

ISSN 0869-4362

Русский  
орнитологический  
журнал

2018  
XXVII



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК  
1656  
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал  
The Russian Journal of Ornithology

Издается с 1992 года

Том XXVII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2018 № 1656

## СОДЕРЖАНИЕ

---

- 4029-4061 О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных. К. А. ЮДИН
- 4062-4069 О характере взаимоотношений двух форм белых трясогузок *Motacilla alba* в Южном Приморье. А. А. НАЗАРЕНКО
- 4070-4074 О таксономическом ранге туркестанского, или краснохвостого жулана *Lanius phoenicuroides*. Е. Н. ПАНОВ
- 4074-4077 О распространении и биологии длиннопалого песочника *Calidris subminuta*. В. В. ЛЕОНОВИЧ
- 

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 XXVII  
Express-issue

2018 № 1656

CONTENTS

---

- 4029-4061 On the concept of «sign» and levels of development  
of animal taxonomy. K. A. YUDIN
- 4062-4069 On the nature of the relationship between the two forms  
of white wagtails *Motacilla alba* in the Southern  
Primorye. A. A. NAZARENKO
- 4070-4074 On the systematic position of the red-tailed shrike  
*Lanius phoenicuroides*. E. N. PANOV
- 4074-4077 On the distribution and biology of the long-toed stint  
*Calidris subminuta*. V. V. LEONOVICH
- 

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

## О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных

К.А. Юдин

*Второе издание. Первая публикация в 1974\**

Понятие «уровень развития» применяется по отношению к систематике животных довольно часто, но, как правило, в весьма неопределённом смысле. Исключение составляет только схема Э.Майра (1947), согласно которой систематика делится на три ясно характеризованных уровня. К сожалению, эта схема не учитывает достижений современной макросистематики и морфобиологической филогенетики (направление А.Н.Северцова и И.И.Шмальгаузена), что лишает её всеобщего значения. Таким образом, вопросы о подразделении систематики животных на уровни и о критериях, по которым эти уровни определяются, остаются в значительной мере открытыми.

Вместе с тем умение объективно разграничивать уровни развития систематики животных практически необходимо не только для общей ориентации во множестве течений и направлений, существующих в этой науке в настоящее время, но и для перспективного планирования дальнейших исследований, а также оценки качества уже построенных конкретных систем.

Изложенные выше обстоятельства послужили внешним стимулом для написания этого очерка. Кроме того, имелись к тому ещё и причины персонального характера. Занимаясь систематикой птиц в течение уже более 20 лет, автор параллельно вёл поиски того единственного, по его мнению, пути, который действительно гарантирует длительный прогресс систематики животных в целом как особой отрасли биологии. Формировавшиеся в результате этих поисков соображения в дальнейшем проверялись и в практике специальных исследований, и в ряде теоретических дискуссий. В конце концов эта общая система взглядов оформилась настолько, что её оказалось возможным изложить в виде конспективного очерка, правда, ещё далёкого от желаемой ясности, полноты и обоснованности, но всё же могущего принести кое-какую пользу тем, кто активно ищет путей в своей науке, не желая бездумно следовать общепринятому трафарету или ложному модернизму.

Вопросу об уровнях развития систематики животных в этом очерке предпосылается обсуждение понятия «признак», поскольку под этим

---

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

термином скрывается обычно тот фактический материал, из которого создаётся зоологическая система. От характера же материала, как известно, во многом зависит не только конструкция сооружаемого здания и его качества, но и методы, которыми оно строится.

Основными материалами для соображений, высказываемых далее, послужили специальные монографии по филогении и систематике различных групп животных (в первую очередь позвоночных), а также опыт личных исследований по классу птиц. Кроме того, немалая польза была извлечена из впечатлений, накопленных в результате заслушивания и обсуждения многих работ, которые защищались в Зоологическом институте АН СССР в качестве диссертаций.

Меньше внимания было уделено сводкам и отдельным статьям по теории систематики животных, ибо практически ценны не столько теоретические рассуждения разных авторов, а то, как они работали или работают в действительности.

## I. Систематика додарвиновского периода

Понятие «признак» в биологии сформировалось, по-видимому, столь же давно, как и появилось стремление привести огромное многообразие органических форм в некую упорядоченную систему. Первоначально признаком именовались все те особенности внешнего строения, по которым данный организм (или группу организмов) можно было легко, быстро и надёжно отличить от других ему подобных.

В этой форме признак и вошёл в систематику животных и стал фактически первичным материалом для её построения.

На протяжении всего додарвиновского периода истории систематики животных понятие «признак» имело морфологическое содержание, а конкретные признаки служили целям опознавания, описания и группировки объектов исследования в определённом порядке. В соответствии с этими целями признаки должны были быть наглядными и устойчивыми в рядах особей и поколений данного вида или группы видов. Систематическое значение признака определялось исходя из его распространения, т.е. в зависимости от того, какую группу (вид, род, семейство и т.д.) он характеризует.

Система строилась по степеням сходства и различия, мерой которых служило число признаков. Поэтому особенно ценились признаки, уникальные для данного вида или группы.

В ходе развития систематики было установлено, что многообразие органических форм не только поддаётся формальной классификации, но и имеет собственную внутреннюю объективную иерархию. На этой почве далее и возникло стремление построить систему, отражающую эту иерархию, а вместе с тем и понятие об естественной системе, которое стало противопоставляться понятию искусственной системы, име-

ющему чисто прагматическое содержание. Практика «поиска» естественных систем в свою очередь показала, что для выявления объективной иерархии организмов недостаточно знать только внешние признаки сходства и различия, но необходимо изучать ещё и особенности внутреннего строения классифицируемых животных. В результате возникла сравнительная анатомия, первоначально как метод исследования, а позже и как особая область биологии. Вследствие того, что естественные системы, построенные на данных сравнительной анатомии, были, как правило, сложными и трудно применимыми практически, наряду с их разработкой продолжались и усовершенствования искусственных систем, позволявших без чрезмерных усилий характеризовать, классифицировать и описывать новые материалы.

В середине XIX века уровень разработки систематики и сравнительной анатомии (главным образом позвоночных животных) был уже так высок, что обе эти отрасли зоологии могли служить источниками достаточно надёжных фактов для доказательства эволюционной теории Ч.Дарвина.

