позвоночных в условиях обильной пищи, вторые – генерализации и повышению активности.

По Стеббинсу (Stebbins 1947), преобладание лесной субтропической растительности и развитие *Neuroptera* определили характер первого, мезозойского этапа эволюции покрытосеменных, когда при относительном однообразии форм роста шла усиленная диверсификация репродуктивных структур и быстро оформились основные семейства. Второй этап был связан с орогенезом неогена, возникновением альпийских и аридных биотопов и заключался в диверсификации вегетативной сферы, формировании новых жизненных форм. Третий, плейстоценовый этап, ознаменовался усиленным развитием аллополиплоидов в связи с периодическим разобщением популяций при оледенении и их последующим воссоединением при отступании льда. Уже в этой схеме мы видим, что роль климата не сводится к влиянию на распространение тех или иных жизненных форм. С.М.Яблоков-Хнзорян (1963 и др.) пришёл к выводу, что сдвиги растительных зон при изменениях климата играли важнейшую роль в эволюции наземных фаун. Каждому климатическому циклу, по его мнению, отвечает эволюционный цикл из двух фаз: обеднения фауны и специализации при похолодании, обогащения и ароморфоза при потеплении. Основную роль в этом процессе играет не интенсивность колебаний, а их множественность.

Известно, что температура и сезонность влияют на скорость мутирования, размеры и темпы роста организмов, размеры популяций (что в свою очередь отражается на скорости распространения мутаций). Такие адаптации общего плана, как фотопериодизм у растений или теплокровность у животных могли развиться лишь в условиях сезонного климата.

В бессезонном климате популяция «стремится» максимизировать приспособленность по любому признаку, определяемому двуаллельным геном (Тимофеев-Ресовский, Свиричев 1970), тогда как в сезонном климате приспособленность к условиям того или иного сезона не достигает максимального значения, но остаётся достаточно высокой для обоих сезонов. Поэтому сезонный климат покровительствует «генералистам» (видам с широкой экологической нишей), а бессезонный – «специалистам». При похолодании генералисты смещаются в низкие широты, а при потеплении они уступают место специалистам (Valentine 1969). К подобным факторам относится различное число видов в экосистемах тропического и умеренного климата. По мере продвижения от высоких широт к низким возрастает плотность заполнения и «ёмкость» экологического пространства. Поэтому при похолодании био-

ценозы оказываются перенасыщенными, а при потеплении – недонасыщенными. В первом случае возрастает напряжённость отбора, развитие идёт по пути элиминации «избыточных» видов, а во втором – по пути обогащения видами за счёт адаптивной радиации, иммиграции и типогенеза.

Таким образом, можно предположить, что ритмические изменения климата имеют прямое отношение как к вымиранию, так и к типогенезу. Они периодически превращают экологически закрытые биоценозы в открытые, снимая давление отбора. При этом изменяется общая направленность развития ценологических популяций. Тенденция к сужению экологических ниш, специализации и утрате части адаптивного комплекса сменяется на противоположную – к экологической экспансии и приобретению новых адаптаций.

Крупные климатические циклы связаны с эволюцией литосферных плит и глобальными фазами орогенеза, тогда как мелкие, вероятно, определяются космическими факторами. Методы реконструкции климатических условий прошлого ещё далеки от совершенства и результаты, полученные различными исследователями, часто не совпадают. Для позднего мезозоя и кайнозоя (время, наиболее важное для становления современной флоры и фауны) по данным изотопной палеотермометрии и палеоботаники в большинстве случаев устанавливается падение среднегодовых температур в начале и середине юры, в начале, середине и конце мела, во второй половине олигоцена и плиоцена. Главные климатические оптимумы приходятся на конец лейаса, позднюю юру, середину поздне меловой эпохи, эоцен и середину миоцена (Emiliani 1966; Dorf 1969; Красилов 1971; и др.). В последнее время палинологи значительно детализировали картину изменений климата в палеогене и неогене. Описаны климатические циклы продолжительностью в 2.6 млн. лет (Hammen 1961) и более мелкие, сопоставимые с четвертичными (Szafer 1961).

Отчётливая корреляция эволюционных вспышек и вымираний с климатическими циклами продемонстрирована для планктонных фораминифер и других морских организмов (Frerichs 1971).

Основные доминирующие типы наземных животных и растений кайнозоя (млекопитающие и цветковые) появились во второй половине юрского периода, когда среднеюрское падение температур сменилось потеплением, обеднённые среднеюрские биоценозы оказались недонасыщенными, уменьшилось давление стабилизирующего отбора и возникла тенденция к экологической экспансии. На позднюю юру и самое начало мела приходится первый этап адаптивной радиации этих групп. Великое вымирание в конце мелового периода сопровождалось похолоданием в маастрихте и особенно датском веке (Манжен 1963; Фойгт 1963; Красилов 1970а; Hall, Norton 1967; Srivastava 1970). Основной

оптимум позднемеловой эпохи, по некоторым определениям палеотемператур, приходится на коньяк-сантон, а по палеоботаническим данным автора – на кампан. Иначе говоря, климатический оптимум, способствующий углублению специализации и уменьшению генетической гетерогенности популяций (Bretsky, Lorenz 1970) непосредственно предшествовал похолоданию. Этим, очевидно, и объясняется катастрофический характер вымирания.

Некоторые авторы отказываются признать маастрихт-датское похолодание главной причиной вымирания, так как оно, вероятно, не было значительным, не все термофильные формы вымерли и, кроме того, оно не объясняет исчезновения динозавров и других мезозойских групп в тропиках. Эти возражения теряют значение, если принять, что вымирание было вызвано не прямым летальным действием похолодания, а связанной с ним перестройкой биоценозов и изменением действия отбора. Установлено, что климатические колебания плейстоцена влияли на эволюцию биоценозов не только в высоких широтах, но и в тропиках (Haffer 1969; Vuilleumier 1971). Морская фауна датского века приобрела бореальный облик даже в низких широтах (Russel, Tucker 1971).

Переломные моменты эволюции климата приходятся на границы геологических групп, систем, отделов и более мелких подразделений (Umbgrove 1942; Hammen 1961). По-видимому, они определяют совпадение рубежей в развитии различных групп организмов.

«Я не понимаю, – писал Мэттью в 1915 году, – как можно согласовать теорию, что каждая раса животных эволюирует и расселяется независимо от других и что общая биотическая и физическая среда не является контролирующим фактором с самим фактом существования региональных фаун» (Matthew 1950). В самом деле, если изменения температурных условий в пространстве определяют географические границы не только отдельных видов, но и целых провинций (Юферев 1969; Valentine 1963; для растительных формаций это ещё более очевидно), то соответствующие им изменения во времени должны иметь аналогичный эффект. Температурные адаптации ценотически связанных организмов приблизительно совпадают (Жирмунский 1971). В противном случае изменения температуры приводили бы к «ценотическому хаосу» (Шварц 1971).

Отчётливая связь с климатом обнаруживается в смене доминирующих типов животных и растений от позднего палеозоя до кайнозоя. В конце перми – начале триаса среди наземных позвоночных доминировали терапсиды. В течение триаса эта группа приходит в упадок и замещается завропсидами (Robinson 1971), которые уступили господствующее положение млекопитающим на рубеже мела и палеогена. Любопытно, что смена доминирующих типов терапсиды → завропсиды →

млекопитающие отличается от последовательности приближения к уровню млекопитающих: завропсиды → терапсиды → млекопитающие.

