ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал

2014
XXIII

ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК

1077

EXPRESS-ISSUE

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

Том XXIII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2014 № 1077

СОДЕРЖАНИЕ

3801-3816 Направленность биологической эволюции как следствие развития биосферы. В.Ф.ЛЕВЧЕНКО

3816-3818 К вопросу о стабильности диагностических подвидовых признаков на примере скворца *Sturnus vulgaris*. Б.А.КАЗАКОВ

3818-3820 Вопросы систематики большой синицы *Parus major*. С.М.СМИРЕНСКИЙ

3820-3821 Типы массовых перемещений щеглов *Carduelis carduelis* в Европейской части СССР. И.И.ШУРУПОВ

3822-3824 Некоторые особенности вида у птиц. Г.А.НОСКОВ

3824 Июльская встреча азиатского бекасовидного веретенника *Limnodromus semipalmatus* в Северо-Казахстанской области. В.С.ВИЛКОВ

3824-3825 Учёты кумая *Gyps himalayensis* и белоголового сипа *G. fulvus* в Алматинской области. С.Л.СКЛЯРЕНКО, Т.КАТЦНЕР

3825 Встречи филина *Bubo bubo* в Иргизском районе Актюбинской области. Э.М.АУЭЗОВ

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

© Русский орнитологический журнал, 2014
Дата опубликования: 8 декабря 2014

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XXIII
Express-issue

2014 № 1077

CONTENTS

3801-3816 Directedness of biological evolution as a consequence of the biosphere development. V. F. LEVCHENKO

3816-3818 On the question of the stability of the diagnostic features for example of the starling *Sturnus vulgaris* subspecies. B. A. KAZAKOV

3818-3820 Problems of systematics of the great tit Parus major. S. M. SMIRENSKY

3820-3821 Types of mass movements of goldfinches *Carduelis carduelis* in the European part of the Soviet Union. I. I. SHURUPOV

3822-3824 Some peculiarities of species in birds. G. A. NOSKOV

3824 The July record of the Asian dowitcher *Limnodromus semipalmatus* in North Kazakhstan Oblast. V. S. VILKOV

3824-3825 Count of the Himalayan vulture *Gyps himalayensis* and griffon vulture *G. fulvus* in Almaty region. S. L. SKLYARENKO, T. KATZNER

3825 Records of the eagle owl *Bubo bubo* in Irgiz Raion, Aktobe Oblast. E. M. AUEZOV

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

© The Russian Journal of Ornithology, 2014

ISSN 0869-4362
Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск ***1077****: 3801-3816*

Направленность биологической эволюции как следствие развития биосферы

В.Ф.Левченко

*Второе издание. Первая публикация в 1992**

Какими факторами обусловлена биологическая эволюция и всегда ли она приводит к «биологическому прогрессу»? С тех пор как Дарвином был сформулирован принцип естественного отбора, на эти вопросы не раз пытались ответить. Однако если широкий круг явлений эволюции и описывается в рамках дарвинизма, то каких-либо общих решений проблемы морфофизиологического прогресса или тем более проблемы направленности эволюционного процесса до сих пор не существует. И дело здесь не в недостатках представлений Дарвина, а в том, что он ставил вопрос в иной плоскости (Левченко, Старобогатов 1986а; Левченко 1989) и, говоря о выживаемости наиболее приспособленных, не вкладывал в понятие приспособленности того оттенка прогрессивности, который привнесли более поздние исследователи (см. об этом: А.Н.Северцов 1934; А.С.Северцов 1990). Ниже коротко рассмотрено несколько современных концепций эволюции и предпринята попытка их сопоставления и объединения в рамках метатеории, объясняющей развитие биосферы.

I. Градуальная, скачкообразная и прерывистая эволюция

Современная популяционно-генетическая или, как её принято называть, синтетическая теория эволюции, являясь несомненно дарвиновской, хорошо объясняет микроэволюционные явления, рост приспособленности в процессе микроэволюции. Её суть нетрудно уяснить (Грант 1980) из названий первых классических работ по синтетической теории, объединяющей менделизм и дарвинизм: «Генетическая теория естественного отбора» (Fisher 1930), «Эволюция в менделевских популяциях» (Wright 1931), «Генетика и происхождение видов» (Dobzhansky 1937). Однако попытки объяснить с её помощью макро- и тем более мегаэволюцию – а именно там особенно остро стоит вопрос об общей направленности эволюционных изменений – наталкиваются обычно на трудности. Во всяком случае, полной и общепринятой непротиворечивой теории макроэволюции в рамках синтетической теории пока не создано.

---

* Левченко В.Ф. 1992. Направленность биологической эволюции как следствие развития биосферы // *Журн. общ. биол.* **53**, 1: 58-69.

Кажущаяся необъяснимость направленности биологической эволюции, а также накопление палеонтологических данных, не свидетельствующих о развитии жизни на Земле как равномерно-непрерывной серии постепенно варьирующих форм, привели к выдвижению недарвиновских концепций эволюции, в соответствии с которыми естественному отбору нередко отводится второстепенная функция апробации и отбраковки (Полянский 1988; Татаринов 1988а,б; А.С.Северцов 1990; и др.). Поскольку резкие смены состава органических остатков в палеонтологической летописи – факт, который трудно отрицать, много усилий было направлено на объяснение именно этого феномена. При этом одни учёные ищут глобальные, обычно астрофизические или геологические причины и нередко создают гипотезы в духе катастрофизма Ж.Кювье или неокатастрофизма, другие же пытаются найти выход в абсолютизации маловероятных, но исключительно значимых с их точки зрения скачках эволюции – сальтациях. Есть, наконец, группа сторонников исторического градуализма – постепенной эволюции, старающихся приуменьшить значение смен состава палеонтологических остатков и доказать, что неравномерность смен – есть главным образом следствие неполноты летописи и несовершенства интерпретации палеонтологического материала (см., например: Makurath, Anderson 1973).

Концепция скачкообразной эволюции или сальтационные концепции получили сейчас весьма широкое распространение, причём затрагивают они не только сферу макроэволюции (Татаринов 1988б). Характерная черта сальтационных теорий – придание исключительного значения явлениям, случайным по отношению к предшествующей эволюции, и тем самым отрицание принципа эволюционной преемственности (Татаринов 19886). При этом решающее значение отводится таким маловероятным, хотя в принципе возможным факторам, как нестандартные механизмы наследования [например, «параллельный перенос» (Кордюм 1982)], или ещё более экзотические физические воздействия (например, инверсия магнитного поля). Для эволюции и развития в обычном понимании здесь места нет, поскольку во главу угла ставится случай, например, неожиданно появляющиеся организмы с особыми качествами – эволюционные «гении». Их особенности и предопределяют дальнейший ход эволюционных изменений, причём необязательно на популяционном уровне, но также на уровне экосистем и биосферы. С философской точки зрения, такие взгляды приближаются к креационизму, и единственный шаг, которого не достаёт, – вложить в решающий момент удачную (ведущую к «прогрессу») случайность в руки «Творца», после чего на некоторое время (до новой сальтации) всё будет происходить по классическим законам. Учитывая то астрономически большое число организмов, которое существовало на

Земле с момента возникновения на ней жизни, нельзя полностью отрицать эволюционных изменений сальтационного характера (Мейен, лекция в Институте ботаники, Тарту, 1984; Татаринов 1988а,б), однако какова их роль – остаётся неизвестным.

Если сопоставить эту роль с личностью в истории, то она, как мы знаем, ограничена и во многом предопределена независимыми от личности особенностями исторического момента и особенностями системы, в которой эта личность действует.

Фактически на практике любая сальтационная теория предусматривает: 1) крупную перестройку генотипа; 2) ситуацию, при которой организм после перестройки может размножиться (если не амиктным путём, то при этом требуется ещё образование нескольких организмов разного пола); 3) селективное преимущество организмов, имеющих перестроенный генотип. Так как вероятность одновременного совпадения всех этих условий крайне мала, то некоторые исследователи склонны допускать возрастание интенсивности мутационного процесса (прежде всего по астрофизическим и геофизическим причинам). Но при этом они забывают, что если такое возрастание интенсивности и происходит, оно не обязательно увеличивает число селективно-положительных мутаций. Результаты имитационного моделирования на ЭВМ (Левченко, Меншуткин 1987) показывают, что скорее увеличивается число мутантов, элиминируемых в данных конкретных условиях стабилизирующим отбором*.