## II. Филогенетическая систематика классического (дарвиновского) периода

Создав научно обоснованную теорию видообразования, Ч.Дарвин вместе с тем вскрыл сущность и указал истоки многообразия, относительной целесообразности строения и иерархичности органических форм. Эти открытия и стали в дальнейшем идейной основой филогенетической систематики, обеспечившей её бурный расцвет во второй половине XIX века. Учение Ч.Дарвина не только придало систематическим исследованиям глубокий смысл и строгую направленность, но и поставило перед ними ряд новых весьма трудно разрешаемых задач. В соответствии с теорией Ч.Дарвина систематике надлежало: рассматривать каждый вид как результат более или менее длительного процесса приспособления к определённым условиям существования и стремиться характеризовать вид теми специфическими особенностями, которые он приобрёл в ходе этого процесса; группировать виды по степеням их кровного родства; реконструировать историю становления естественных групп (филогенез) в форме адаптивного процесса, регулируемого естественным отбором; отображать филогенез в естественной системе.

Для систематики середины XIX века в целом задачи, вытекавшие из учения Ч.Дарвина, оказались очень мало приемлемыми. Область низших и средних таксонов в то время была разработана ещё так плохо, что эволюционная теория проникнуть в неё практически вообще не могла. Вследствие этого указанная область как во времена Дарвина, так и на протяжении всей второй половины XIX века сохраняла все

основные традиции предыдущего периода, в том числе и метод группировки объектов исследования по степеням сходства и различия, выраженным в диагностических признаках. Прогресс здесь проявлялся в том, что с течением времени техника распознавания видов становилась всё более тонкой, а границы вида постепенно сужались. В начале XX века это направление исследований привело к открытию внутривидовой географической изменчивости и к обоснованию концепции политипического вида, на которой в наши дни зиждется вся микросистематика животных, а также связи систематики с генетикой и теорией естественного отбора. Таким образом, систематика низших таксономических групп, обойдя теорию Ч.Дарвина в первой инстанции, пришла к ней хотя и с полувековым опозданием, но на более высоком уровне развития.

Систематика групп высоких рангов была подготовлена для восприятия эволюционных идей несравненно лучше. Здесь решающее значение имело то, что ещё в процессе «поисков» естественных систем были разработаны приёмы углублённого изучения строения животных, практическое применение которых дало более надёжные основания для классификации. Кроме того, адаптивный характер морфологических структур, служивших показателями сходства или различия между таксонами, на этом уровне был в ряде случаев настолько очевиден, что истолкование их в духе теории Ч.Дарвина напрашивалось само собой.

Проникновение теории Ч.Дарвина в систематику высших таксонов привело к возникновению филогенетики. Основы этой отрасли биологии заложил, как известно, Э.Геккель, разработавший метод тройного параллелизма и принципы построения филогенетических деревьев, а также сформулировавший (одновременно с Ф.Мюллером) «основной биогенетический закон».

Материалом для филогенетических построений, а вместе с тем и для систематики животных, стали данные сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии, т.е. факты, характеризующие состояние (уровень развития) и пути формирования в онтогенезе различных структур, органов и систем органов современных и ископаемых животных. Очевидно, что после этого диагностические признаки как материал для создания естественных систем потеряли своё значение. Однако сам термин «признак» сохранился, так как он был очень удобен с чисто описательной точки зрения. Поэтому он и встречается весьма часто как в трудах Ч.Дарвина, так и в большинстве систематических и филогенетических исследований классического периода. Это обстоятельство послужило в дальнейшем источником многих недоразумений, вплоть до представления, будто бы диагностические признаки служат материалом для построения филогенетических систем (Майр 1947, 1968).

Проникнув в сферу филогенетической систематики, термин «признак» трансформировался в весьма содержательное понятие, включающее сравнительно-морфологические, морфофункциональные, биологические и эволюционные элементы. На практике же признак стал рассматриваться прежде всего как морфологический показатель родства (общности происхождения). В этой форме он продолжает существовать и в современной филогенетической систематике. Отношение к морфофункциональному и биологическому элементам признака уже изначально было двойственным. Сам Ч.Дарвин как основатель теории адаптивной эволюции высоко ценил значение приспособительных признаков и уделял очень много внимания их изучению. Но вместе с тем, будучи весьма объективным во всех своих оценках, он прекрасно видел, что приспособления к одинаковым условиям существования приводят нередко к выработке сходных морфологических адаптаций у не близко родственных организмов. Поэтому Ч.Дарвин в своих суждениях о степенях родства между теми или иными конкретными группами организмов предпочитал исходить из анализа структур, не очень подверженных влиянию внешних факторов, т.е. более консервативных. Этот же подход к адаптивным структурам был воспринят филогенетикой и систематикой. Сдержанное, а позже и отрицательное отношение к адаптивным структурам со стороны систематиков-филогенетиков получило в дальнейшем подтверждение практикой. Разработка филогении ряда групп животных методом тройного параллелизма показала, что системы этих групп, построенные в додарвиновскую эпоху, по сути дела представляют собой (говоря современным языком) не системы таксонов, а системы жизненных форм. Установление этих обстоятельств повлекло за собою выделение двух категорий признаков, филогенетической и адаптивной. Большинство филогенетиков классического периода, а в первую очередь те из них, которые изучали позвоночных животных, были последователями концепции, утверждающей непригодность и даже вредность адаптивных структур как материала для филогенетических выводов. Таким образом, уже в начале классического периода развития филогенетической систематики возникло серьёзное противоречие между её теорией и практикой. Теория естественного отбора утверждала адаптивность филогенеза, а практика свидетельствовала о том, что адаптивные структуры не могут служить фактическим основанием для реконструкции этого процесса.

Выход из этого весьма серьёзного конфликта был вскоре найден В.О.Ковалевским (1873а,б, 1873-1874, 1875, 1876, 1877). В отличие от многих крупных зоологов, современников и прямых последователей Ч.Дарвина, В.О.Ковалевский пришёл к филогенетике не от систематики, а от дарвинизма и геологии. Поэтому он был свободен от многих формальных традиций, господствовавших в систематике, что и позво-

лило ему воспринять теорию естественного отбора глубже и применить её на практике последовательней и шире, чем кому-либо другому. Огромное значение имело и то, что В.О.Ковалевский вступил в науку уже с твёрдо сложившимся материалистическим мировоззрением (Давиташвили 1948). Это полностью снимало с него груз идеологических сомнений и избавляло от поисков разного рода компромиссных решений, причинявших много огорчений как самому Ч.Дарвину, так и некоторым его соратникам и последователям.