У растений высший уровень организации достигнут цветковыми, которые резко отличаются от живущих ныне голосеменных по способу защиты семезачатка, морфологии листьев, сетчатому жилкованию. Эти же признаки сближают их с птеридоспермами и глоссоптеридами палеозоя. Голосеменных условно можно подразделить на ангиоспермоидные (семезачатки в купулах, жилкование частично сетчатое) и неангиоспермоидные (семезачатки защищены чешуями, жилкование открытое). К первой группе относятся птеридоспермы, глоссоптериды, чекановские и кейтониевые, ко второй – кордаитовые, хвойные, гинкговые, цикадовые и беннеттитовые. В конце палеозоя основными доминантами растительных формаций были глоссоптериды в южном полушарии, птеридоспермы и кордаиты – в северном. В мезозое господствуют хвойные, к которым в умеренной зоне присоединяются гинкговые и чекановские, а в субтропической – беннеттитовые. Таким образом, ангиоспермоидные голосеменные доминировали главным образом в позднем палеозое (и начале триаса). Среди мезозойских ангиоспермоидных кейтониевые – небольшая группа, не претендующая на доминирование, а чекановские играли заметную роль лишь во флоре Сибири. К тому же по разнообразию (около пяти родов) они значительно уступали не только хвойным и беннеттитам, но и гинкговым. Сопоставив последовательность приближения к ангиоспермоидному уровню (хвойные, гинкговые, беннеттитовые → птеридоспермы, глоссоптериды → покрытосеменные) с хронологической последовательностью доминирующих типов (птеридоспермы, глоссоптериды → хвойные, гинкговые, беннеттитовые → покрытосеменные), мы обнаружим расхождение, аналогичное описанному выше для позвоночных. Это расхождение не только подчёркивает единство истории доминирующих типов животных и растений, но позволяет сделать вывод, что направленность их сукцессии изменялась в зависимости от физических условий. В позднем палеозое дифференциация климатов была, пожалуй, наиболее отчётливой, а южное полушарие, где развились глоссоптериды и многие группы рептилий (Kurten 1967), было охвачено оледенением. В мезозое контрастность климатических условий и климатическая зональность были выражены слабее, чем в позднем палеозое и кайнозое. По-видимому, существует соответствие между высотой организации доминирующих типов и общей климатической ситуацией.

Описанное выше отклонение смены доминирующих типов от последовательности, отвечающей общебиологическому прогрессу, подтверждает мысль Сушкина (1922, с. 29), что ход эволюции «тесно переплетается с изменением лика земли и главным образом с изменениями климата в обширном смысле этого слова». Каждая эпоха характе-

ризуется сильным развитием определённого комплекса условий, который в другие эпохи не встречается или редок. Ему соответствуют главенствующие биологические типы данной эпохи. К аналогичному выводу пришёл позднее Нейрн (Nairn 1965), сформулировавший принцип неидентичности, или уникальности условий последовательных геологических эпох. Этот принцип должен стать каузальной основой биостратиграфии.

Мы можем заключить, что климатические циклы – основная причина этапности эволюции. Они не только способствуют распространению одних жизненных форм и вытеснению других, но, изменяя структуру биоценозов и действие отбора, определяют господствующую эволюционную тенденцию. Они воздействуют практически на все биоценозы и одновременно изменяют ход литогенеза. Благодаря этому возможно естественное членение геологической истории, причём ранг стратиграфических подразделений, очевидно, отвечает масштабу климатических циклов.

Литература

- Габуния Л.К. 1969. *Вымирание древних рептилий и млекопитающих*. Тбилиси: 1-234.
- Голенкин М.И. 1927. *Победители в борьбе за существование*. М.
- Гольберт А.В., Маркова Л.Г., Полякова И.Д., Сакс В.Н., Тесленко Ю.В. 1968. *Палеоландшафты Западной Сибири в юре, мелу и палеогене*. М.: 1-150.
- Жирмунский А.В. 1971. *Теплоустойчивость клеток и распределение донных животных в верхних зонах моря*. Автореф. дис. ... докт. биол. наук, Л.: 1-70.
- Красилов В.А. 1969 // *Проблемы филогении и систематики*. Владивосток: 12-30.
- Красилов В.А. 1970а // *Вопросы геологии, геохимии и металлогении сев.-зап. сектора Тихоокеанского пояса*. Владивосток: 43-45.
- Красилов В.А. 1970б // *Журн. общ. биол.* **31**, 6: 679-699.
- Красилов В.А. 1971 // *Геол. и геофиз.* 8: 11-18.
- Красилов В.А. 1972 // *Изв. АН СССР. Сер. геол.* 3: 9-16.
- Криштофович А.Н. 1946 // *Материалы по истории флоры и растительности СССР*. Л., **2**: 21-86.
- Леонов Ю.Г. 1972 // *Геотектоника* **2/3**: 3-14.
- Личков Б.Л. 1945 // *Журн. общ. биол.* **6**, 3: 159-182.
- Манжен Ж.Ф. 1963 // *Тр. 21-го Междунар. геол. конгр.* М.: 113-120.
- Меннер В.В. 1962. *Биостратиграфические основы сопоставления морских, лагунных и континентальных свит*. М.
- Назаров Г.Н. 1971. *Оледенение и геологическое развитие Земли*. М.: 1-152.
- Рухин Л.Б. 1959. *Основы общей палеогеографии*. Л.: 1-259.
- Сушкин П.П. 1922 // *Природа* 3/5: 4-31.
- Тахтаджян А.Л. 1970. *Происхождение и расселение цветковых растений*. Л.: 1-145.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Свиржев Ю.М. 1970 // *Генетика* **6**, 10: 155-165.
- Фойгт Э. 1963 // *Тр. 21-го Междунар. геол. конгр.* М.: 146-162.
- Хаин В.Е. 1970 // *Вестн. Моск. ун-та* **2**: 36-72.
- Чумаков И.С. 1971 // *Сов. геология* **10**: 3-14.
- Шварц С.С. 1971 // *Изв. АН СССР. Сер. биол.* **4**: 485-494.
- Шишкин М.А. 1968 // *Палеонтол. журн.* **3**: 3-11.
- Шишкин М.А. 1969 // *Материалы по эволюции наземных позвоночных*. М.: 30-44.
- Шмальгаузен И.И. 1968. *Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора)*. М.: 1-451.