Надо отметить также, что многие взгляды сальтационистов перестают быть столь надуманными и необоснованными, если снизить их претензии на «глобальность» и рассматривать «микросальтации» как факторы диверсификации в отдельных экосистемах (Левченко, Старобогатов 1990).

К концепциям сальтационного характера иногда приписывают и теорию прерывистого равновесия (что, по-видимому, не совсем верно), поскольку она «выступает под флагом специфичности факторов макроэволюции, якобы качественно отличающихся от микроэволюционных – дарвиновских, градуалистических в своей основе» (Татаринов 1988б, с. 109). Критика дарвиновского подхода, синтетической теории эволюции и градуалистических концепций, проводимая в этой теории (Eldredge, Gould 1972), вряд ли обоснована, поскольку фактически направлена только против «плоского эволюционизма». Как поясняет С.А.Орлов (1988), в основе концепции прерывистого равновесия лежит «пересмотренная трактовка аллопатрического видообразования», происходящего путём генетической перестройки локальных периферических

* Эти вопросы рассматриваются в готовящейся статье Я.И.Старобогатова и В.Ф.Левченко «Эгоцентрическая концепция эволюции».

изолятов. Сохранение следов видообразования в палеонтологической летописи предполагается маловероятным, поскольку большинство морфологических изменений совершается в непродолжительные промежутки времени. Вследствие того, что видообразование происходит в относительно малочисленных популяциях, появление нового вида в отложениях может наблюдаться как бы внезапно.

II. Эволюционный стазис в сложившихся экосистемах

Пожалуй, именно И.И.Шмальгаузен (1968) предложил решение проблемы стазиса в общем виде и для объяснения эволюционных процессов в экосистемах создал модель, в рамках которой ценоз рассматривается как саморегулирующаяся система с обратными связями, задающими характер отбора. Изменение среды приводит к изменению связей, при сохранении же топологии и параметров связей отбор имеет стабилизирующий характер.

Отдавая должное И.И.Шмальгаузену, нельзя, однако, не отметить, что хотя наличие обратных связей и обязательно для самостабилизирующихся, консервативных систем, это свойство – отнюдь не единственное из тех, которыми должны обладать подобные системы. Так, например, инженеры хорошо знают, что для стабилизации технических систем необходим тот или иной эталонный элемент, сохраняющий в относительно широком диапазоне условий какой-нибудь из своих параметров. Это может быть, например, гиря, стабильный источник напряжения, термодатчик, настроенный на определённую температуру, и т.п. Выходные параметры системы сравниваются с эталонной величиной, а наличие обратных связей позволяет изменять характеристики системы так, чтобы её выходные параметры оставались в пределах диапазона, определяемого эталоном и связями. Отсутствие эталона делает стабилизацию невозможной – нет «точки отсчёта», – а также снижает устойчивость системы, охваченной обратными связями, по отношению к автоколебательным процессам. Приведённые общие соображения заставляют поставить вопрос: что же является «эталонным элементом» в случае сложившихся экосистем с присущим им стабилизирующим характером отбора?

В качестве упомянутого «эталонного», относительно неизменного элемента предлагается рассматривать характеристики доминирующих в системе популяций, а стабильность экосистем связывать с консервативностью этих характеристик к быстрым изменениям. Общая схема рассуждений здесь следующая: неизменность свойств доминирующих популяций при сохранении внешних условий влечёт за собой сохранение основных трофических связей в экосистеме, а также постоянство её внутренней среды. Последний фактор наряду с морфофункциональными и морфогенетическими ограничениями определяет стабилизи-

рующий или иногда экологически нейтральный характер отбора, ведёт к неизменности свойств доминирующих популяций. Иными словами, невозможность эволюционных преобразований видовых популяций по ряду направлений приводит к квазистационарному состоянию экосистемы в целом. Поскольку верно и обратное, мы имеем по сути замкнутую причинно-следственную цепь событий. Рассмотрение механизма экологического гомеостаза с учётом сезонных и сукцессионных изменений, механизма «иммунитета» по отношению ко вселенцам, исследование причин нарушения этих свойств проведены в рамках лицензионно-симбиотической модели эволюции экосистем (Левченко 1989; Левченко, Старобогатов 1990), верифицированной средствами имитационного моделирования на ЭВМ (Левченко и др. 1988; Меншуткин, Левченко 1988). В этих работах обсуждается значение экологически нейтрального способа отбора, при котором, в отличие от случая стабилизирующего отбора, экологически нейтральные микроэволюционные процессы полностью не запрещены.

В сложившихся экосистемах практически не имеется свободных лицензий, а доминирующие формы обычно не могут являться поставщиком эволюционного материала. Это происходит в силу морфофункциональных и морфогенетических ограничений, или из-за того, что при сложившихся условиях эти формы являются тупиковыми или чересчур специализированными (Шмальгаузен 1968; Меншуткин, Левченко 1988; Левченко, Старобогатов 1990). Для недоминирующих форм экологически нейтральные микроэволюционные процессы более вероятны. Из изложенного следует, что высокая приспособляемость видов к среде экосистемы является, во-первых, признаком её стабильности, во-вторых, следствием этой стабильности и, наконец, в-третьих, одним из факторов, приводящих к стабильности экосистемы и в ряде случаев эволюционному стазису.

III. Физико-экологическая концепция развития биосферы

Развитие биосферы и направленность эволюции

Попробуем разобраться, действительно ли только конкуренция и отбор, относимые Дарвином (1952) к числу важнейших в эволюционном процессе, оказывают определяющее влияние на его ход и векторизуют биологическую эволюцию. Чтобы ответить на этот вопрос, обратим внимание на то, что все организмы включены в те или иные экосистемы, взаимодействуют между собой и используют факторы, предоставляемые им организмами других видов. Значит, изучать эволюцию можно только рассматривая всё биологическое окружение организмов и «связи по существованию» между ними. По сути, следует говорить о коэволюции и об экосистемах, как о стабильных или эволюционирующих экологических конструкциях, в которых разные популяции спо-

собствуют существованию друг друга, находясь в отношениях, сходных с симбиотическими. В рамках такого подхода отбор может иметь стабилизирующий, экологически нейтральный или векторизованный характер, а микро- и макроэволюция «управляются» в ряде случаев через эволюцию экосистем, развитие биосферы. Последнее положение перекликается с идеями, высказанными И.И.Шмальгаузеном (1968) и В.А. Красиловым (1986). Не останавливаясь здесь на вопросах эволюции экосистем, чему посвящены специальные публикации (Жерихин, Расницын 1980; Красилов 1986; Левченко, Старобогатов 1990; там же см. другие статьи), приведём здесь главнейший теоретический вывод, касающийся этой проблемы; наличие взаимоотношений по типу симбиоза между компонентами экосистем приводит к тому, что экосистемы консервативны к самопроизвольным изменениям своих характеристик.

Такой подход по ряду положений весьма близок с подходом В.А. Красилова (1986), предлагаемым в его экосистемной теории эволюции. Направленность, как указывает В.А.Красилов (1986, с. 73), «...возникает в результате влияния системы на эволюцию компонентов (которые сами являются системами и направляют эволюцию своих компонентов)». С этим нельзя не согласиться, но без ответа остаётся вопрос о том, почему эволюционирует, развивается самая крупная система – биосфера, причём так, что это приводит к «прогрессивной» эволюции на низших по отношению к ней уровнях? Остаётся не ясным, какими параметрами следует характеризовать развитие биосферы? Подойти к решению указанных проблем, по-видимому, можно только учитывая связь существования экосистем и биосферы с таким их устройством и такими сохраняющими реакциями, которые в условиях меняющейся среды поддерживают определённый, необходимый для функционирования уровень упорядоченности. В противном случае происходят дезорганизация и распад («смерть») системы и возникновение из её «обломков», если это возможно, новой системы. Отметим, что для существования экосистемы важна функция, выполняемая каждой видовой популяцией, а не таксономическая принадлежность видов, поэтому видовая реализация структуры экосистем, видовое воплощение эволюции при эволюционных преобразованиях экосистем не являются жёстко детерминированными (Левченко 1988, 1989; Левченко, Старобогатов 1986а, 1990). Говоря о сохраняющих реакциях экосистем, «стремлении» их к стабилизации и самосохранению, мы констатируем тот факт, что в процессе эволюции выживают и остаются только те биосистемы, которые способны к поддержанию внутренней упорядоченности.