В.О.Ковалевский успел детально изучить лишь одну группу животных; как известно, он занимался преимущественно копытными. Исследовал он немногие, но жизненно очень важные органы и системы органов этих млекопитающих (опорно-двигательную систему, аппарат захвата и первичной обработки пищи, органы защиты и нападения). Выбрал он эти системы и органы не случайно и не только потому, что таков был палеонтологический материал. Главным для Ковалевского было то, какую роль играет в жизни исследуемых объектов данная система или орган и каковы требования условий существования, предъявляемые к этим структурам. Кроме этого, он учитывал ещё и степень изученности структуры. Так, например, он не пошёл в изучении черепа копытных далее исследований челюстного аппарата, ссылаясь на то, что череп млекопитающих в целом ещё не настолько хорошо изучен, чтобы на основании особенностей его строения можно было бы делать филогенетические выводы (Ковалевский 1873-1874).

Избранные структуры, органы и системы органов В.О.Ковалевский исследовал далее крайне тщательно и детально со сравнительно-анатомической, функционально-морфологической и сравнительно-экологической точек зрения. Вместе с тем он изучал и все доступные материалы, характеризующие природные условия, в которых обитали исследуемые животные. Работая преимущественно на ископаемом материале, В.О.Ковалевский широко проводил сравнения вымерших форм с рецентными и использовал, сверх того, данные онтогенеза. В заключительной фазе исследования он проводил подлинный синтез данных, полученных многими методами, т.е. устанавливал причинные связи между средой обитания, образом жизни и строением органов исследованных животных. Рассмотрение всех этих материалов в сравнительных рядах ископаемых и рецентных форм давало ему возможности интерпретировать филогенез не только в формах родословного древа и естественной системы, но и в виде живого процесса адаптивной эволюции, протекающего под влиянием определённых условий существования.

Таким образом, В.О.Ковалевский, проводя в своих конкретных исследованиях синтез данных сравнительной и функциональной морфологии, экологии, палеонтологии и исторической геологии и реконстру-

ировав филогенез в виде адаптивного процесса, практически доказал выполнимость тех задач, которые ставит теория Ч.Дарвина перед филогенетикой и систематикой. Вместе с тем В.О.Ковалевский на конкретных примерах показал, что для правильной оценки филогенетического значения морфологических структур, используемых в качестве признаков, обязательно применение не одного, а многих методов анализа. В том числе необходим и морфофункциональный метод, пренебрежение к которому влечёт за собой потерю связей между филогенетикой и экологией.

Вопрос о филогенетическом значении адаптивных признаков В.О.Ковалевский также решил практически, показав на ряде примеров, что эволюционное значение морфологической структуры тем выше, чем больше и шире её биологическое значение. Оценивая идеи и методы В.О.Ковалевского, нельзя не изумляться тому, насколько высоко стоял он над всеми своими современниками и как далеко вперёд продвинул он не только эволюционную палеонтологию, основателем которой был, но и филогенетическую систематику животных в целом.

Как это на первый взгляд ни удивительно, труды В.О.Ковалевского не оказали сколько-нибудь существенного влияния на ход развития классической филогенетики, хотя и были очень высоко оценены самим Ч.Дарвином. Обусловлено это, по-видимому, тем, что зоология в то время не располагала достаточными фактическими основаниями для восприятия идей и методов В.О.Ковалевского. Уровню её развития в большей мере соответствовал метод тройного параллелизма, последователи которого рисовали картины эволюции органического мира «широкой кистью», не вникая в детали и не придавая особого значения установлению скрупулёзных причинных связей.

Проблема признака также мало волновала последователей Э.Геккеля. Изучая филогенез преимущественно на уровне типов, классов и, реже, отрядов, они оперировали органами, системами органов и даже целыми организмами. Мыслили они крупными категориями, поэтому были очень далеки и от систематиков, работавших на низком и среднем таксономических уровнях, и от специалистов, изучающих образ жизни животных.

В связи с недостатком палеонтологического и эмбриологического материалов метод тройного параллелизма со временем стал преимущественно сравнительно-анатомическим, а филогенетика преобразовалась в придаток сравнительной анатомии, ставшей и философией зоологии. Впоследствии эти обстоятельства и тенденции привели к кризису и сравнительную морфологию, и филогенетику, но произошло это много позже. Во времена же В.О.Ковалевского геккелианство процветало и, по-видимому, было одной из причин того, что труды Ковалевского не получили надлежащего признания. Так или иначе, но по-

сле опубликования работ В.О.Ковалевского отношение к адаптивным структурам со стороны филогенетиков и систематиков осталось прежним, т.е. сдержанным или даже отрицательным. Более того, деление структур на филогенетические и адаптивные и применение только первых при построении систем (особенно позвоночных животных) превратилось даже в традицию, сохраняющую свою силу и в наши дни. Примеры тому – труды М.Фюрбрингера (Fürbringer 1888), Г.Гадова (Gadow 1891,1893), П.П.Сушкина (1902) и многих современных авторов, в том числе Б.С.Виноградова (1937).

Окончательное отчленение изучения морфологических адаптаций от исследований, имеющих филогенетические цели, осуществил Л.Долло (Dollo 1909), выдающийся бельгийский палеонтолог, филогенетик и эволюционист. Л.Долло был убеждённым последователем В.О.Ковалевского, о чём свидетельствуют не только его высказывания, но и ряд трудов по головоногим моллюскам, рыбам и ископаемым рептилиям, выполненных комплексным методом В.О.Ковалевского. В дальнейшем Л.Долло увлекся изучением морфологических адаптаций, параллелизмов и конвергенций в развитии и достиг в этом направлении крупных успехов, что и побудило его выделить из палеонтологии особую науку, которую он назвал этологией. Этим актом Л.Долло не только окончательно подтвердил и терминологически оформил уже существовавшее ранее положение вещей, но и дал стимул для развития особой науки, занимающейся адаптациями, конвергенциями, жизненными формами и т.д. Однако он упустил из виду то, что на долю филогенетики и систематики осталось лишь изучение филогенеза как такового, без его адаптивного и экологического аспекта. Для уровня развития зоологии конца XIX и начала XX века выделение этологии было вполне целесообразно, поскольку филогенетика уделяла очень мало внимания адаптациям, а последние явно требовали тщательного изучения. Однако исследование адаптаций в отрыве от филогенеза и филогенеза вне связи с адаптациями могло обеспечить лишь кратковременный успех и содержало в себе предпосылки для весьма крупных осложнений в теоретическом и методическом планах. Действительно, филогенез, трактуемый только на основе морфологических признаков неизвестного жизненного значения, мог быть легко истолкован в ортогенетическом или автогенетическом духе, что многократно и делалось на практике.