- Шпет Г.И. 1971. *Увеличение темпов роста и продуктивности в эволюции животных*. Киев.
- Юферев О.В. 1969 // *Изв. АН СССР. Сер. геол.* 5: 77-84.
- Яблоков-Хнзорян С.М. 1963 // *Зоол. журн.* 47, 10: 1433-1444.
- Arrhenius G. 1896 // *Philos. Mag.* 41: 237-276.
- Axelrod D.I. 1941 // *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 27: 546-561.
- Axelrod D.I. 1948 // *Evolution* 2: 127-144.
- Ayala F.J. 1969 // *Nature* 221: 1076-1079.
- Bakker R.T. 1971 // *Evolution* 25: 636-658.
- Berkner L.V., Marshall L.C. 1965 // *New Scientist* 11: 415-419.
- Bock W.J. 1970 // *Evolution* 24: 704-722.
- Bretzky P.W., Lorenz D.M. 1970 // *Geol. Soc. Amer. Bull.* 81: 2449-2456.
- Britten R.J., Davidson E.H. 1969 // *Science* 165, 3891: 346-357.
- Bronnimann P. 1966 // *Arch. sci.* 19: 1-21.
- Clemens P.E., Jr. 1968 // *Evolution* 22, 1: 1-18.
- Cloud P.E., Jr. 1948 // *Evolution* 2, 4: 322-350.
- Crain J.K. 1971 // *Geol. Soc. Amer. Bull.* 82: 2603-2606.
- Dewey J.F., Horsfield B. 1970 // *Nature* 225: 521-626.
- Dobzhansky T. 1960 // *Evolution after Darwin*. Univ. Chicago Press, 1: 403-428.
- Dorf E. 1969 // *Proc. North Amer. Paleontol. Convent. Pt. D*: 323-346.
- Dorman F.H. 1968 // *J. Geol.* 76, 3: 297-313.
- Emiliani C. 1966 // *Science* 154, 3757: 851-857.
- Engier A. 1879-1882. *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiere seit der Tertiärperiode*, Leipzig.
- Ford E.B. 1960 // *Evolution after Darwin*. Univ. Chicago Press, 1: 181-196.
- Frerichs W.E. 1971 // *J. Paleontol.* 45: 963-968.
- Goldschmidt R. 1940. *The Material Basis of Evolution*. New Haven; London; Oxford.
- Haffer J. 1969 // *Science* 165, 3889: 131-138.
- Hall J.W., Norton N.J. 1967 // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 3, 1: 121-131.
- Hammen T. van der. 1961 // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 95: 440-449.
- Hardy A.C. 1954 // *Evolution as a Process*. London: 122-142.
- Hays J.D. 1971 // *Geol. Soc. Amer. Bull.* 82: 2438-2447.
- Hecht M.K. 1965 // *System. Zool.* 14, 4.
- Henbest L.G. 1962 // *J. Paleontol.* 26, 3: 297-325.
- Henningsmoen G. 1964 // *Norsk geol. tidskr.* 44, 3: 341-1352.
- Huxley J. 1955. *Evolution. The Modern Synthesis*. London: 1-645.
- Isaks B., Oliver, Sykes L.R. 1968 // *Geophys. Res.* 73: 5855-6900.
- Johnson R. G. 1964 // *Approaches to Paleoecology*. New York; London; Sydney: 107-134.
- Just T. 1947 // *Ecol. Monographs* 17, 2: 127-137.
- Kurten B. 1967 // *Comment. Biol. Soc. Sci. fenn.* 31, 1: 1-8.
- Malicki A., Karzmarz K., Popiel J.S. 1970 // *Ann. Univ. M. Curie – Skl.* 22B: 219-236.
- Matthew W.D. 1950. *Climate and Evolution* (3th ed.). N.Y. Acad. Sci. Spec. Publ. 1: 1-223.
- Mayr E. 1954 // *Evolution as a Process*. London: 157-180.
- Mayr E. 1968 // *Nature* 231: 446-447.
- McAlester A.L. 1970 // *J. Paleontol.* 44: 405-409.
- McKerrow 1971 // *J. Geol. Soc.* 127, 5: 454-464.
- Nairn A.E.M. 1965 // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1: 5-11.
- Newell N.D. 1967 // *Uniformity and simplicity*. Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 89: 63-89.
- Owens J.P., Minard J.P., Sohl N.F., Mello J.F. 1970 // *Geol. Surv. Prof. Pap.* 676: 1-60.
- Raunkiaer C. 1934. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Oxford.
- Raunkiaer C. 1937. *Plant Life Forms*. Oxford.
- Rensch B. 1954. *Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution*. Stuttgart: 1-436.
- Rhoads D., Morse J.W. 1971 // *Lethaia* 4: 413-428.
- Robinson P.L. 1971 // *Paleontology* 14, 1: 131-153.

- Rowe A.W. 1899 // *Quart. J. Geol. Soc. London* **55**: 494-547.
 Russel D., Tucker W. 1971 // *Nature* **229**: 553-664.
 Schaeffer B. 1965 // *System. Zool.* **14**.
 Schindewolf O.H. 1937 // *Geol. Inst. Univ. Upsala Bull.* **27**: 166-188.
 Schopf T.J.M., Farmanfarmaian A., Gooch J.L. 1971 // *J. Paleontol.* **45**, 2: 247-252.
 Simpson G. G. 1965. *The Geography of Evolution*. Philadelphia; New York: 1-249.
 Srivastava S.K. 1970 // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* **7**, 3: 221-224.
 Stebbins G.L. 1947 // *Ecol. Monographs* **17**, 2: 151-158.
 Stebbins G.L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. New York; London: 1-643.
 Szafer W. 1961 // *Inst. Geol. Prace* **33**: 1-205.
 Tappan H. 1968 // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* **8**: 56-66.
 Umbgrove J.H.F. 1942. *The Pulse of the Earth*. The Hague.
 Valen L. van. 1971a // *Evolution* **25**, 2: 420-425.
 Valen L. van. 1971b // *Science* **171**: 439-443.
 Valentine J.W. 1963 // *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.* **47**, 3: 457-466/
 Valentine J.W. 1969 // *J. Paleontol.* **43**, 4.
 Valentine J.W., Mores E.M. 1970 // *Nature* **228**: 657-659.
 Vuilleumier B.S. 1971 // *Science* **173**: 771-779.
 Westoll T.S. 1954 // *Evolution as a Process*. London.
 Wolfe J., Hopkins D.M., Leopold E.B. 1966 // *Geol. Surv. Prof. Pap.* **388A**.
 Worsley T.R. 1971 // *Nature* **230**: 50-52.
 Zangerl R., Richardson E.S., Jr. 1963 // *Field. Geol. Mem.* **4**: 1-352.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск **1053**: 3028-3037

Некоторые аспекты формирования фауны птиц Палеарктики

В.А. Колбин

Василий Анфимович Колбин. ФГБУ Государственный заповедник Вишерский,
ул. Гагарина 36-Б, Красновишерск, Пермский край, 618590, Россия. E-mail: kgularis@mail.ru

Поступила в редакцию 18 августа 2014

Общеизвестно, что живые организмы распространены на земном шаре неравномерно. Анализ распространения видов в пространстве позволил зоогеографам в первой половине XX века сформулировать концепцию исторически сложившихся комплексов животного мира (типов фауны), которые объединяются общностью области распространения (Бобринский и др. 1946). В дальнейшем при отнесении того или иного вида к определённой фауне учитывались экологические связи с растительностью, широтная, меридиональная и региональная зональности распределения организмов (Куренцов 1965; Матюшкин 1982). В конце XX века в экологии произошла смена парадигм: организмистскую (куда прекрасно вписывались представление о существовании

дискретных фаун) сменила континуальная (Миркин 1984). Однако несостоятельность концепции фаун никем не была доказана, а привлекательность (и актуальность) её основополагающих принципов не исчезла и в настоящее время. Поэтому при изучении сообществ (и населения) животных по прежнему целесообразно, наряду с другими аспектами, рассматривать их и с позиции экологической зоогеографии. Хотя в современную эпоху, в свете доминирования континуальной парадигмы в экологии, исследования такого рода практически прекратились (Макаркин 1992). Усугубляет ситуацию и очередная революция в систематике с кризисом концепции вида (Павлинов 2006, 2009, 2011).

Однако наука развивается по спирали. Так, современная систематика, при чрезмерной ориентации на молекулярные методики и отрицании старых традиций, во многом возвращается к схоластической систематике средних веков (Ereshefsky 2001). Вполне можно ожидать, что в будущем возродится интерес и к экологической зоогеографии.

Изменения в облике фауны и флоры России проявляются не только при движении в широтном направлении, но и при перемещении от одного меридиана к другому. Они не столь бросаются в глаза, но достаточно существенны, чтобы ими пренебрегать. Если начать двигаться с запада на восток в пределах зоны тайги Евразии, то перемены в фауне начнут отмечаться уже на Урале. Появляется зарничка *Phylloscopus inornatus*, к европейским дроздам добавляются чернозобый *Turdus atrogularis* и пёстрый *Zoothera varia*. При углублении в Сибирь многие «европейцы» теряются. Например, исчезает обыкновенный соловей *Luscinia luscinia* – его заменяют целых три вида: соловей-красношейка *Luscinia calliope*, соловей-свистун *L. sibilans* и синий соловей *L. cyane*. Серую ворону *Corvus cornix* сменяет восточная чёрная ворона *Corvus orientalis*. Таких перемен в видовом составе можно привести множество. Очевидно, что при изучении распределения организмов нужно учитывать как широтные изменения, так и меридианные. Такая концепция в среде зоогеографов развивалась преимущественно в России – очевидно потому, что у нас естественно напрашивается сравнение Европы с Сибирью. Одним из основоположников теории «фаун» как исторически сложившихся и экологически связанных комплексов животного мира является Борис Карлович Штегман. В 1930-е годы увидели свет его работы по этой тематике (Штегман 1936, 1938), ставшие классическими.