Для поддержания упорядоченности необходимо, чтобы в систему постоянно или периодически поступал поток энергии или, что здесь эквивалентно, «низкоэнтропийного» вещества из среды. В идеальном случае механизм функционирования самосохраняющихся биосистем

сводится к тому, что при временном выключении (прерывании) традиционных энергетических каналов такие биосистемы «ищут» новые каналы, или же повышают эффективность работы старых каналов, а по окончании прерывания могут использовать как старые, так и новые способы извлечения энергии из среды (Левченко 1984, 1988, 1989; Левченко, Старобогатов 1986а,б).

Таким образом, прерывания могут приводить к увеличению энергетического потока через самосохраняющую биосистему. В биоценозах при прерываниях энергетического потока преимущество в отборе начинают иметь виды продуцентов (в первую очередь фотосинтезаторов), более эффективно извлекающие энергию из среды. Очень вероятно, что таковыми часто являются пионерные формы, упоминаемые В.А. Красиловым (1986). После восстановления условий отбор на всех трофических уровнях опять становится преимущественно стабилизирующим и новое состояние ценоза «замораживается».

Сопоставим эти теоретические представления с известными из палеонтологии данными. Согласно им, «листовой индекс» наземных растительных сообществ увеличивался, а эффективность использования солнечной энергии соответственно возросла, начиная с кембрия, примерно в 100 раз*. Эту цифру нетрудно получить, используя сведения о видовом составе палеосообществ, на основании чего можно оценить их индекс и энергетический поток через них (Левченко, Старобогатов 1986а). Несомненно, что увеличение потока энергии через единицу площади биосферы – физическое развитие биосферы, влекущее за собой повышение продукции и биомассы, приводит к снижению уровня энтропии системы биосферы и усложнению особенностей её структуры (росту упорядоченности и неравновесности в глобальном масштабе). Создаются условия, при которых оказывается возможным возрастание количества трофических уровней, удлинение трофических цепей (Левченко, Старобогатов 1986а; Красилов 1986). Все это векторизует эволюционный процесс в целом и придаёт микро- и макроэволюции направленный характер, поскольку возникший комплекс возможностей допускает существование новых жизненных форм, выполняющих в экосистемах и биосфере всё более разнообразные и сложные функции. Векторизация в направлении совершенствования некоторых жизнен-

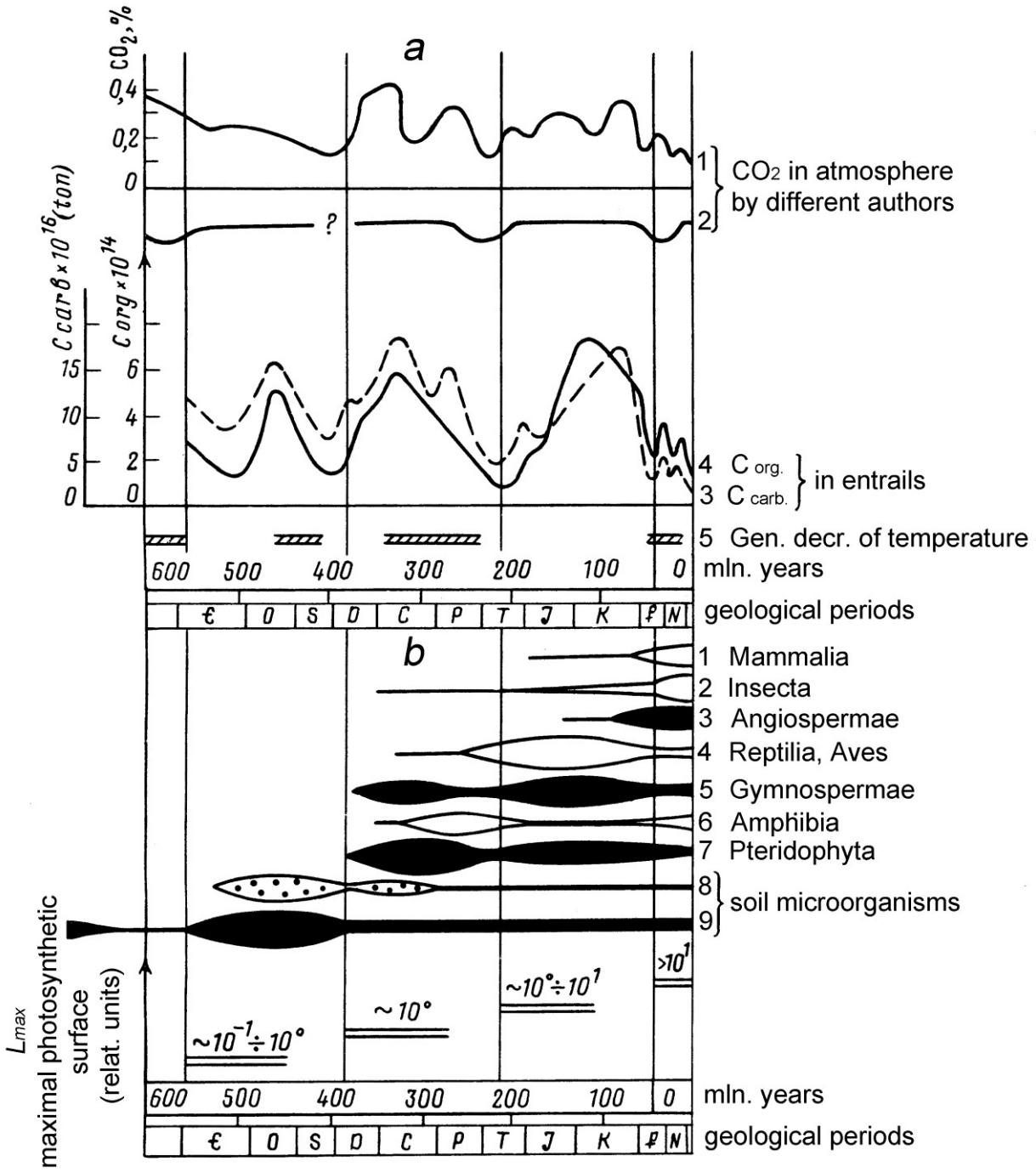
* Здесь может возникнуть вопрос: о каких «листьях» идёт речь в случае бактериальных наземных сообществ кембрия? Приходится признать, что термин «листовой индекс» неудачен и его следовало бы заменить на, например, «фотосинтетический индекс». Оставляя в стороне вопрос о необходимости изменения терминологии, подчеркнём, что здесь имеется в виду индекс, величина которого пропорциональна числу функционирующих зёрен хлорофилла на пути светового пучка, перпендикулярного поверхности Земли. В рамках обсуждаемой концепции достаточно рассматривать приближенный индекс, величина которого равна отношению площади работающих фотосинтетических образований к площади тени при перпендикулярном к Земле направлении солнечных лучей и усреднена по эффективности разных типов хлорофилла.

ных форм сопряжена с увеличением разнообразия среды, возникновением новых типов взаимоотношений и связей между различными организмами, развитием сукцессионных и иных экологических механизмов, сохраняющих усложняющиеся экосистемы, повышением внутреннего гомеостаза биосферы в процессе её развития. Из изложенного следует, что средний энергетический поток через биосферу – это один из возможных параметров, которым можно охарактеризовать уровень развития биосферы.

Среди периодов развития биосферы можно выделить такие, во время которых происходит увеличение видового разнообразия при сохранении многих ранее возникших форм (см. ниже). Увеличение разнообразия сопряжено с накоплением не только генетических программ, но и определённых морфофункциональных (а также морфогенетических) ограничений. Деятельность организмов, модифицирующая климатические, геохимические и иные условия на планете, с одной стороны, канализирует последующую биологическую эволюцию, с другой – может ограничивать скорость физического развития биосферы. Биологическая эволюция, обусловленная конкуренцией и отбором, могла бы наблюдаться и при постоянстве среды, но при этом не были бы столь выражены векторизация эволюционного процесса и тенденция к структурному и функциональному усложнению организмов. Преобладающей была бы тенденция к специализации, реализующаяся на фоне экологически нейтральных микроэволюционных процессов (Левченко и др. 1988).