Окончательно освободившись от изучения морфологических адаптаций, филогенетическая систематика вместе с тем утратила и биологические критерии для оценки структур, используемых в качестве признаков. Поэтому одним из ведущих критериев филогенетического признака стало отсутствие адаптивности, а затем наличие градаций в сравнительных и онтогенетических рядах. Однако с течением времени

стало постепенно выясняться, что так называемые филогенетические структуры имеют в ряде случаев очень существенное жизненное значение. Таким образом, наметился кризис понятия «филогенетический признак», продолжающийся и в настоящее время. Несмотря на ряд идейных и методических осложнений и перманентную недостаточность экологических, палеонтологических и многих других данных, филогенетическая систематика достигла в последние два десятилетия XIX века весьма высокого уровня развития. Именно в эти годы были построены системы большинства классов позвоночных и ряда крупных групп беспозвоночных животных. Некоторые из этих систем выдержали испытание временем и продолжают подтверждаться дальнейшими исследованиями, например система класса птиц, разработанная М.Фюрбрингером (Fürbringer 1888). Существование таких относительно стабильных систем явно указывает на то, что материалы, на которых они зиждутся, подобраны, обработаны и интерпретированы в общем правильно. Между тем эти системы построены полностью на базе филогенетических признаков, т.е. не имеющих (по мнению авторов этих систем) адаптивного значения.

В связи с указанными обстоятельствами возникает вопрос, каким образом систематики, последовательно применявшие концепцию филогенетического признака, достигали в своих построениях столь высокой степени объективности. Ответ на этот вопрос даёт рассмотрение цитированного выше труда М.Фюрбрингера. Разрабатывая классификацию птиц на высоком таксономическом уровне (до семейств), этот автор исследовал классическим сравнительно-морфологическим методом элементы плечевого пояса (скелет, мышцы, нервы). То, что этот комплекс как-то связан с функцией полёта, Фюрбрингер, конечно, знал, но истолковать многообразие строения отдельных структур в функциональном смысле он практически не мог, так как механика полёта птиц в его время находилась на самых первых ступенях изучения. Поэтому он и придавал наблюдаемым фактам чисто филогенетическое значение, на что имел полные основания. Лишь более полвека спустя стало постепенно выясняться, что структуры, которые Фюрбрингер использовал в качестве филогенетических признаков, имеют в большинстве случаев и весьма существенное значение как детали летательного аппарата птиц. Вместе с тем стало понятным, почему Фюрбрингеру удалось достигнуть высокой степени объективности при построении филогенетической системы. Очевидно, что его система получилась удачной потому, что обосновывалась она данными, характеризующими состояние морфологических элементов, которые участвуют в первостепенно важной для жизни птиц функции полёта, выполняя при этом весьма существенную роль. Совершенно аналогичный случай представляет система соколиных птиц, разработанная П.П.Сушкиным

(1902). Разница лишь в том, что это исследование велось на внутрисемейственном уровне, а материалом для него служили данные остеологии. Рассмотренные примеры свидетельствуют прежде всего о том, что лучшие филогенетические системы классического типа фактически строились на основании изучения структур, имеющих большое жизненное значение, которое или оставалось неизвестным авторам этих систем, или ещё не могло быть установленным из-за общей недостаточной разработанности функциональной стороны вопроса.

Кроме того, из тех же примеров можно заключить, что сравнительно-морфологический метод позволяет достичь весьма высоких результатов исследования даже в тех случаях, когда он применяется вне комплекса с другими методами и к такому трудному материалу, как структуры неизвестного жизненного значения. Вместе с тем очевидно, что получить таким путём достаточно полную картину филогенеза всё же невозможно, поскольку исходный материал (филогенетические признаки) не содержит данных, необходимых для реконструкции его адаптивного аспекта. В силу этого обстоятельства филогенетические системы классического типа неизбежно односторонни и небиологичны, что и служит непреодолимой преградой, отделяющей их от теории естественного отбора. Таким образом, искусственное ограничение фактического содержания понятия «филогенетический признак» не только препятствует установлению связи систематики с экологией и функциональной морфологией, но и тормозит продвижение теории естественного отбора в систематику.

### III. Современная систематика

Неравенство степеней изученности различных групп животных в настоящее время чрезвычайно возросло, в чём легко убедиться путём сравнения ряда публикаций, вышедших в свет приблизительно в одно время. Обусловлено это тем, что в течение последних 3-4 десятилетий, с одной стороны, чрезвычайно расширился объём знаний по таким и ранее хорошо изученным группам, как рыбы, птицы, млекопитающие и некоторые отряды насекомых, а с другой – были начаты работы по многим группам, долгое время остававшимся без надлежащего внимания. Естественно, что при таких условиях современная систематика, отражая степень изученности объектов, представляет собой сложный конгломерат многих уровней и направлений развития. Не удивительно и то, что в ряду систем, опубликованных более или менее синхронно, встречаются и весьма прогрессивные в идейном и методическом отношении, и совсем элементарные, едва ли превосходящие уровень науки додарвиновской эпохи.

На охарактеризованной выше основе выделяются четыре главных направления развития систематики животных: филогенетическое,

синтетическое (или «новая систематика»), нумерическое и диагностическое (прагматическое). Филогенетическое направление разрабатывается преимущественно в СССР, где оно стало почти традиционным. В западных странах это направление значительно менее популярно, так как там продолжает господствовать нигилистическое отношение к филогенетике, унаследованное от времён кризиса сравнительной морфологии. Наиболее прочно филогенетическое направление удерживается в сфере высших таксонов, т.е. в макросистематике; в микросистематике как в СССР, так и в других странах сейчас преобладает синтетическое направление. Стремление математизировать систематику проявляется всюду, но больше всего, пожалуй, в США и в последние годы в СССР. Тенденции к упрощению естественных и филогенетических систем ради удобства пользования ими существуют уже многие годы, но их влияние на ход развития систематики животных до недавнего времени было незначительно. Лишь крайний произвол в трактовках систем класса птиц и некоторых других групп привёл к тому, что в наши дни прозвучали призывы к замене естественных систем прагматическими. Наряду с системами, выполненными в духе какого-либо одного из главных направлений, публикуется немало систем явно эклектического характера, сочетающих в себе элементы двух и более направлений (диагностического и филогенетического, филогенетического и нумерического, нумерического, синтетического и филогенетического, и т.д.). Таким образом, филогенетическое направление существует в настоящее время практически на равных правах с несколькими другими линиями развития систематики и даже не всегда отчётливо обособлено от некоторых из них. Эти обстоятельства свидетельствуют, очевидно, о том, что процесс проникновения теории Дарвина в систематику животных далеко ещё не завершился и в наши дни.