Б.К.Штегман развивал мысль о различных центрах формирования фаун. Позднее теория центров фауногенеза была досконально разработана де Латтином (Lattin de, 1957, 1960). Анализируя распределение птиц Палеарктики, Б.К.Штегман выделил 7 типов фаун (комплексов животного мира): арктический, сибирский, европейский, средиземноморский, монгольский, тибетский и китайский. Для каждого типа фаун

был определён очаг его формирования. Широко распространённые виды, определить происхождение которых было затруднительно, получили название транспалеарктов. Естественно, что в природе нельзя найти место, где обитали бы представители только одного типа фауны. Взаимное проникновение и наложение разных комплексов животного мира обнаруживается повсюду. Например, при фаунистическом анализе населения птиц Вишерского заповедника, расположенного на восточной границе Европы, выявилось доминирование сибирских видов над европейскими (Колбин 2011). Такой результат вполне закономерен, исходя из преобладания там темнохвойных лесов. Именно сибирский тип фауны экологически и исторически связан с тайгой. Центром же формирования европейского типа фауны являются европейские широколиственные леса. Поэтому не удивительно, что в горных ельниках Северного Урала «европейцы» встречаются реже, чем виды, связанные с зоной тайги. Кроме того, среди постоянных жителей заповедника весьма заметны представители арктической фауны, есть «китайцы» и в изобилии представлены вездесущие транспалеаркты.

Фаунистическая картина распределения живых организмов в конкретном месте очень динамична. По словам Б.К.Штегмана – это «ментальный снимок» непрерывного процесса изменения.

Зоологов, работающих в Европе и Сибири, предложенная концепция фаун вполне удовлетворяла. Но этого нельзя было сказать об исследователях юга русского Дальнего Востока, где в одном месте сосуществуют представители самых разных природных комплексов. Для Уссурийского края требовалась разработки своей системы. Автором зоогеографии Приморья и Приамурья стал Алексей Иванович Куренцов. Работы А.И.Куренцова по дальневосточным типам фаун появились в 1950-1960-е годы (Куренцов 1956, 1965). Для Дальнего Востока он выделил 5 типов фаун, из которых 2 были совершенно новыми – охотско-камчатская фауна елово-пихтовой тайги и ангарская (восточно-сибирская) фауна лиственничной тайги. Работы А.И.Куренцова, как ранее исследования Б.К.Штегмана, породили целую волну публикаций, где животный мир анализировался в свете предложенных фаунистических комплексов. Нужно отметить, что Б.К.Штегман рассматривал свои работы как предварительные, а А.И.Куренцов, упоминая в своих построениях представителей самых разных таксономических групп (от беспозвоночных до млекопитающих), был во многом схематичен.

Рассмотрим некоторые аспекты формирования авифауны России с позиций экологической зоогеографии.

Русские и латинские названия птиц, а также порядок следования видов в обзоре даны по сводке Е.А.Коблика, Я.А.Редькина и В.Ю.Архипова (2006). Анализ ареалов проводился по работе Л.С.Степаняна (1990).

Разорванные ареалы

Самый большой интерес при изучении распространения животных вызывали и вызывают разрывы (дизъюнкции) ареалов. Изоляция одной популяции от другой даёт толчок видообразованию. Так появляются новые расы, подвиды, виды и роды. Интерес к этой проблеме не ослабевает с середины XX века. Особенно большое значение в изучении роли географического видообразования в эволюции животного мира сыграли блестящие работы Эрнста Майра (1968, 1974) и Джорджа Симпсона (1983).

Наглядным примером интенсивного видообразования в ходе дизъюнкций является такой пластичный и процветающий вид, как ворона *Corvus corone* s.l.. Ареал серой вороны в Средней Сибири и в Средней Европе перекрывается с разорванным ареалом чёрной вороны. Ряд исследователей, несмотря на резкое различие этих форм в окраске, считают их одним видом (Портенко 1954). В зонах перекрывания серая и чёрная вороны легко образуют смешанные пары, но потомство таких пар не отличается жизнестойкостью. По словам Э.Майра, диапазон скоростей видообразования может быть огромен. Серая морфа вороны могла появиться только после образования обширного разрыва, расколовшего ареал чёрной вороны на изолированные участки. Под влиянием условий существования в центре континента средняя популяция за короткие сроки резко видоизменилась, а крайние изоляты за это время эволюционировали несущественно.

Пример гигантского разрыва даёт нам ареал голубой сороки *Cyanoprisca cyanus*. Область распространения этой птицы на востоке Азии простирается от Забайкалья до Японского, Жёлтого и Восточно-Китайского морей. Другой участок ареала располагается в центре Пиренейского полуострова. Разрыв между восточной и западной популяциями составляет многие тысячи километров. Принадлежность этого вида и к европейской, и к китайской (маньчжурской) фаунам недвусмысленно указывает на то, что сравнительно недавно широколиственные леса Европы и Юго-Восточной Азии опоясывали Палеарктику сплошной полосой. Изоляция приводит к всё большей дивергенции двух разделённых популяций, которые по генетическим данным уже признаются разными видами. Но вполне вероятным является и вымирание западного вида (подвида) – слишком мала площадь его ареала. Палеонтологические данные свидетельствуют, что и белогрудый медведь *Ursus thibetanus* также когда-то обитал в Европе (Матюшкин 1982). Это ещё одно свидетельство существования сплошного пояса широколиственных лесов Палеарктики, который в плейстоцене был разорван.

Большое внимание изучению влияния евразийских разрывов на современный животный мир уделял Евгений Николаевич Матюшкин (1976). По его подсчётам, две главные дизъюнкции – между Алтаем и

Забайкальем и между Копет-Дагом и Гималаями – проявляются на ареалах более 70 родов наземных позвоночных животных и множестве видов беспозвоночных. Естественно, что разрывы обнаруживаются и на ареалах растений. Виды палеарктических птиц с разорванными ареалами перечислены в таблице 1.

Таблица 1. Виды птиц, в ареалах которых имеется разрыв и в пределах Палеарктики можно выделить западный и восточный фрагменты

Западный подвид, если есть	Восточный подвид, если есть
<i>Podiceps nigricollis</i>	
<i>Podiceps grisegena grisegena</i>	<i>Podiceps grisegena holboellii</i>
<i>Phasianus colchicus septentrionalis</i>	<i>Phasianus colchicus pallasii</i>
<i>Haematopus ostralegus ostralegus</i>	<i>Haematopus ostralegus osculans</i>
<i>Haematopus ostralegus longipes</i>	
<i>Haematopus ostralegus buturlini</i>	
<i>Chlidonias hibridus hibridus</i>	<i>Chlidonias hibridus javanicus</i>
<i>Суанопика cyanus cooki</i> (также рассматривается как отдельный вид <i>C. cooki</i>)	<i>Суанопика cyanus cyanus</i>
<i>Troglodytes troglodytes troglodytes</i>	<i>Troglodytes troglodytes dauricus</i>
<i>Troglodytes troglodytes hyrcanus</i>	<i>Troglodytes troglodytes ussuriensis</i>
	<i>Troglodytes troglodytes lonnbergi</i>
	<i>Troglodytes troglodytes fumigatus</i>
	<i>Troglodytes troglodytes kurilensis</i>
	<i>Troglodytes troglodytes pallescens</i>
<i>Regulus regulus regulus</i>	<i>Regulus regulus japonensis</i>
<i>Regulus regulus buturlini</i>	
<i>Regulus regulus tristis</i>	
<i>Regulus regulus coatsi</i>	
<i>Parus palustris palustris</i>	<i>Parus palustris crassirostris</i>
<i>Parus palustris stagnatilis</i>	<i>Parus palustris ernsti</i>
<i>Parus palustris kabardensis</i>	<i>Parus palustris hensoni</i>
<i>Parus palustris brevirostris</i>	
<i>Spinus spinus</i>	