Из множества факторов, способных вызывать вышеупомянутые прерывания и привести к физическому развитию биосферы, следует выделить два постоянно действующих. Во-первых, это колебания параметров земной орбиты, происходящие примерно через 10^4-10^5 лет и инициирующие оледенения в высоких широтах. Наиболее существенны при этом вариации эксцентриситета орбиты, происходящие с периодом около 100 тыс. лет и вызывающие дезорганизации отдельных экосистем и ценозов (Левченко 1989). Во-вторых, существуют долгопериодические прерывания с периодом 180-220 млн. лет, во время которых уменьшается газоотделение CO_2 из недр Земли, что инициирует кризисные явления уже в масштабе биосферы (Левченко, Старобогатов 1986а)*. Кризис, приводящий к дезорганизации биосферы, а также отдельных экосистем, влечёт за собой вымирание как отдельных видов, так и крупных таксонов, что имеет непосредственное отношение к макроэволюции. Непосредственной причиной вымирания могут быть явления меньшего масштаба, однако именно в кризисные эпохи, когда

* Возможно, следует говорить не о геологических факторах, вызывающих это явление, а об астрогеологических, так как указанный период близок к периоду обращения Солнечной системы вокруг центра Галактики.



Изменение некоторых характеристик биосферы и смены макротаксонов наземных организмов в течение фанерозоя. (Рисунок упрощенный)

a – вверху: 1 – изменение концентрации атмосферного CO_2 по: М.И.Будыко (1982); 2 – изменение концентрации атмосферного CO_2 по: А.С.Монин (1977, 1980); график построен на основании описания, сделанного в тексте, масштаб условный; 3 – $C_{carb.}$ – суммарная масса CO_2, погребённого в фанероэойских осадочных толщах континентов (косвенно' характеризует газоотделение) по: А.Б.Ронов (1976); 4 – $C_{org.}$ – масса погребённого органического углерода по: А.Б.Ронов (1976); 5 – периоды глобальных долговременных похолоданий по: Б.Джон (1982);

b — внизу: на фрагменте, изображающем историю развития наземных организмов, ширины зон характеризуют число групп, входящих в изображённые таксоны (видовое разнообразие, распространённость); масштаб условный и не отражает отношений между разными макротаксонами, построение упрощённое, использованы данные из работы В.В.Друщиц, В.И.Верещагиной (1974) и более поздние из других работ; L_{max} – максимальный листовой (фотосинтетический) индекс, результат экстраполяции по данным главным образом из работы В.Д.Фёдорова, Т.Г.Гильманова (1980) для индекса соответствующих растительных сообществ, состоящих из тех же типов и классов растений, которые существуют в настоящее время

в силу тех или иных причин возникает ситуация недопроизводства органического вещества (например, при уменьшении газоотделения CO_2), влияние мелкомасштабных событий становится наиболее значительным. В итоге конкуренция и канализирующее влияние среды не ограничивают более развитие других таксонов, зачастую появившихся намного ранее кризисной эпохи, но не имевших широкого распространения. Данная схема согласуется с палеонтологической летописью, согласно которой можно говорить о смене одной системы биосферы другой в начале кембрия, на границе силура с девоном, в середине триаса, а также в середине палеогена, что отражено на рисунке. Хотя приведённые данные о разнообразии макротаксонов крайне упрощены, а представления о филогении и палеотаксономии, несомненно, будут ещё не раз уточняться, доминирующие макротаксоны, по-видимому, останутся в схеме на своих местах. Отметим, что некоторые из локальных экстремумов на графиках карбонатонакопления соответствуют моментам палеоистории биосферы, выделенным В.А. Красиловым (1986).

В данном разделе речь шла об эволюции наземных сообществ и не затрагивались проблемы, связанные с водной средой. Основные этапы её физической эволюции (роста потока энергии) в масштабе биосферы были практически завершены ещё до фанерозоя; в дальнейшем она играла роль демпфера глобальных изменений в среде биосферы (Левченко, Старобогатов 1986а).

Основные теоретические выводы, вытекающие из физико-экологической концепции, можно сформулировать следующим образом.

1) Развитие биосферы в целом детерминировано. Конкретная видовая реализация биологической эволюции жёстко не предопределена.

2) Физическое развитие биосферы заключается в росте её неравновесности вследствие увеличения потока энергии через неё. Это развитие ускоряется астрофизическими причинами – колебаниями параметров орбиты Земли, и астрогеологическими – газоотделением CO_2.

3) Существование «памяти» биосферы, а именно изменений в геосферах и биосфере, связанных с жизнедеятельностью организмов, а также морфофункциональных и морфогенетических ограничений на микро- и макроэволюционные процессы, канализирует эволюционные изменения и может замедлять развитие биосферы.

Основные положения и выводы концепции вполне согласуются с дарвинизмом, однако затрагивают иные аспекты, масштабы и объекты эволюционных явлений.

IV. Можно ли в рамках дарвинизма решить проблему направленности?

В литературе часто дискутируется вопрос об общей направленности или, как иногда неточно выражаются, «прогрессе» в биологической

эволюции. Остановимся на этом подробнее, кроме того, попытаемся соотнести выводы раздела III с представлениями Ч.Дарвина.

Когда говорят, что дарвинизм является неконструктивной теорией, поскольку он не объясняет «прогресс» в эволюции, то совершают по крайней мере две ошибки. Во-первых, по соображениям, которые можно назвать антропоцентрическими, считают, что человек «прогрессивнее» всех остальных, менее разумных форм. Если руководствоваться таким критерием, то человек, по-видимому, действительно прогрессивнее, однако разумность – свойство достаточно расплывчатое, а элементы рассудочной деятельности присущи не только приматам. Кроме того, между разумностью и выживаемостью, о которой говорил Ч.Дарвин (1952), нет однозначной связи.

Понятно, что особенности эволюции человека, приматов и млекопитающих не имеют прямого отношения ко всему ходу биологической эволюции до их появления. Следовательно, говоря о прогрессе и направленности в эволюции, обычно имеют в виду не разумность или выживаемость, а что-то другое (точных определений, как правило, избегают), чаще всего – структурное и функциональное усложнение, действительно происходящее в ходе развития биосферы. Рассматривая эти проблемы, А.Н.Северцов (1934) и И.И.Шмальгаузен (1939) ввели представления о биологическом (в смысле выживаемости и «процветании» таксона) и морфофизиологическом (в смысле усложнения систем приспособлений) прогрессе.

Когда говорят, что теория Ч.Дарвина неконструктивна, поскольку она не объясняет морфофизиологического процесса, то совершают вторую ошибку, а именно – критикуют теорию за то, что она не объясняет явление, для описания которого непосредственно не предназначена. В самом деле, в теории естественного отбора речь идёт о выживаемости наиболее приспособленных, но не решается в общем виде вопрос, каковы же должны быть эти самые приспособленные и почему для того, чтобы филетическая ветвь могла сохраниться в процессе эволюции, преимущественно требуется усложнение, а не просто изменение структуры и функций организмов.

Последнее иногда пытаются объяснить наличием морфофункциональных и морфогенетических ограничений, однако при этом как бы забывают о многочисленных примерах упрощений, характерных, например, для паразитических форм, а главное, что морфофизиологический прогресс не связан однозначно со степенью приспособленности (А.Н.Северцов 1934; Шмальгаузен 1939).

На самом деле проблему следует ставить в иной плоскости и формулировать следующие вопросы: как могло случиться, что близкими приспособительными способностями, выживаемостью обладают совсем разные по филогении и уровню организации организмы? Почему

параллельно с существованием более древних, сформировавшихся и маломеняющихся форм шла более быстрая эволюция новых форм? Наконец, почему она шла, несмотря на то, что окончательной победы новые формы никогда не одерживали? В рамках представлений Дарвина на эти вопросы вполне можно ответить, но для этого надо дополнительно предположить, что условия в локальных областях планеты не только были разными, но и периодически изменялись, а общие условия на планете (абиотические и биотические) также не оставались постоянными.