#### *А. «Новая систематика»*

Теоретическую основу «новой систематики» составляет так называемая синтетическая теория видообразования, объединяющая учение об естественном отборе с концепцией политипического вида и современной хромосомной теорией наследственности.

Творцом учения об естественном отборе, как известно, был Ч.Дарвин. Концепцией политипического вида мы обязаны преимущественно орнитологам, в первую очередь О.Клейншмидту (Kleinschmidt 1900, 1926), Б.Реншу (Rensch 1929, 1934), Э.Хартерту (Hartert 1910-1922). О.Клейншмидт доказал всеобщее значение явления внутривидовой географической изменчивости животных и построил на этой основе теорию кругов форм. Б.Ренш преобразовал эту теорию, приблизив понятие «круг форм» к понятию «вид», а Э.Хартерт в своих конкретных исследованиях по птицам Палеарктики слил эти два понятия. В ре-

зультате сформировалось представление о виде как о комплексе подвидов, замещающих друг друга географически.

В дальнейшем благодаря успехам в изучении спонтанных мутаций (Четвериков 1926) и популяционной изменчивости появилась возможность установления органической связи между концепцией политипического вида и генетикой. Окончательное оформление синтетическая теория получила в трудах Д.Хаксли (Huxley 1940), Э.Майра (1947, 1968) и Симпсона (Simpson 1945, 1951, 1961). В настоящее время синтетическая теория принята большинством эволюционистов (Майр 1968). По мнению многих крупных зоологов, создание синтетической теории следует расценивать как одно из наиболее выдающихся достижений современной биологии.

Практика «новой систематики», в противоположность теории, разработана слабо. За исключением концепции политипического вида, она фактически не содержит чего-либо нового, ранее не известного специалистам-систематикам. Понятие же «политипический вид», как было показано ранее, не может считаться производным синтетической теории, а скорее наоборот – последняя возникла на базе этого понятия.

Генетический метод, рассуждая теоретически, должен был бы оказать существенное влияние на ход исследований и на его результаты. Но для того, чтобы он мог быть применён с надлежащим эффектом, требуется коренным образом изменить критерии выбора исходных материалов (признаков), чего на практике не наблюдается. Понятие «признак» в «новой систематике» трактуется (как это ни удивительно) в чисто прагматическом духе. Э.Майр (1947), например, счёл возможными следующие высказывания о признаке: признаки есть... «тот строительный камень, из которого воздвигается здание, именуемое естественной системой» (с. 49)... «Основная ценность признаков в их диагностичности. Кроме того, они представляют собой прекрасный материал для выяснения путей видообразования» (там же)... «видовые признаки состоят из нескольких диагностических и многих других признаков» (с. 51). Отвечая на вопрос, что такое систематический (таксономический) признак, Э.Майр (Там же, с. 51-52) пишет: «Под таксономическим признаком мы понимаем любую черту организма (или лучше группы организмов), по которой его можно отличить от других организмов». «Это обычно морфологические признаки, т.е. они относятся к размерам, пропорциям, структуре, окраске или цветным узорам. Эти признаки наиболее удобны для систематики, потому что они сохраняются на мёртвых экземплярах». По вопросу о способе применения понятия «признак» в классификации Э.Майр высказывается так: «Любая система или классификация основана на правильной оценке систематических признаков. Чем больше общих признаков имеют два животных, тем ближе обычно мы помещаем их в системе» (с. 53).

Весьма поучительные уточнения вопроса о признаке содержатся в широко известной книге Э.Майра, Э.Линсли, Р.Юзингера «Методы и принципы зоологической систематики» (1956, рус. перевод). Приведя цитированное выше (по Майру) определение понятия «таксономический признак», эти авторы далее указывают (с. 129): «...следовательно, таксономический признак – это особенности, позволяющие водворить организм на соответствующее место в системе». И далее (с. 123): «Таким образом, таксономические признаки несут двойную функцию: 1) они служат диагностическими признаками как показатели различий (их дифференцирующее значение особенно важно в низших таксономических категориях); 2) они служат показателями родства (что делает их особенно полезными при изучении высших категорий)».

Приведённые определения свидетельствуют вполне однозначно о том, что три выдающихся представителя «новой систематики» рекомендуют строить естественную систему по сути дела на диагностических признаках. В соответствии с этим производится и оценка таксономических признаков, которая сводится в конечном счёте к определению их устойчивости и распространения в пределах различных таксонов. Выяснение биологического значения таксономических признаков, по мнению Э.Майра и его соавторов, представляет одну из задач систематики. Однако они не говорят о том, как это значение определяется и каким образом используется при построении системы. Поэтому тезис о биологическом значении признаков остаётся в их концепции чисто декларативным.

Вопрос о ценности комплексов признаков, варьирующих как единое целое (т.е. связанных корреляциями), решается весьма своеобразно. Их, по мнению Э.Майра и его соавторов, «следует рассматривать в целом и оценивать так, как если бы они представляли собой один признак» (с. 151). В какой мере это решение субъективно, становится ясным из данных, приведённых далее в разделе, посвящённом нумерической систематике. Таким образом, «новая систематика» выбирает и применяет «строительный камень, из которого воздвигается здание, именуемое естественной системой», теми же самыми формальными способами, что и обычная систематика диагностического уровня развития. Говоря иначе, она оперирует не конкретными формами проявления специфики таксонов, как этого требует теория естественного отбора, а опознавательными признаками неизвестного жизненного и эволюционного значения, которые избраны главным образом потому, что они наглядны и устойчивы. Те же диагностические признаки предлагает «новая систематика» и в качестве материала для генетического анализа, тогда как этот анализ имеет практическое значение и теоретический смысл лишь в том случае, если он применён к тем же реальным формам проявлений специфичности таксонов.

Охарактеризованный выше формально-диагностический подход к выбору признаков лишает «новую систематику» возможностей: а) обеспечить практическое (не декларативное) применение генетического метода; б) определять конкретные факторы отбора; в) интерпретировать видообразование в форме адаптивного процесса, совершающегося под воздействием определённых условий существования.