Образование засушливого региона в центральной Азии, ставшее первопричиной возникновения последующих дизъюнкций, наметилось уже в палеогене. Полоса сплошных лесов, охватывающая аридное ядро с севера и юга, сформировалась к концу миоцена. В тот период фауны Европы и Восточной Азии различались значительно меньше, чем в настоящее время. Но опустынивание и развитие степных ландшафтов в центре материка усиливалось. Этому способствовали активные тектонические процессы (поднятие Гималаев и Каракорума в неогене) и резкое похолодание климата. В плиоцене леса Северной Евразии кардинально меняются – наступает эра тайги. Вместе с растительностью меняется и животный мир. Ускорили процессы эволюции фауны разрывы лесного кольца, которые образовались как на севере, так и на юге Азии в результате усиливающейся аридизации. Животный мир лесов Европы пополнялся представителями сообществ кустарников Средиземноморья. Среди птиц – это в первую очередь роды славков

Sylvia и пересмешек *Hippolais*, которые вглубь Сибири и на Дальний Восток не проникают. Лесная фауна Дальнего Востока сохранила непосредственную связь с тропиками, отсюда и проистекает её неповторимый колорит. Обычные в Приамурье и в Приморье личинкоеды *Petricocotus divaricatus*, белоглазки *Zosterops erythropleura* и некоторые другие виды, являются чисто тропическими птицами. Все их многочисленные родственники предпочитают жить, не удаляясь от экватора.

Вымирание – расселение

В плейстоцене похолодание климата приняло катастрофические масштабы – наступила ледниковая эпоха. Если ранее появлялись разрывы лесного кольца, то в это время происходит глобальное исчезновение лесов, сопровождаемое массовым вымиранием животных и растений. В отдельные моменты на обширных просторах Палеарктики деградировала даже лесостепная и лесотундровая растительность. Но в целом на севере Евразии господствовал в ледниковое время своеобразный ландшафт – «тундростепь» (Величко 1973). Леса и лесные обитатели выживали только в отдельных благоприятных местах, получивших название ледниковых рефугиумов. Такие «островки спасения» сохранялись в предгорьях и в межгорных понижениях.

Ледники в плейстоцене наступали и отступали. В межледниковое время таёжная растительность иногда полностью восстанавливалась и даже темнохвойно-широколиственные леса вклинивались вглубь материка дальше, чем они распространены сейчас. В изолятах шло интенсивное видообразование. Во время потеплений начиналось расселение видов, и если бывшие соплеменники встречались, то нередко оказывалось, что они уже «не узнавали» друг друга. Ареалы многих видов так и не соприкоснулись до сих пор (табл. 2.). Например, даурская галка *Corvus dauuricus* и галка *C. monedula*, белый аист *Ciconia ciconia* и дальневосточный аист *C. boyciana*, уже упомянутая голубая сорока и многие другие. Разобщённым остаётся ареал крапивника *Troglodytes troglodytes*. Его европейские подвиды отделены от азиатских обширным пространством сибирских лесостепей (см. табл. 1.).

Очевидно, что в наше время процессы расселения видов из бывших «ледниковых рефугиумов» продолжаются. Чаще всего ареалы отдельных видов или подвидов не могут много рассказать о распространении лесов Палеарктики, но если рассматривать ареал всех видов исследуемого рода, то контуры лесного кольца начинают проступать весьма явственно. Эту закономерность любил подчёркивать Е.Н.Матюшкин. Ярким примером «встречи после долгой разлуки» является соприкосновение ареалов обыкновенной *Emberiza citrinella* и белошапочной *E. leucosephala* овсянок. По Б.К.Штегману, первый вид является представителем европейской фауны, а второй – сибирской. Эту же мысль

можно сформулировать и так: западная популяция пережила ледниковое «лихолетье» в европейском рефугиуме, а восточная – в сибирском. Когда в наше время бывшие соплеменники встретились, внешние различия были уже очень велики, а петь птицы продолжали одинаково. Смешанные пары в зоне совместного обитания у этих видов – совсем не редкость. В некоторых регионах птицы с гибридной окраской оперения даже преобладают (Панов 2001; Панов и др. 2007).

Таблица 2. Виды авифауны России, появление которых, вероятно, является результатом изоляции популяций предковых форм вследствие образования азиатского разрыва ареалов

Западный вид	Восточный вид
<i>Ixobrychus minutus</i>	<i>Ixobrychus eurhythmus</i>
<i>Ciconia ciconia</i>	<i>Ciconia boyciana</i>
<i>Pernis apivorus</i>	<i>Pernis ptilorhyncus</i>
<i>Falco vespertinus</i>	<i>Falco amurensis</i>
<i>Perdix perdix</i>	<i>Perdix dauuricae</i>
<i>Coturnix coturnix</i>	<i>Coturnix japonica</i>
<i>Numenius arquata</i>	<i>Numenius madagascariensis</i>
<i>Streptopelia turtur</i>	<i>Streptopelia orientalis</i>
<i>Otus scops</i>	<i>Otus sunia</i>
<i>Caprimulgus europaeus</i>	<i>Caprimulgus indicus</i>
<i>Apus apus</i>	<i>Apus pacificus</i>
<i>Coracias garrulus</i>	<i>Eurystomus orientalis</i>
<i>Anthus trivialis</i>	<i>Anthus hodgsoni</i>
<i>Lanius collurio</i>	<i>Lanius cristatus</i>
<i>Oriolus oriolus</i>	<i>Oriolus chinensis</i>
<i>Sturnus vulgaris</i>	<i>Sturnus (Spodiopsar) cineraceus</i>
<i>Corvus monedula</i>	<i>Corvus dauuricus</i>
<i>Corvus cornix</i>	<i>Corvus orientalis</i>
<i>Cinclus cinclus</i>	<i>Cinclus pallassii</i>
<i>Locustella naevia</i>	<i>Locustella lanceolata</i>
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	<i>Acrocephalus orientalis</i>
<i>Ficedula parva</i>	<i>Ficedula albicilla</i>
<i>Muscicapa striata</i>	<i>Muscicapa sibirica</i>
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	<i>Phoenicurus auroreus</i>
<i>Parus major</i>	<i>Parus minor</i>
<i>Chloris chloris</i>	<i>Chloris sinica</i>
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	<i>Pyrrhula griseiventris</i>
<i>Emberiza citrinella</i>	<i>Emberiza leucocephala</i>

При встрече прежде разобщённых популяций, как уже неоднократно упоминалось, иногда редко, иногда часто образуются смешанные пары. Но всё же такие альянсы (если не брать во внимание широкую гибридизацию обыкновенной и белошапочной овсянок) не поддерживаются отбором. Сдерживающим фактором выступают этологические механизмы изоляции. Детский импринтинг диктует животным выбирать партнёров, похожих на родителей (Мак-Фарленд 1988). В результате «сомнительные» виды становятся (в формулировке Э.Майра) видами «хорошими» – т.е. такими, особи которых скрещиваются только

в пределах своего «племени». Если вернуться «к нашим воронам», то известно, что на востоке России чёрная ворона сосуществует с похожим на неё видом – большеклювой вороной *Corvus macrorhynchos*. Ареалы их перекрываются на обширных пространствах. Птицы часто встречаются в совместных стаях, вместе кормятся на свалках, но никогда не образуют совместных пар!

Как это ни парадоксально, но плейстоценовое похолодание в Евразии через выживание отдельных популяций в рефугиумах дало мощный толчок видообразованию.