В изменённых условиях приспособленность форм, приуроченных к до этого существовавшим условиям, оказывалась сниженной, что открывало возможности для возникновения и широкого распространения новых форм, например через дивергенционный процесс. Некоторая доля более древних форм при этом всё-таки сохранялась главным образом в областях лицензий, неблагоприятных или непригодных для других организмов. При последующих изменениях условий в невыгодной ситуации оказывались уже те, кто перед этим доминировали и их также вытесняли новые более конкурентоспособные формы.

Интересно, что процессы такого рода (существенную роль в них имеет фактор изоляции) подробно и неоднократно рассматривались в рамках различных вариантов теорий микроэволюции (см., например: Грант 1980; Джиллер 1988), но, к сожалению, не в той плоскости, в которой было бы естественно поставить сформулированные выше вопросы.

С чем же в итоге связаны структурное и функциональное усложнения организмов? Причиной этому могут быть как «стремление» промежуточных форм к овладению свободной средой и энергией, активному существованию (а не только выживанию) в разнообразной среде, так и увеличение разнообразия биотических и абиотических условий среды, в принципе пригодных для существования органической жизни, функциональное усложнение среды из-за появления в ней всё новых биологических форм и типов функциональных связей между организмами. Всё это является также факторами, способствующими увеличению видового разнообразия отдельных экосистем, а значит, повышению их устойчивости (Жерихин, Расницын 1980; Левченко, Старобогатов 1990).

Из этих рассуждений следует, что колебания условий среды, «память» среды, т.е. важнейшие в физико-экологической концепции причины, влияющие на развитие биосферы, и при таком подходе сохраняют значимость. Отметим, что предположение об их существовании не потребовалось бы вводить, если бы расширение сферы жизни могло происходить бесконечно (такую гипотетическую ситуацию можно назвать моделью бесконечной благоприятной среды (Левченко 1989).

V. Физико-экологическая концепция и другие эволюционные теории

Глобальные изменения условий на планете, увеличение разнообразия пригодной для органической жизни среды при одновременном снижении вероятности слишком резких её изменений (биосферный гомеостаз), рост потока энергии, повышение неравновесности биосферы – всё это те явления, которые обсуждаются в рамках физико-экологической и экоцентрической концепции (публикация готовится). Согласно первой, филетическая эволюция отдельных видовых популяций, макро- и микроэволюционные процессы происходят под контролем отбора и ограничений со стороны экосистем, а в конечном итоге – биосферы (самосохраняющегося «соляриса»), и в случае отсутствия её физического развития не имеют направленности. Согласно второй концепции, взаимосвязанной с первой, макроэволюция сопряжена с эволюцией экосистем, содержащих представителей одного и того же или одних и тех же макротаксонов, в то время как микроэволюция возможна и в рамках сложившихся экосистем. Как мы видели, такой подход не противоречит дарвинизму, не противопоставляет факторы микро- и макроэволюции, хотя и отводит каждым из них свои масштабы явлений, и в сущности является более общей схемой, объясняющей глобальную эволюцию.

Остановимся теперь на том, как соотносятся положения физико-экологической концепции с представлениями других, упомянутых в разделе I эволюционных теорий. Как уже говорилось (разделы II и III), при равновесии со средой экосистема «стремится» к сохранению своих характеристик, в частности групповых реализованных экологических ниш, а также лицензий. Внутри них, тем не менее, возможна экологически нейтральная, ненаправленная градуальная микроэволюция, рассматриваемая как в рамках синтетической теории эволюции, так и теории градуальной эволюции. Снижать скорость микроэволюции или препятствовать ей могут морфофункциональные или морфогенетические ограничения, особенно проявляющиеся в ситуации, когда характеристики экосистемы как целостной конструкции в течение длительного времени остаются неизменными, и она не эволюционирует (раздел II). В результате создаётся впечатление видового стазиса (главным образом для доминирующих популяций). Проблема стазиса была сформулирована авторами теории прерывистого равновесия. Их взгляды о «быстром» видообразовании, при котором не нарушается принцип эволюционной преемственности, так же как и некоторые соображения на этот счёт приверженцев сальтационных концепций, соотносимы с представлениями об эволюции экосистем и развитии биосферы. Вполне вероятно, что разрушение равновесия экосистем, особенно в кризисные эпохи, иногда можно объяснить «сальтационными» факторами, которые

через, например, диверсификационный процесс нарушают традиционные взаимоотношения между популяциями сообществ. (Под «сальтационными» здесь понимаются те, как правило, маловероятные случайные события и механизмы, которые обсуждаются авторами соответствующих теорий; не имеется в виду философское содержание этого термина.) Возникновение вслед за этим нового равновесного состояния, формирование устойчивых экосистем, для которых характерны иные видовые составы и характеристики, вновь возвращают нас к некоторым представлениям теории прерывистого равновесия.

Как мы видим, ни одна из упомянутых эволюционных теорий не является абсолютно беспочвенной и во всех аспектах противоречащей представлениям, изложенным в разделах II-IV. Каждая из них более или менее удачно объясняет какую-нибудь группу фактов, относящуюся к тому или иному этапу развития биосферы, и «работает» в ограниченном временном или пространственном масштабе. Ошибки же возникают при попытке экстраполяции каждой из них на все этапы развития биосферы и эволюционные процессы. Это же относится и к дарвиновским теориям. Причиной указанных ошибок является, по-видимому, невольный (в силу ограниченности информации) или сознательный (в силу философских установок) отход от принципов естественнонаучного подхода к познанию Природы. В свете изложенного довольно очевидным становится утверждение о том, что для объяснения глобальной эволюции требуется более общая теория, чем упомянутые, оперирующая собственно «биосферными» параметрами. В качестве варианта такой теории предлагается гипотеза, называемая физико-экологической концепцией развития биосферы. Основополагающими для неё являются факты, свидетельствующие о росте потока энергии через биосферную среду.

Заключение

Понимая под прогрессом морфофизиологическое усложнение систем и функций*, можно прийти к следующему: общая направленность биологической эволюции на структурно-функциональное усложнение некоторых жизненных форм, при сохранении архаичных форм, взаимосвязана с возникновением экосистем со всё более сложной трофической структурой, что оказывается возможным в результате постепенного роста энергетического потока через биосферу. Другими словами, направленность обусловлена постепенным увеличением разнообразия биотических и абиотических компонентов внутренней среды биосферы,

* Другой – экологический – критерий прогресса рассмотрен в статье В.Ф.Левченко и Я.И.Старобогатова (1990). Отметим, что с формальной точки зрения о прогрессе допустимо говорить, рассматривая только какой-нибудь один существенный параметр, описывающий изменения изучаемой системы.

происходящим вследствие развития последней. Усложнение всегда ставит вопрос «почему» (что и сделал Л.А.Орбели (1958), создавая концепцию функциональной эволюции). Но дарвинизм не предназначен для поиска ответа на этот вопрос, он не решает задачу о том, каковы должны быть приспособления, способствующие выживаемости, а следовательно, в его задачу и не входит объяснение путей «прогресса». В этом-то и состоит его ограниченность как теории, нисколько, однако, не уменьшающая значимость иных положений дарвинизма. Для ответа же на вопрос, «почему» нужны другие рамки, нужна своего рода «метатеория», оперирующая другими аргументами и понятиями. Одним из вариантов такой метатеории является предлагаемая физико-экологическая концепция, коротко рассмотренная в работе.

Литература

Красилов В.А. 1986. *Нерешённые проблемы теории эволюции*. Владивосток: 1-140.

Левченко В.Ф. 1984. Физическая модель эволюции биосистем // *Журн. общ. биол.* **45**, 2: 158-163.

Левченко В.Ф. 1988. Физико-экологическая модель эволюции биосферы // *В.И.Вернадский и современная наука*. Л.: 28-30.

Левченко В.Ф. 1989. *Модели и имитационное моделирование в теории биологической эволюции*. Автореф. дис. … канд. биол. наук. Л.: 1-26.

Левченко В.Ф., Меншуткин В.В. 1987. Имитация макроэволюционного процесса на ЭВМ // *Журн. эволюц. биохим. и физиол.* **23**, 5: 668-673.