Метод построения таксонов на основе сходства, принимаемый «новой систематикой» без особых оговорок, так же формален и несовременен, как и принцип подбора признаков. Включая его в свой «арсенал», «новая систематика» практически отказывается от всего того положительного, что было накоплено в этой области классической филогенетикой, и этим ставит себя на один уровень с систематикой искусственной.

Оценивая «новую систематику» в целом как особое направление, следует в первую очередь отметить её положительные стороны. К таковым относятся, бесспорно, разработка и пропаганда концепции политипического вида и пока ещё не увенчавшееся практическим успехом стремление установить органическую связь между микросистематикой, генетикой и теорией естественного отбора.

Вместе с тем нельзя обойти молчанием и то обстоятельство, что «новая систематика» далеко ещё не сформировалась и в теоретическом, и в практическом аспектах. Ей ещё предстоит преодолеть противоречия между собственной теорией и практикой подбора признаков, осветить достижения классической филогенетики и биологической анатомии и найти пути для выхода в сферу надвидовых таксонов.

В настоящее время будет, по-видимому, правильней всего рассматривать «новую систематику» как предварительный результат крупномасштабного эксперимента, имеющего конечной целью интерпретацию достижений в области изучения внутривидовой изменчивости в плане синтетической теории. Говоря иначе, синтетическая теория приемлет микросистематику такой, какая она есть, и объясняет её с позиций современной генетики и учения о естественном отборе. Таким образом, синтетическая теория пока ещё идёт вслед за практикой микросистематики, поэтому она и не может оказать существенное влияние на ход развития последней.

Макросистематике синтетическая теория вообще ничего конструктивного и прогрессивного предложить не может. По этой причине, вероятно, многие адепты «новой систематики» склонны третировать классическую филогенетику, считая её порождением человеческого ума, стремящегося обнаруживать порядок даже в тех областях, где его объективно нет. Если приведённые выше соображения верны, то из них неизбежно вытекает заключение, что синтез, о котором пишут Э.Майр, Д.Хаксли и многие другие, совершился лишь в области идей и пока ещё не проник в сферу практической деятельности систематиков. Су-

ществующая в настоящее время ситуация очень напоминает ту, которая имела место вскоре после опубликования учения Ч.Дарвина: новую теорию принимают многие, а практика систематики остаётся прежней.

### *Б. Нумерическая систематика*

Стремление ввести в систематику точные математические методы исследования вполне закономерно как противодействие по отношению к субъективизму, широко распространённому в этой науке. Однако реальная ценность конечных результатов систематических исследований определяется не только методом обработки исходных материалов, но и качеством самих этих материалов, а также теоретическим уровнем, на котором интерпретируются факты. Поэтому применение математических методов ещё не может служить показателем превосходства данной системы над другими, построенными иными методами. Указанное обстоятельство редко принимается во внимание, вследствие чего нумерическая система считается обычно «последним словом науки».

Первоначально математический метод (в форме вариационной статистики) применялся в систематике только тогда, когда границы между внутривидовыми таксонами не удавалось установить с достоверностью иными, более простыми способами. В таких случаях исследователь, стремясь быть объективным, должен был действовать как первооткрыватель, не считаясь с предлагавшимися ранее интерпретациями фактического материала. Закончив обработку, он был обязан далее сопоставить свои выводы с таковыми предшественников, применявших иные методы исследования, и дать заключение о достоверности результатов их работы. Выполняя эту процедуру, систематик, применяющий математический метод, объективно становился арбитром по отношению к специалистам, работавшим до него в той же области. Эти простые соотношения, в большинстве случаев вполне допустимые в микросистематике даже в настоящее время, развились в дальнейшем после перенесения их в сферу надвидовых таксонов в некоторые основные принципы, ставшие общими для всех вариантов систематики нумерического направления. Превосходство математического метода как единственного, гарантирующего достоверность и объективность конечных выводов над всеми прочими методами, стало аксиомой. Первооткрывательский подход к исходному материалу и нигилистическое отношение к системам, построенным нематематическими методами, превратились в традицию. Вместе с тем утвердилось и представление о нумерической систематике как о высшей инстанции, выносящей окончательные решения по всем спорным вопросам классификации животных. Претендуя объективно на ведущее положение, нумерическая систематика вместе с тем остаётся весьма примитивной во всём, что не касается метода обработки материала. Таксоны она формирует по

принципу сходства и различия, показателями которых считаются признаки. Признаками же именуется любые особенности – морфологические, физиологические, биохимические, экологические и пр. (Смирнов 1969).

Ортодоксальный вариант нумерической систематики, так называемая «нумерическая таксономия» (Sokal, Sheath 1963), стремясь прежде всего обеспечить себе абсолютную объективность конечных выводов, приемлет принцип равноправия признаков, чем избавляет себя изначально от каких-либо качественных оценок. Этот подход крайне упрощает все дальнейшие операции, так как сводит вопрос о степенях сходства к определению числа совпадающих или несовпадающих признаков (Смирнов 1969). Очевидно, что принятие принципа равноправия признаков не позволяет пойти далее установления формального, чисто феноменологического сходства сравниваемых объектов. Учтя это обстоятельство, Е.С.Смирнов (1969) предложил математический способ определения таксономического веса признаков, исходящий из принципов «чем реже встречается видовой признак, тем лучше он характеризует вид, выделяя его среди сородичей», и «чем реже встречается признак, тем больше информации даёт он нам о виде, обладающем этим признаком» (Там же, с. 12).

Вычисления Е.С.Смирнова основываются фактически только на первом тезисе. Поэтому предельно весомыми в его систематике оказываются признаки уникальные, т.е. присущие всем подразделениям данного таксона, но не встречающиеся где-либо за его пределами. Таксономический вес таких признаков равен единице. Менее весомые признаки, очевидно, всегда имеют индекс, меньший этого числа. Таким образом, метод Е.С.Смирнова даёт возможность объективно и точно определить лишь одно качество признака – частоту его встречаемости в данном таксоне. По отношению к диагностике это, конечно, очень ценно, но для филогенетической систематики далеко не достаточно, ибо она требует знания и тех качеств признака, которыми определяется его роль в жизни организма, носителя данного признака, а также и в истории его становления, т.е. в филогенезе. Отношения между систематическими группами Е.С.Смирнов вычисляет на базе таксономических весов признаков. Практически это означает, что показателями сходства или различия между сравниваемыми таксонами ему служат не признаки, а те условные единицы, в которых выражается вес последних. Поскольку эти единицы абстрактны, определить их биологическое значение совершенно невозможно. Следовательно, метод Е.С.Смирнова менее биологичен, чем метод, предлагаемый «нумерической таксономией», которая, оперируя конкретными признаками, оставляет возможность для последующей оценки установленных сходств и различий с биологической и эволюционной точек зрения.