На переднем крае эволюции

Некоторые дрозды Сибири и Дальнего Востока остаются малоизученными. Даже их видовая систематика пребывает в состоянии перманентного изменения. В прошлом веке два современных вида дроздов – бурый *Turdus eunotus* и дрозд Наумана *T. naumanni* – во многих публикациях считались подвидами одного вида (Дементьев 1937; Шнитников 1949; Иванов, Штегман 1978) – дрозда Наумана. А темнозобый дрозд объединял современных краснозобого *T. ruficollis* и уже упоминавшегося чернозобого. У Л.А.Портенко темнозобый дрозд даже включал все четыре формы (1954). Хотя внешне рассматриваемые виды различаются весьма заметно, в зонах симпатрии эпизодически или регулярно обнаруживаются смешанные пары и гибриды между этими формами. Это и послужило в своё время причиной сомнений в их видовом статусе, высказанных Хартертом (Hartert 1910, 1934). К тому же Хартерт считал этих птиц аллопатричными, хотя позднее были выявлены зоны симпатрии, где возникающие гибриды, как правило, элиминируются, и преобладают исходные формы. Но, тем не менее, точка зрения Хартерта была принята подавляющим большинством орнитологов в XX веке и лишь к концу столетия эти формы вновь получили видовой статус (Назаренко 1971; Степанян 1983). Получилось, что в конце XX века произошёл возврат к точке зрения XIX века (Плеске 1883; Taczanowski 1891), когда видовая систематика строилась в первую очередь на морфологических признаках.

Ещё три вида дроздов (по современной номенклатуре) в своё время были объединены Л.А.Портенко (1954) в один вид: оливковый дрозд. В «Кратком определителе птиц СССР» 1978 года издания эти же виды (в качестве подвидов) скрывались под именем бледного дрозда. В настоящее время все три формы получили видовой статус (Степанян 1990; Коблик и др. 2006): бледный дрозд *T. pallidus*, оливковый дрозд *T. obscurus* и золотистый дрозд *T. chrysolaus*. Если в первой группе дроздов (краснозобый, чернозобый, бурый и Наумана), как уже упоминалось, достаточно обычна гибридизация, то для дроздов второй названной группы гибриды не известны. В один вид они объединялись на ос-

новании морфологического сходства и вследствие недостатка данных. В Северном Приамурье у бледного и оливкового дроздов имеется достаточно обширная зона симпатрии, при этом очевидна полная репродуктивная изоляция. В Норском заповеднике оба вида гнездятся (Колбин 2005, 2013), и различия в экологии, вокализации так велики, что образование смешанных пар между этими видами трудно представить. Что касается золотистого дрозда, то он, обитая на островах (Сахалин, Курилы, Япония), географически изолирован от материковых форм.

Относительную эволюционную молодость этих 7 видов дроздов рода *Turdus* можно предполагать достаточно уверенно. Они прекрасно вписываются в концепцию надвида, предложенную Э.Майром (1947, 1968). Достаточно очевидно, что среди них представители надвида, объединяющего оливкового, бледного и золотистого дроздов, продвинулись на эволюционном пути к «хорошим» видам значительно дальше, чем надвида из чернозобого, краснозобого, бурого и Наумана. О последних формах можно сказать, что они находятся между подвидом (расой) и видом (Степанян 1983), но в целом вполне достигли статуса вида.

Литература

- Бобринский Н.А., Зенкевич Л.А., Бирштейн Я.А. 1946. *География животных*. М.: 1-256.
- Величко А.А. 1973. *Природный процесс в плейстоцене*. М.: 1-254.
- Дементьев Г.П. 1937. *Полный определитель птиц СССР: Воробьиные*. М.; Л., 4: 1-334.
- Иванов А.И., Штегман Б.К. 1978. *Краткий определитель птиц СССР*. Л.: 1-560.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. 2006. *Список птиц Российской Федерации*. М.: 1-256.
- Колбин В.А. 2005. Авифауна Норского заповедника // *Рус. орнитол. журн.* 14 (277): 39-48.
- Колбин В.А. 2011. Географический обзор населения птиц заповедника «Вишерский» // *Особо охраняемые природные территории в жизни региона: материалы межрегиональной конф.* Пермь: 75-83.
- Колбин В.А. 2013. Авифауна Норского заповедника и сопредельных территорий: современный обзор // *Сб. статей к 15-летию Норского заповедника*. Благовещенск; Февральск: 175-199.
- Куренцов А.И. 1956. О зоогеографических взаимоотношениях в нижнем Приамурье // *Сообщ. Дальневост. фил. АН СССР* 8: 50-54.
- Куренцов А.И. 1965. *Зоогеография Приамурья*. М.; Л.: 1-154.
- Майр Э. 1947. *Систематика и происхождение видов*. М.: 1-502.
- Майр Э. 1968. *Зоологический вид и эволюция*. М.: 1-597.
- Майр Э. 1974. *Популяции, виды и эволюция*. М.: 1-460.
- Макаркин В.Н. 1992. О «типах фауны» А.И.Куренцова // *Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова*. Владивосток, 1/2: 21-29.
- Мак-Фарленд Д. 1988. *Поведение животных: Психобиология, этология и эволюция*. М.: 1-520.
- Матюшкин Е.Н. 1976. Европейско-восточноазиатский разрыв ареалов наземных позвоночных // *Зоол. журн.* 55, 9: 1277-1291.
- Матюшкин Е.Н. 1982. Региональная дифференциация лесной фауны Палеарктики в прошлом и настоящем // *Теоретические и прикладные аспекты биогеографии*. М.: 59-80.

- Миркин В.М. 1984. О парадигмах в фитоценологии // *Журн. общ. биол.* **45**, 6: 749-758.
- Назаренко А.А. 1971. Краткий обзор птиц заповедника «Кедровая Падь» // *Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока*. Владивосток: 12-51.
- Павлинов И.Я. 2006. На пути к филогенезу // *Природа* 4: 32-40.
- Павлинов И.Я. 2009. Проблема вида в биологии – ещё один взгляд // *Тр. Зоол. ин-та РАН*. Прил., 1: 250-271.
- Павлинов И.Я. 2011. Современная систематика: традиции и новации // *Природа* 10: 35-40.
- Панов Е.Н. 2001. Межвидовая гибридизация у птиц: эволюция в действии // *Природа* 6: 51-59.
- Панов Е.Н., Рубцов А.С., Мордкович М.В. 2007. Новые данные о взаимоотношениях двух видов овсянок (*Emberiza citrinella*, *Emberiza leucosephalos*), гибридизирующих в зоне перекрывания их ареалов // *Зоол. журн.* **86**, 11: 1362-1378.
- Плеске Ф.Д. 1889. *Научные результаты путешествий Н.М.Пржевальского по Центральной Азии*. Отд. зоол. СПб.: 1-80 (Т. 2, Вып. 1. Птицы).
- Портенко Л.А. 1954. *Птицы СССР*. М.; Л., 3.
- Симпсон Д. 1983. *Великолепная изоляция*. М.: 1-256.
- Степанян Л.С. 1983. *Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР*. М.: 1-295.
- Степанян Л.С. 1990. *Конспект орнитологической фауны СССР*. М.: 1-727.
- Шнитников В.Н. 1949. *Птицы Семиречья*. М.; Л.: 1-666.
- Штегман Б.К. 1936. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // *Изв. АН СССР*. Сер. биол. 2/3: 523-563.
- Штегман Б.К. 1938. *Основы орнитографического деления Палеарктики*. М.; Л.: 1-156.
- Ereshefsky M. 2001. *The Poverty of the Linnaean Hierarchy: a Philosophical Study of Biological Taxonomy*. Cambridge Univ. Press: 1-316.
- Hartert E. 1910. *Die Vögel der Poläarktischen Fauna*. Friedländer: 1: I-XLIX, 1-832.
- Hartert E., Steinbacher F. 1935. *Die Vögel der Poläarktischen Fauna*. Friedländer, 4: 289-384.
- Lattin de G. 1957. Die Ausbreitungszentren der holarktischen Landtierwelt // *Verhandl. Deutsch. Zool. Ges.* Hamburg: 380-410.
- Lattin de G. 1960. *Der Grundriss der Zoogeographie*. Jena: 1-602.
- Taczanowski L. 1891-1893. Faune ornithologique de la Sibirie orientale. Pt. 1-2 // *Mém. Acad. Sci. St.-Petersb.* Sér. 7. **39**: 1-1278.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск 1053: 3037-3040