Левченко В.Ф., Меншуткин В.В., Цендина М.Л. 1988. Моделирование макроэволюционного процесса на ЭВМ // *Математическое моделирование сложных биологических систем*. М.: 64-79.

Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. 1986а. Два аспекта эволюции жизни: физический и биологический // *Физика: проблемы, история, люди*. Л.: 102-142.

Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. 1986б. Эволюция экосистем и глобальные экологические катастрофы // *Важнейшие биотические события в истории Земли*. Таллин: 44-45.

Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. (1990) 2014. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // *Рус. орнитол. журн.* **23** (1068): 3533-3550.

Меншуткин В.В., Левченко В.Ф. 1988. Моделирование эволюционного процесса на ЭВМ. Новые результаты // *Проблемы макроэволюции*. М.: 119-120.

Монин А.С. 1977. *История Земли*. Л.: 1-228.

Монин А.С. 1980. *Популярная история Земли*. М.: 1-224.

Орбели Л.А. 1958. Основные задачи и методы эволюционной физиологии // *Эволюция функций нервной системы*. Л.: 3-14.

Орлов С.А. 1988. Формирование теории прерывистого равновесия // *Дарвинизм: история и современность*. Л.: 158-168.

Полянский Ю.И. 1988. Дарвинизм: история и современность // *Дарвинизм: история и современность*. Л.: 5-16.

Ронов А.Б. 1976. Вулканизм, карбонатонакопление, жизнь // *Геохимия* **8**: 1252-1277.

Северцов А.Н. (1934) 1967. *Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции*. М.: 1-201.

Северцов А.С. 1990. *Направленность эволюции*. М.: 1-272.

Татаринов Л.П. 1988а. *Эволюция и креационизм*. М.: 1-64.

Татаринов Л.П. 1988б. Сальтационизм в современных теориях эволюции // *Дарвинизм: история и современность*. Л.: 108-124.
Фёдоров В.Д., Гильманов Т.Г. 1980. *Экология*. М.: 1-464.
Шмальгаузен И.И. (1939) 1982. *Пути и закономерности эволюционного процесса*. М.: 1-383.
Шмальгаузен И.И. 1968. *Кибернетические вопросы биологии*. Новосибирск: 1-223.
Dobrzhansky Th. 1937. *Genetics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press: 1-540.
Eldredge N., Gould S.Y. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // *Models in Paleobiology*. San Francisco: 82-115.
Fisher R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: 1-291.
Makurath J.H., Anderson E.J. 1973. Intro- and interspecies variation in gypidulid brachiopod // *Evolution* **27**: 303-310.
Wright S. 1931. Evolution in Mendelian populations // *Genetics* **16**: 97-159.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск **1077**: 3816-3818*

К вопросу о стабильности диагностических подвидовых признаков на примере скворца *Sturnus vulgaris*

Б.А.Казаков

*Второе издание. Первая публикация в 1976**

Известно, что определение подвидовой принадлежности скворца *Sturnus vulgaris* Linnaeus 1758 осуществляется по распределению металлических отливов оперения. Однако диагностические признаки, приводимые в разных фаунистических сводках, неоднозначны. В силу этого обстоятельства, а также в силу индивидуальных особенностей зрительного анализатора исследователя, определение одного и того же материала может приводить к разным результатам. Кроме того, представления различных авторов об объёме подвида и его ареале, вытекающие из методического подхода при решении вопроса о составе вида и характере изменчивости окраски в пределах ареала, различны. Наконец, птицы из гибридных популяций часто путают картину определения, и последнее не приходит к желаемым «конкретным» результатам. Примером могут служить представления о подвидовой принадлежности скворцов, населяющих северное Причерноморье, Предкавказье, Кавказ и Закавказье. По данным разных авторов, эту территорию населяют *S. v. caucasicus* Lorenz 1887, *S. v. purpurascens* Gould

* Казаков Б.А.1976. К вопросу о стабильности диагностических подвидовых признаков на примере обыкновенного скворца // *Материалы к 2-му Всесоюз. совещ. «Вид и его продуктивность в ареале»*. Вильнюс: 60-62.

1868, *S. v. tauricus* Buturlin 1904 и *S. v. balcanicus* (Buturlin et Härms 1909). Спангенберг (1954) под названием *purpurascens* объединяет *tauricus* и *balcanicus* и считает, что этот подвид населяет северное Причерноморье и часть Кавказа от Ставрополя и Майкопа на запад. Вори (Vaurie 1959) и Портенко (1960) сохраняют самостоятельными подвиды *tauricus* и *balcanicus*. Наконец, Волчанецкий (1962) считает, что Крым населяет *balcanicus* и *purpurascens* и предлагает отказаться от названия *tauricus*.

Исследование коллекционных материалов (фонды Зоологического музея АН СССР, Зоомузея Московского университета, кафедры зоологии Ростовского университета) показало, что в Предкавказье в гнездовую пору встречаются *caucasicus*, *tauricus*, птицы, близкие к *purpurascens*, однажды добыт *S. v. vulgaris*. Прежде всего следует отметить, что скворцы из Крыма и Закавказья, добытые в конце XIX – начале XX столетия, относятся к двум хорошо различающимся по окраске подвидам: *tauricus* и *purpurascens*. Однако в более поздних сборах из Крыма (Волчанецкий 1962) и Кавказа появились шкурки скворцов с переходной окраской. Так, например, у скворцов из горных районов Северо-Западного Кавказа проявляются смешанные признаки *caucasicus* + *purpurascens*, а у некоторой части птиц из Западного Предкавказья и низовьев Дона – смешанные признаки *purpurascens* + *tauricus*.

В настоящее время скворцы формы *tauricus* населяют восточное Приазовье и долины рек северной части Черноморского побережья Кавказа, форма *caucasicus* в Предкавказье – территорию, расположенную на восток от западных склонов Ставропольского плато. Таким образом, в Предкавказье довольно узкую полосу суши между побережьем Азовского моря и Ставропольским плато населяют скворцы, близкие по окраске к *purpurascens*. Как известно, этот подвид гнездится в Закавказье, Северной Турции и Северном Иране. Территория Западного Предкавказья отделена от основной части ареала горной преградой. Не существует связи между этими частями ареала и по Черноморскому побережью Кавказа, так как северную его часть населяет форма *tauricus*. Изолированное существование в Западном Предкавказье скворцов, близких по окраске к *purpurascens*, и наличие в южной и северной частях этой территории нарядов со смешанными признаками позволяет предположить, что в Предкавказье не существует так называемых *«purpurascens»*, и основную часть территории западного Предкавказья населяет гибридная популяция *tauricus* × *caucasicus*. Возникновение такой гибридной зоны произошло, по-видимому, в результате освоения этой степной территории человеком, вместе с которым по равнинам Предкавказья расселялся и скворец. Подобное явление произошло, очевидно, и в Крыму в результате вселения туда формы *balcanicus*.

В ситуации, описанной Волчанецким (1962), произошло не только вселение балканского подвида, но, вероятно, и широкая гибридизация между местным скворцом и балканским вселенцем. Таким образом, определение подвидовой принадлежности скворцов из современных сборов следует вести путём сравнения только с типичными экземплярами или шкурками птиц, близких по времени и месту добычи к типу. При этом следует обязательно учитывать возможность гибридизации между отдельными географическими популяциями в результате освоения ими новых территорий вслед за человеком.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск **1077**: 3818-3820*

Вопросы систематики большой синицы *Parus major*

С.М.Смиренский

*Второе издание. Первая публикация в 1976**

Виды семейства Paridae, населяющие Евразию, по морфологическим и биологическим признакам разделяются на несколько таксономических групп: 1) *Parus*, 2) *Cyanistes*, 3) *Periparus*, 4) *Lophophanes*, 5) *Poecile*, 6) *Sittaparus*, 7) *Pardoliparus*, 8) *Machlolophus*.

Таксономический ранг этих групп окончательно не определён. Ряд исследователей (Портенко 1954) рассматривают их как самостоятельные роды, другие же (Дементьев 1954; Карташев 1974) считают, что различия между группами не превышают подродовых.