Весьма интересный пример подхода к разработке систематики жи-

вотных математическим методом представляют исследования П.В.Терентьева (1959, 1960), выполненные методом корреляционных плеяд. В основу этих исследований положен принцип, утверждающий, что таксономическое значение данного признака тем больше, чем многочисленней группа (плеяда) других признаков, коррелированных с ним. С формально логической точки зрения этот принцип вполне правилен, но последовательное применение его на практике приводит к ряду серьёзных осложнений.

Основной камень преткновения представляет то, что метод П.В.Терентьева не даёт каких-либо принципиальных или практических рекомендаций по вопросу о подборе первичных материалов (комплексов признаков). Поэтому каждый исследователь, применяющий этот метод, волен созидать фактическую базу своей работы, руководствуясь субъективными соображениями. Между тем метод требует, чтобы в исходном материале обязательно были группы признаков, представляющие собой объективно существующие плеяды, а не случайный набор неких показателей. Сам П.В.Терентьев, по-видимому, не придавал особого значения отмеченному выше обстоятельству. Во всяком случае, он считал возможным использовать в качестве исходного материала простейшие стандартные промеры различных частей тела животных, которые в изобилии публикуются в сводках и определителях.

При таком исходном материале от метода плеяд вряд ли можно ожидать чего-либо хорошего. При менее формальном подборе материала он может быть и полезен, в особенности при исследовании слабоизученных групп животных, где функциональное и биологическое значения структур, используемых в качестве признаков, ещё совсем не известны. К группам, более полно изученным, применять этот метод вряд ли целесообразно, так как взаимосвязь отдельных признаков устанавливается здесь более конкретно и биологично путём исследования функции органов и их частей.

Кроме рассмотренных выше, существует ещё ряд других вариантов нумерической систематики. Многие из них оперируют цифровыми показателями – обычно размерами каких-то морфологических элементов, а также индексами, вычисленными на основании последних. Примером исследований этого типа может быть серия работ Р.Ферхейена (Verheyen 1958, 1960), недавно подробно рассматривавшаяся в печати (Юдин 1970). Этот автор интересен тем, что он занимает весьма твёрдую позицию в отношении понятия «адаптивный признак», считая пригодными для построения «рациональной» системы только структуры, «иммунные» по отношению к влияниям условий существования. Кроме того, исследования Ферхейена показывают, что нумерический метод весьма эффективен применительно к задачам диагностики.

Приведённые примеры свидетельствуют о том, что нумерическая

систематика фактически рассматривает признаки или как равнозначные единицы, или оценивает их преимущественно по отношению к своим собственным целям, но не по отношению к организму – носителю признаков. Этот подход по сути дела очень сближает нумерическую систематику с диагностической. Подобно ей, нумерическая систематика не только не учитывает, но и не имеет возможностей учесть функциональное, биологическое и эволюционное значения структур, используемых в качестве конкретных признаков. Практически это означает, что любой комплекс признаков, которым оперирует нумерическая систематика, включает наряду с показателями филогенетической общности некоторое количество показателей сходства, основанного на параллелизмах или конвергенциях в развитии. Вследствие этого все нумерические системы содержат в себе некий неучитываемый и неустраняемый математическим методом элемент искусственности. В системах внутривидовых таксонов этот элемент, очевидно, минимален, так как явления конвергентного развития здесь исключены полностью, а случаи параллельного развития редки. В надвидовых системах вероятность тех и других случаев становится тем большей, чем выше ранг сравниваемых таксонов. Соответственно растёт в них и элемент искусственности. Из указанных обстоятельств вытекает вывод, что метод нумерической систематики наиболее эффективен применительно к внутривидовой изменчивости, в процессе изучения которой он и сформировался. Однако и здесь он приемлем преимущественно на первоначальном уровне исследований, когда ещё не возникает вопросов о биологическом значении различий между внутривидовыми таксонами и о причинах, обуславливающих эти различия.

Результаты применения нумерического метода на надвидовом уровне во многом зависят от характера исследуемого таксона. Чем больше в данной группе случаев параллельного или конвергентного развития, тем искусственней становится её нумерическая система. Если же в группе имеются таксоны, конвергирующие с таксонами других групп, то тогда нумерический метод приводит к коренной реформации системы. Примеры тому дают цитированные выше исследования Р. Ферхейена, который, применив нумерический метод, выделил из отряда трубконосых птиц *Procellariiformes* семейство нырковых буревестников *Pelecanoididae* и объединил его с семейством чистиковых *Alcidae*, принадлежащих к отряду ржанкообразных *Charadriiformes*, а также произвёл ряд других преобразований в системе класса птиц, опираясь полностью на показатели конвергентного сходства. В результате он вернул некоторые части этой системы к состоянию, в котором они находились в додарвиновскую эпоху. Вместе с тем Ферхейен доказал, что нумерический метод может дать хорошие результаты при изучении конвергенций и построении системы жизненных форм. Существенно,

что группировки жизненных форм, установленные нумерическим методом, могут быть обоснованы и рядом других способов, т.е. они достаточно объективны.

Таким образом, сфера эффективного применения математического метода в систематике ограничивается в настоящее время пределами внутривидовой таксономии и формальной диагностики. Дальнейшее расширение этих границ приводит, как это было показано выше, к снижению качества конечных результатов. Повинен в том, конечно, не математический метод, а состояние систематики, подвергающейся математизации. Фактически математизируется не систематика наивысшего для настоящего времени уровня развития, а систематика диагностическая. По этой причине все нумерические системы несут в себе глубокое противоречие между их архаической принципиальной основой, с одной стороны, и модернистическими методами анализа и синтеза – с другой. Указанное противоречие и служит одной из причин, мешающих нормальному течению процесса математизации систематики.

Вторая причина кроется в том, что все нумерические построения в конечном счёте исходят из допущения возможности успешной разработки филогенетической (или естественной) системы одним методом. Эта предпосылка находится в противоречии со всей суммой знаний, накопленных в области филогенетики и систематики животных, следовательно, она не обоснована фактами.