Новые данные о расселении малой горлицы *Streptopelia senegalensis* в Алтайском крае

Н.Н.Березовиков

Николай Николаевич Березовиков. Лаборатория орнитологии и герпетологии, Институт зоологии, Министерство образования и науки, проспект Аль-Фараби, 93, Алматы, 050060, Казахстан.
E-mail: berezovikov_n@mail.ru

Поступила в редакцию 19 октября 2014

Во второй половине XX столетия малая горлица *Streptopelia senegalensis* расширила свой ареал от Тянь-Шаня до Алтая и начала заселять равнинную часть Западной Сибири. В казахстанской части Алтая

её расселение, стимулированное выпусками небольших партий в Усть-Каменогорске в 1968 и 1972 годах, активно происходило между 1975 и 1985 годами (Гаврилов и др. 1982; Щербаков 1986, 1996). В феврале 1972 года она впервые была отмечена в городе Зайсан, а в 1977-1978 годах уже гнездилась здесь (Егоров, Березовиков 2006; Березовиков, Самусев 2003). В предгорьях Южного Алтая малая горлица в 1976 году появилась в посёлке Большенарымское (Гаврилов и др. 1982), в 1977 – в Курчуме, в 1981 – Алексеевке, в 1988 – в Катон-Карагае (Березовиков, Стариков 1991; Березовиков, Воробьёв 2001; Березовиков 2002). В 1972-1975 годах она была обычной в Усть-Каменогорске, с 1977 – в Шемонаихе (Березовиков и др. 2000; Березовиков, Егоров 2007), а к 1979 году проникла до Лениногорска (Гаврилов и др. 1982). В эти же годы вниз по Иртышу малая горлица расселилась на север до Семипалатинска и Павлодара.

Характерной особенностью малой горлицы на Алтае стало её обитание в зоне зернового земледелия, где она поселялась преимущественно в крупных посёлках, обычно в районных центрах. В них, как правило, находились предприятия по хранению и переработке сельскохозяйственной продукции, элеваторы, зерно- и овощехранилища, благодаря которым эти южные горлинки стали успешно зимовать.



Малая горлица *Streptopelia senegalensis* в селе Завьялово Алтайского края. 21 июля 2011. Фото С.Махлакова.

Далее вдоль железной дороги Семипалатинск – Барнаул малая горлица стала активно расселяться от Шемонаихи в пределы Алтайского края в направлении Барнаула. В 1989-1990 годах она уже гнездилась в городе Рубцовске, довольно быстро заселила юго-западную часть Алтайского края вдоль границы с Казахстаном, а в феврале 1998 года залётная птица отмечена в 40 км южнее города Барнаула (Петров и др. 1990; Ирисова и др. 1998).

В последующее десятилетие малая горлица продолжала своё расселение в равнинной части Алтая и в 1996-2012 годах пережила серию аномально морозных и многоснежных зим, являющихся серьёзным лимитирующим фактором при расселении этого вида на север.

Опубликованной информации о темпах заселения малой горлицей населённых пунктов Алтайского края, к сожалению, пока очень мало. Поэтому считаю необходимым сообщить о ещё одном пункте встречи этой птицы. Так, с 16 по 21 июля 2011 самец малой горлицы наблюдался в селе Завьялово (координаты 52°83' с. ш., 80°92' в. д.) – административном центре Завьяловского района Алтайского края, расположенном 250 км западнее Барнаула. Он держался в сельской усадьбе и активно токовал на крыше дома и в кроне яблони, слетая кормиться в ограду к курам. Эта миниатюрная горлинка быстро привлекла внимание местных жителей, восхищая их своей доверчивостью и своеобразными «хохочущими» звуками во время токования (см. рисунок). Спустя 5 дней она исчезла и в дальнейшем больше не появлялась.

Выражаю признательность С.Маклакову, сообщившему мне об этом факте и предоставившему фотографию наблюдавшейся горлицы.

Литература

- Березовиков Н.Н. 2002. Материалы к авифауне Курчумских гор и южных предгорий Азугау (Южный Алтай) // *Рус. орнитол. журн.* 11 (202): 983-1009.
- Березовиков Н.Н., Воробьёв И.С. 2001. Птицы западных отрогов Нарымского хребта (Южный Алтай) // *Рус. орнитол. журн.* 10 (170): 1067-1086.
- Березовиков Н.Н., Егоров В.А. 2007. К орнитофауне окрестностей Усть-Каменогорска // *Рус. орнитол. журн.* 16 (363): 791-797.
- Березовиков Н.Н., Самусев И.Ф. 2003. Птицы Зайсанской котловины. V. Pterocletiformes, Columbiformes, Cuculiformes, Strigiformes, Caprimulgiformes, Apodiformes, Coraciiformes, Piciformes // *Рус. орнитол. журн.* 12 (219): 395-406.
- Березовиков Н.Н., Самусев И.Ф., Хроков В.В. 2000. Материалы к орнитофауне поймы Иртыша и предгорий Алтая. Часть 2. Falconiformes, Columbiformes, Cuculiformes, Strigiformes, Caprimulgiformes, Apodiformes, Coraciiformes, Piciformes // *Рус. орнитол. журн.* 9 (93): 3-20.
- Березовиков Н.Н., Стариков С.В. 1991. Современное состояние и тенденции изменений орнитофауны Южного Алтая // *Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф.* Минск, 1: 37-38.
- Гаврилов Э.И., Бородихин И.Ф., Щербаков Б.В. (1982) 2009. О распространении малой *Streptopelia senegalensis* и кольчатой *S. decasocto* горлиц в Казахстане // *Рус. орнитол. журн.* 18 (475): 556-561.
- Егоров В.А., Березовиков Н.Н. 2006. К орнитофауне озера Зайсан и Бухтарминского водохранилища // *Рус. орнитол. журн.* 15 (310): 147-170.
- Ирисова Н.Л., Петров В.Ю., Иноземцев А.Г. 1998. К распространению некоторых птиц в Алтайском крае // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири.* Екатеринбург: 89-93.
- Петров В.Ю., Плотников В.Н., Чупин И.И., Ирисов Э.А. 1990. Новые находки птиц на равнинной части Алтайского края // *Зоологические проблемы Алтайского края.* Барнаул: 37-38.
- Щербаков Б.В. 1986. *Птицы Западного Алтая.* Автореф. ... дис. канд. биол. наук. М.: 1-22.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск 1053: 3040-3042

Массовая охота птиц на термитов в лесах Вьетнама

Л.С. Степанян

Второе издание. Первая публикация в 1996*

Биомасса термитов Isoptera в первичных влажных тропических лесах Индокитая очень велика. Она не подвержена сколько-нибудь существенным сезонным или каким-либо иным колебаниям и представляет собой устойчивый источник пищи для многих животных. В той или иной степени открытоживущие термиты хорошо защищены от врагов специфическими выделениями. Термиты постоянно обнаруживаются в рационе многих птиц фауны Индокитая, но обычно как небольшой по объёму компонент. Лишь некоторые специализированные виды, например рыжий дятел *Micropternus brachyurus*, имеют более тесные трофические связи с этой группой насекомых. Но при особых обстоятельствах термиты оказываются объектом массовой добычи для многих насекомоядных птиц, например, во время брачного лёта этих насекомых. 15 июня 1990 мне пришлось наблюдать такой случай в первичном влажном тропическом лесу южной части Центрального Аннама (Южный Вьетнам).