К группе *Parus* Сноу (Snow 1953) и ряд других авторов относят два вида: *Parus major* Linnaeus 1758 и *Parus monticolus* Vigors 1831. Эти виды обладают значительным внешним сходством. Основные различия между ними наблюдаются в пигментах и интенсивности окраски, в окраске и форме некоторых перьев, в форме, абсолютных и относительных размерах тела, хвоста и др.

В пределах вида *Parus major* наблюдается значительное разнообразие в морфологии, позволяющее выделить несколько форм: *major* Linnaeus 1758, *minor* Temminck et Schlegel 1848, *bokharensis* Lichtenstein 1823 и *cinereus* Vieillot 1818. Различия между формами заключаются в следующем: 1) в окраске брюшка, спины, рулевых перьев, боль-

* Смиренский С.М. 1976. Вопросы систематики большой синицы // *Материалы к 2-му Всесоюз. совещ. «Вид и его продуктивность в ареале»*. Вильнюс: 116-118.

ших кроющих хвоста и др., 2) в размерах тела, хвоста, клюва и др., 3) в форме хвоста, 4) в голосе и др. Таким образом, изменчивость в пределах вида *Parus major* затрагивает те же признаки или группы признаков, что и в группе *Parus* в целом. Внутри же форм различия сводятся главным образом к клинальной изменчивости. Кроме того, имеется ряд популяций с промежуточными для указанных форм признаками (*intermedius* Zarudny 1890, *commixtus* Swinhoe 1868).

Оценка систематического значения этих различий в течение длительного времени претерпевала существенные изменения. Первоначально этим формам придавался ранг вида (Зарудный 1910, 1912). В дальнейшем большинство авторов стали толковать различия между формами как подвидовые (Хартерт 1910; Майр 1968). Во многом это было связано с развитием и широким распространением концепции политипического вида. Кроме того, авторы ссылались на широкое перекрывание этих форм, сопровождающееся неограниченной гибридизацией. Впоследствии картина систематического положения большой синицы, казалось, стабилизировалась. Оставшиеся затруднения сводились к тому, чтобы ликвидировать некоторую номенклатурную путаницу, имевшую место при описании подвидов. Даже выделение Вори (Vaurie 1959) больших синиц, относящихся к группе *bokharensis*, в отдельный вид не привлекло внимания исследователей. В настоящее время в большинстве монографий и учебников большая синица приводится как пример политипического вида с кольцевым ареалом.

Однако имеющаяся картина, по-видимому, не соответствует действительности. Вызвано это, в первую очередь, следующими причинами.

1. Неточность или искажение фактического материала в районах контакта форм. Делакур (Delacour 1950) в своей работе приводит карту, где показано, что формы *major* и *bokharensis* контактируют в Прибалхашье. Сходные данные имеются и в монографии «Птицы Казахстана» (1972). Специальных наблюдений особенностей взаимоотношений этих форм не проводилось. Данные о гибридах между этими формами отсутствуют. В большинстве же сводок этот район исключается из гнездовой части ареала большой синицы как непригодный для обитания.

Популяция больших синиц, населяющая хребет Копетдаг и южнокаспийские провинции Ирана, имеет признаки, которые являются промежуточными между формами *major* и *cinereus*. Чаще всего эти большие синицы выделяются в подвид *P. m. intermedius*. Этот район также требует специального изучения.

Другим спорным районом представляется Юго-Восточная Азия. По признакам, промежуточным между формами *minor* и *cinereus*, здесь выделена гибридная популяция *commixtus*. Спорность её гибридного происхождения заключается в том, что она обитает в стороне от района совместного обитания этих форм. В то же время нет данных о гибридах

в районе контакта форм *minor* и *cinereus*. На это указывал в своей работе Назаренко (1971).

Неясно также положение больших синиц, обитающих в бассейне Среднего Амура. Вори (Vaurie 1959), ссылаясь на устное сообщение Портенко, говорит о широкой гибридизации форм *major* и *minor* в этом районе. В свою очередь Портенко в своей статье «Новые подвиды воробьиных птиц» (1955), говоря о гибридизации между *major* и *minor*, ссылается уже на эту работу Вори. В настоящее время есть достоверные сведения о гибридных парах между *major* и *minor* (Г.А.Носков, устн. сообщ.). Но говорить о широкой гибридизации этих форм нет оснований. Это подтверждают и наши исследования в этом районе.

2. Наличие или отсутствие природных гибридов является важным, но не окончательным ответом на вопрос о таксономическом ранге. Подтверждением этому служат многочисленные факты гибридизации в естественных условиях между «хорошими» видами.

3. Указанные формы имеют существенные различия в морфологических признаках, голосе, экологии.

Имеющиеся данные пока не позволяют дать объективный ответ на вопрос о таксономическом ранге форм большой синицы. Это будет возможным лишь при более тщательном изучении районов контакта разных форм этого вида; всестороннем изучении биологии большой синицы в пределах ареала; привлечении новых методов исследований (кариологического, биохимического, акустического и др.), а главное, при более углублённом изучении истории формирования группы *Parus* и семейства Paridae в целом.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск **1077**: 3820-3821*

Типы массовых перемещений щеглов *Carduelis carduelis* в Европейской части СССР

И.И.Шурупов

*Второе издание. Первая публикация в 1978**

Анализ материалов отлова щеглов *Carduelis carduelis* «Зоообъединением» Главохоты РСФСР в лесной, лесостепной и степной зонах, наблюдения в природе, изучение орнитологической литературы поз-

* Шурупов И.И. 1978. Типы массовых перемещений щеглов на территории европейской части СССР // *2-я Всесоюз. конф. по миграциям птиц*. Алма-Ата, **2**: 168-169.

волили выявить у них 5 типов массовых перемещений. Два типа – регулярные осенние и весенние миграции меньшей части популяций. В лесостепной зоне мигрирующая часть составляет не более 15% общей осенней численности птиц. Следующие два типа массовых перемещений – вынужденные, они связаны с изменением кормовой ситуации.

Нами разработаны принципы и формулы прогноза численности щеглов в трёх природных зонах. В некоторые годы в лесостепи и степи наблюдали резкое возрастание осенней численности щеглов сверх ожидаемого количества. Это явление бывает в годы с благоприятным для размножения птиц летом (в такие годы они размножаются дважды и их численность значительно увеличивается) и следующим за ним засушливым сентябрём. В тёплую без осадков сентябрьскую погоду созревшие корзинки сложноцветных (репейников, бодяков, чертополохов, лугового василька, череды), семенами которых щеглы питаются бóльшую часть года, раскрываются от сухости, и их семена выпадают. Уменьшается запас кормов, доступных для птиц, и как следствие этого начинаются вынужденные массовые их перемещения в поисках кормных мест.

Зимние массовые перемещения щеглов связаны с обилием урожая семян на кормовых растениях и высотой снежного покрова. В сезоны со средним или низким урожаем семян сложноцветных из-за ограниченности кормов на высоких кормовых растениях (репейник, бодяки, чертополохи) птицы во второй половине зимы переходят на питание семенами относительно низкорослых растений: лугового василька и череды. Обильные снегопады заносят и эти растения, и птицы вынуждены в массе перемещаться в поисках кормов.

У щеглов, кроме описанных выше, бывают и летние перемещения, которые проходят между первым и вторым гнездованиями. Они наблюдались А.С.Мальчевским (1959) в Воронежской области и нами в Московской. Предположительно, это явление имело место и в Ленинградской области. Летние массовые перемещения характерны и для ближайших родственников щеглов – чижей *Spinus spinus* и чечёток *Acanthis flammea*. Причины этих перемещений не изучены. Возможно, они могут быть связаны как с чрезмерной численностью птиц, так и с влиянием кормовых условий.

Литература

Мальчевский А.С. 1959. *Гнездовая жизнь певчих птиц: Размножение и постэмбриональное развитие лесных воробьиных птиц Европейской части СССР*. Л.: 1-282.

ISSN 0869-4362
Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск ***1077****: 3822-3824*

Некоторые особенности вида у птиц

Г.А.Носков

*Второе издание. Первая публикация в 1976**

Птицы отличаются от большинства других животных своей высокой подвижностью. Эта черта их поведения приводит к ряду особенностей в формах связей с местом обитания, что создаёт целый ряд трудностей при употреблении некоторых понятий, характеризующих разные стороны связей вида с территорией, по отношению к птицам.

Затруднения, связанные с высокой подвижностью птиц, возникают уже при попытках применения концепции популяционной структуры вида. Как было показано в ряде работ (Мальчевский 1957, 1965, 1975; Носков 1975; и др.), популяцией у птиц, как правило, приходится считать значительно более крупные поселения особей, чем у других, даже высокоподвижных животных. Если, например, для таких активно подвижных организмов, как рыбы и водные млекопитающие, более характерно сохранение состава сообщества при их миграциях (стаи или стада), то для птиц оказывается наиболее типичным многократное перемешивание и перераспределение особей между разными группировками одного вида во время их передвижений. Это приводит к тому, что состав зимующих, размножающихся и мигрирующих группировок многих видов птиц различается между собой и никогда не восстанавливается вновь в прежнем варианте. Таким образом, «популяции» птиц большинства видов Палеарктики оказываются сезонными группировками, так как разные формы миграций перелётных, кочующих и так называемых «оседлых» птиц приводят в течение года к неоднократному перераспределению особей на значительной площади ареала.

Перелёты птиц между районами гнездования и зимовки часто создают картину сезонной разорванности ареалов многих видов. При этом между гнездовой и зимовочной его частями может возникать зона, где тот или иной вид многочислен в периоды миграций, но не встречается в другие периоды годового цикла. Как правило, эту зону не включают в ареал вида. Тем не менее, многие птицы в зоне пролёта бывают весьма многочисленными, встречаются в ней длительное время и составляют значительную часть местных биоценозов. Так, например, весничка *Phylloscopus trochilus* – один из наиболее массовых видов перелётных птиц северной части Европы – встречается на протяжении 3-4 месяцев на пролёте в широколиственных лесах Украины,

* Носков Г.А.1976. Некоторые особенности вида у птиц // *Материалы к 2-му Всесоюз. совещ. «Вид и его продуктивность в ареале»*. Вильнюс: 94-96.

Крыма и Кавказа, становясь здесь одной из наиболее многочисленных птиц. Имеется достаточно большое количество видов с подобной структурой ареала и для них, по-видимому, целесообразно выделить особо внутри ареала зону пролёта, где данный вид встречается во время периодических миграций.

Другой особенностью ареала птиц может считаться наличие обширной зоны, где в разные сезоны года встречаются особи, но они, как правило, в ней не гнездятся или размножаются здесь в редких случаях. Такие зоны существуют за счёт регулярного и достаточно массового разлёта птиц от места своего рождения и обычно окружают область гнездования вида. У птиц они бывают чрезвычайно велики по сравнению с другими животными и порой превосходят по площади репродукционную часть ареала вида. К примеру, область достаточно регулярных встреч полевого воробья *Passer montanus* охватывает практически всю северную часть таёжной зоны в Западной и значительную – в Восточной Сибири, большую часть европейских тундр, огромные по площади районы центральноазиатских высокогорий.

По-видимому, наличие зон регулярных залётов характерно для многих видов птиц, так как тщательный анализ границ ареала почти любого вида обнаруживает зоны регулярных встреч вида за пределами репродукционной части его ареала. С нашей точки зрения, их также следует рассматривать в качестве особой части ареала, где данный вид существует исключительно за счёт своей высокой подвижности.

Ещё одной особенностью ареала вида у птиц может считаться высокая степень непостоянства его границ. Так, для многих перелётных птиц обнаружена способность изменять от года к году границу области гнездования или зимовки в зависимости от погодных и кормовых условий сезона. Наиболее часто изменяется граница репродукционной части ареала у перелётных видов высоких широт, граница области зимовок у птиц с кочующим типом передвижений, районы гнездования и зимовок – у видов, специализированных к питанию кормовыми объектами, которые имеют сильные колебания численности по годам.

Характер территориального поведения птиц создаёт ряд специфических черт в динамике численности и перераспределения биомассы внутри ареала. Если у малоподвижных животных численность особей в данной популяции зависит прежде всего от их плодовитости и смертности, то у многих видов птиц численность особей на данной части их ареала зависит прежде всего от притока или, наоборот, ухода особей из данной местности. Соответственным образом может изменяться и биомасса вида в какой-то местности, что создаёт огромные практические трудности при её определении.

Все упомянутые выше особенности вида птиц, по-видимому, являются следствием весьма специфического генерального направления

эволюции класса в целом: выработки способности к активным, длительным и дальним перемещениям в поисках пригодных для обитания мест, а не только приспособления к изменяющимся условиям среды в данной местности.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск **1077**: 3824*

Июльская встреча азиатского бекасовидного веретенника *Limnodromus semipalmatus* в Северо-Казахстанской области

В.С.Вилков

*Издание второе. Первая публикация в 2003**

В Кызылжарском райне Северо-Казахстанской области в 12 км северо-западнее Петропавловска 28 июля 2003 на сухой возвышенности среди заболоченной низины у озера Голыши (54°57' с.ш., 68°56' в.д.) был добыт один взрослый азиатский бекасовидный веретенник *Limnodromus semipalmatus*.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск **1077**: 3824-3825*

Учёты кумая *Gyps himalayensis* и белоголового сипа *G. fulvus* в Алматинской области

С.Л.Скляренко, Т.Катцнер

Издание второе. Первая публикация в 2004†

Работы предыдущих лет продолжены при поддержке WCS и RSPB. На Чарынской колонии (в верховьях реки Чарын) 21-22 июня 2004 жилыми были 4 гнезда кумая *Gyps himalayensis* (ещё одно гнездо – «нижнее» – где 17 апреля птица насиживала, оказалось пустым), 5 гнёзд чёрного грифа *Aegypius monachus*, по одному гнезду бородача

* Вилков В.С. 2003. Встреча азиатского бекасовидного веретенника в Северо-Казахстанской области // *Каз. орнитол. бюл.:* 154.
† Скляренко С.Л. , Катцнер Т. 2004. Учёты кумая и сипа в Алматинской области // *Каз. орнитол. бюл.:* 153-154.

Gypaetus barbatus и беркута *Aquila chrysaetos*. Во всех гнёздах падальщиков были оперённые птенцы размером в 3/4 или почти с взрослую птицу. В государственном национальном природном парке «Алтын-Эмель» 23-28 июня отмечено 22 *Gyps*, 10 из них в предполагаемой колонии в районе Бесшатыра, в том числе по одному взрослому кумаю и белоголовому сипу *Gyps fulvus*, остальные, в промежуточных нарядах, не определены. У колонии (или места ночёвок) у Кызылауза из 9 *Gyps* также определён один взрослый кумай и один белоголовый сип. 25 апреля в горах Шолак осмотрено гнездо чёрного грифа с 1 птенцом в 3/4 взрослой птицы. На колонии по реке Усёк (южный склон Джунгарского Алатау) 26-27 июня находилось 18-22 *Gyps*, в том числе 4 кумая, 3-4 определены как белоголовые сипы, видовая принадлежность остальная не ясна. В нишах было 2 крупных тёмных птенца (один – достоверно кумая). На джайляу Ассы (Заилийский Алатау) 3-9 августа отмечено в общем 28 *Gyps*, в том числе 11 кумаев; максимально скопление – около 10 особей. Там же 12 сентября на трансекте отмечено 14 *Gyps*, в том числе 7 кумаев. На джайляу Ушконыр (к западу от Алматы) 11-13 августа отмечено в общем 30 *Gyps* (естественно, неизбежны повторы, как и на Ассы); максимальное число одновременно видимых составило 10. В 16 случаях определены кумаи (одновременно до 5 особей), однажды – 1 белоголовый сип. На обоих джайляу к группам присоединялись чёрные грифы, составлявшие в сумме от 1/4 до 1/3 птиц-падальщиков, и единичные бородачи.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск **1077**: 3825*

Встречи филина *Bubo bubo* в Иргизском районе Актюбинской области

Э.М.Ауэзов

*Второе издание. Первая публикация в 1991**

В Иргизском районе одиночек филина *Bubo bubo* встречали 1 и 4 октября 1974 у озера Алаколь и 30-31 марта 1975 в 50 км от устья по реке Улькаяк.

* Ауэзов Э.М. 1991. Краткие сообщения о филине // Редкие птицы и звери Казахстана. Алма-Ата: 212.