Подземное гнездо термитов (вид не определён) находилось на площадке выжженного леса. Этот участок, подготовленный для подсечно-огневого земледелия, располагался на периферии массива леса, что определило присутствие здесь некоторых видов птиц, обычно не распространяющихся в глубинные части лесных массивов. В 16 ч 30 мин (день был безветренный, с полной, но высокой облачностью) в поле наблюдений попал лёт термитов. Подземное гнездо помещалось у основания несгоревшего ствола гигантского дерева. На поверхности грунта площадью примерно 1.5 м² находилось несколько отверстий диаметром 3-5 см. Из них термиты выбирались наружу и, задержавшись на несколько секунд для расправления крыльев, взлетали в воздух по вертикали. Эти 1.5 м² с поверхности земли были сплошь покрыты

* Степанян Л.С. 1996. Массовая охота птиц на термитов в лесах Вьетнама // *Орнитология* 27: 301-302.

движущимися насекомыми: на смену взлетающим появлялись новые. Вертикально взлетающие термиты образовали плотный столб диаметром до 2 м и высотой 5-6 м; выше, в пределах 6-12 м, диаметр столба значительно увеличивался, а плотность насекомых в нём заметно уменьшалась. Ещё выше термиты широко рассеивались в воздухе. Эта картина сохранялась до завершения наблюдений (примерно до 18 ч 30 мин) уже почти в полной темноте и, несомненно, лёт продолжался и позднее.

Здесь собралось многовидовое сообщество птиц: *Hirundapus cochinchinensis*, *Eurystomus orientalis*, *Dicrurus annectans*, *D. leucophaeus*, *D. aeneus*, *Copsychus saularis*, *C. malabaricus*, *Artamus fuscus*, *Lanius collurio*. Это всё насекомоядные, но не узкоспециализированные к добыче какого-нибудь определённого вида корма птицы. В наблюдавшейся ситуации они оказались интенсивными потребителями термитов. Различия в приёмах добывания пищи определили разное поведение и в данном случае. Можно было наблюдать, как птицы более или менее отчётливо распределились по вертикальным зонам, в пределах которых и брали корм. *Copsychus saularis*, *C. malabaricus*, *Lanius collurio* коротким броском подлетали к отверстию, садились на землю у его края и, схватив клювом комок насекомых, отлетали в сторону, где и поедали добычу. Броски следовали у одной и той же особи через 30-40 с. Здесь охотились по 5-7 птиц каждого из этих видов. Учитывая высокую степень их территориальности, можно полагать, что это были особи, имевшие гнездовые участки в непосредственной близости от термитника. У вершины плотной части столба, на высоте 5-6 м, взлетающих насекомых ловили все три вида дронго *Dicrurus*. Птицы подлетали к периферии вьющейся массы термитов, выхватывали добычу (вероятно, по нескольку насекомых), резко отлетали в сторону и переходили в парящий полёт, во время которого и поедали её. Броски следовали также с большой частотой, через 20-40 с. Охотились здесь в общей сложности 16-20 особей.

На высоте 8-10 м, где насекомые уже значительно рассеивались, но их плотность была ещё велика, охотились *Artamus fuscus*. Птицы пролетали сквозь пространство, где роились насекомые, хватали и, видимо, тут же глотали их. Вылетев за пределы зоны роения, разворачивались и повторяли маневр в обратном направлении. Такие челночные перемещения производились на небольшой скорости, лишь в момент вхождения в зону лёта насекомых скорость увеличивалась. Нередко отдельные особи делали перерыв в охоте и летали вокруг. Затем снова начинали охоту. Всего здесь кормилось 10-12 особей этого вида.

Ещё выше, на высоте 12-18 м, летали восточные ширококороты *Eurystomus orientalis*. Здесь массы насекомых были уже широко рассеяны, и зона их лёта потеряла определённую форму. Ширококороты (6-8 осо-

бей) бороздили пространство во всех направлениях на небольшой скорости и собирали медленно летящих насекомых в воздухе. Наконец, самую верхнюю часть этой пирамиды составляли серебристоспинные колючехвостые стрижи *Hirundapus cochinchinensis*. Они стремительно носились на высоте 30-35 м и выше и там ловили разлетающихся термитов. Число охотившихся особей этого вида подсчитать не удалось, так как их маневры охватывали большое пространство, птицы постоянно скрывались за кромкой окружающего леса и появлялись вновь. По-видимому, их было несколько десятков.

Активность птиц продолжалась до глубоких сумерек. В это время появились козодой *Caprimulgus macrurus* и *C. asiaticus*. Но сколько-нибудь определённой реакции их на продолжающийся лёт термитов не отмечено. Можно полагать, что число видов насекомоядных птиц, которые в таких ситуациях оказываются потребителями этого корма, значительно больше. В районе проведённых наблюдений в лесу почти постоянно можно было видеть перемещающиеся общества термитов. Они двигались непрерывным потоком по избранному пути (земля, упавшие стволы деревьев), но в этом состоянии птицы их не трогали. По-видимому, перемещающиеся бескрылые массы термитов обладают хорошей химической защитой. В период брачного лёта положение меняется, и в эти короткие отрезки времени крылатые особи, лишённые такой защиты, становятся массовым кормом многих неспециализированных к их добыче насекомоядных птиц. Общий урон, нанесённый насекомым сравнительно с их общей численностью, относительно мал. Описанный случай – ежегодное фенологическое явление жизни первичного тропического леса.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск 1053: 3042-3043

Новое место гнездования сипухи *Tyto alba* на юге России

А.Н.Хохлов, М.П.Ильях, Л.П.Есипенко, А.А.Гожко

Второе издание. Первая публикация в 2010*

Встречи сипухи *Tyto alba* на Северном Кавказе периодически отмечаются с 1998 года в разных местах: в Анапе, Славянске-на-Кубани, Сочи (Адлер), селе Весёлое Краснодарского края, Железноводске и селе

* Хохлов А.Н., Ильях М.П., Есипенко Л.П., Гожко А.А. 2010. Новое место гнездования сипухи на юге России // *Орнитология в Северной Евразии*. Оренбург: 318.

Греческое Ставропольского края (Букреев 2003; Фарафонов, Бахтадзе 2003; Бахтадзе, Фарафонов 2004; Тильба, Мнацеканов 2005; Парфёнов, Байрамкуова 2006; Хохлов и др. 2006). Причём эти птицы, скорее всего, принадлежат двум подвидам: номинативному *T. a. alba* (Scopoli, 1769) и среднеевропейскому *T. a. guttata* (C.L.Brehm, 1831).

Однако не каждая находка вида в регионе фиксировалась как гнездовая. Достоверные случаи гнездования сипухи на Северном Кавказе отмечены лишь в Анапе, сёлах Греческое и Весёлое (на границе с Абхазией). В связи с этим определённый интерес представляет новое место гнездования сипухи в городе Славянске-на-Кубани. Так, вблизи реки Протоки на улице Набережной 24 августа 2009 при спиливании тополя обнаружено дупло с двумя птенцами сипухи (подвида *T. a. alba*), один из которых погиб. Выживший птенец в дальнейшем содержался в неволе, где чувствовал себя вполне комфортно. По нашим наблюдениям и сведениям таксидермиста Д.Н.Бакуты, в 2009 году сипуха в Славянске-на-Кубани и его окрестностях встречалась гораздо чаще, чем в 2008 году.

Встречи сипухи в последние годы в разных районах Северного Кавказа свидетельствуют о начале активного расселения вида на восток. Его проникновение в Предкавказье, вероятно, происходит по двум направлениям: из северной Турции по восточному побережью Чёрного моря проникает подвид *T. a. alba*, а из Балканского полуострова вдоль западного и северного черноморских побережий через Крым и Приазовье вселяется подвид *T. a. guttata*. Таким образом, Предкавказье в настоящее время является зоной интерградации двух подвидов сипухи.