### *В. Морфобиологическая (эколого-морфологическая) филогенетика*

Основы морфобиологической филогенетики заложены и разработаны до уровня широкой теоретической концепции А.Н.Северцовым в трудах по сравнительной морфологии и эволюции рыбообразных животных (1931, 1945, 1949, 1950). Дальнейший прогресс этого направления длительное время определялся исследованиями И.И.Шмальгаузена по проблеме происхождения наземных позвоночных (1951, 1955а,б, 1956а,б, 1957, 1958, 1960, 1964).

Крупнейшим достижением А.Н.Северцова, определившим всю дальнейшую перспективу морфобиологической филогенетики, должно считать преодоление давнего и глубокого разрыва между классической сравнительной морфологией и наукой об адаптациях (этологией Долло). Устранив эту фундаментальную помеху, А.Н.Северцов открыл тем самым практически безграничные возможности для экологизации филогенетики. Вместе с тем он значительно расширил и углубил понимание задач и целей изучения конкретных филогенезов, показав, что исследования такого рода могут не только характеризовать морфологическую сторону эволюции, но и реконструировать историю становления естественных групп в виде адаптивного процесса, движимого и

управляемого естественным отбором. Заключение о ходе конкретных филогенезов А.Н.Северцов строил на основе сравнительного морфобиологического анализа данных о строении и функциях жизненно важных органов и систем органов преимущественно рецентных животных. Соответственно эволюция структур рассматривалась им в единстве с развитием их функции. Границы естественных групп он определял, исходя из представлений о направлениях, в которых совершалась дивергенция, а иерархию – исходя из последовательности обособления групп во времени. Вследствие этого метод А.Н.Северцова даёт материал уже в такой степени обработанности, что для упорядочения в виде системы остаётся лишь оформить его таксономически, номенклатурно и диагностически. Помимо перечисленных выше положительных особенностей, метод А.Н.Северцова ценен ещё и тем, что он позволяет в дальнейшем включить в арсенал филогенетики по мере надобности и возможности любые специальные приёмы исследований, которые применяются или могут быть применены в будущем для изучения функций органов и систем органов животных. Поэтому метод А.Н.Северцова с полным основанием может именоваться не только морфобиологическим и эколого-морфологическим, но и комплексным в самом широком смысле этого слова. При этом два первых термина будут больше отражать то, как работал практически сам А.Н.Северцов, а третий – характеризовать перспективы, открываемые его методом для дальнейших исследований.

Подняв изучение конкретных филогенезов на столь высокий принципиальный и методический уровень, А.Н.Северцов обратился затем к разработке морфобиологической теории эволюции и теории филэмбриогенезов, используя в качестве материалов для построения всю массу фактов, полученную им в результате изучения низших позвоночных. Вследствие этого предложенная им система рыбообразных стала рассматриваться главным образом как база для более широких обобщений. Собственная же значимость её оказалась в тени и отодвинулась на второй план. Поэтому труды А.Н.Северцова в первой инстанции не оказали того революционизирующего воздействия на развитие филогенетики и систематики животных, которое можно было от них ожидать, имея в виду их принципиальную и методическую прогрессивность.

В дальнейшем системе рыбообразных, предложенной А.Н.Северцовым, были противопоставлены несколько других, в том числе система Л.С.Берга (1940), построенная формально-диагностическим методом, но не только на рецентном, но и на ископаемом материале. Последнее обстоятельство и послужило основанием считать систему Л.С.Берга более обоснованной, чем систему А.Н.Северцова. Вслед за этим была опубликована длинная серия работ Э.Ярвика (Jarvik 1942, 1955, 1964

и мн. др.), основывающаяся преимущественно на палеонтологическом материале, обработанном техникой Стеншио. Скрупулёзность этих исследований, а также и характер материала (имеющего форму прямых доказательств) послужили основаниями к тому, что концепция Э.Ярвика стала рассматриваться в качестве последнего слова науки в области эволюции и филогении низших позвоночных. На этой почве возникло мнение, что система А.Н.Северцова не только безнадежно устарела, но и опровергнута данными палеонтологии. Крайнюю форму выражения этой точки зрения можно найти в статье Л.П.Татарина (1970), где прямо говорится: «...из всех принципиальных положений Северцова относительно филогении рыб неотвергнутым к сегодняшнему дню осталось лишь одно – резкое отделение бесчелюстных рыбообразных (энтобранхиат) от всех челюстноротых позвоночных (эктобранхиат). Все остальные существенные выводы Северцова оказались опровергнутыми именно палеонтологией» (Татарин 1970, с. 20-21). Не вдаваясь в дискуссию по специальным вопросам, здесь полезно лишь сказать, что заключения Л.П.Татарина и некоторые другие, им подобные, не только в принципе неверны, но и фактически недостаточно обоснованы. Принципиально Л.П.Татарин неправ в том, что он полагает правомерной оценку достоверности неонтологической концепции путём сопоставления её с палеонтологической. Следовательно, он заранее считает одну из этих концепций более объективной и лучше обоснованной. Такой подход был бы правомерным лишь в случае, когда палеонтологическая концепция базируется на подлинных палеонтологических рядах, т.е. на рядах предков – потомков. К сожалению, применительно к рыбообразным таким материалом палеонтология не располагает. Имеет она лишь фрагменты некоторых специализированных форм рыбообразных, которые в лучшем случае могут быть распределены по сравнительно-морфологическим рядам. Следовательно, палеонтологическая концепция в данном случае фактически зиждется на таких же косвенных доказательствах, как и неонтологическая, вследствие чего и не может быть мерилем достоверности последней. Более объективной была бы обоюдная и равноправная взаимная проверка обеих концепций, т.е. разносторонний анализ всех материалов, как неонтологических, так и палеонтологических, с последующим синтезом.

Фактическая необоснованность высказываний Л.П.Татарина частично ясна из предыдущего. Кроме того, он упускает из виду ещё и то обстоятельство, на которое не раз уже указывал Э.Ярвик (Jarvik 1955, 1964), а именно что условия для длительного захоронения остатков рыбообразных сложились значительно позже той эпохи, когда происходило обособление основных линий эволюции этих животных. Говоря проще, современная палеонтология ещё не располагает материалами

для суждений по данной проблеме. По указанной причине палеонтология не только не имеет фактических оснований для критики большей части системы А.Н.Северцова, но и лишена права не считаться с его выводами впредь до того времени, когда у неё накопится надлежащий материал.

Критика А.Н.Северцова с узких позиций палеонтологии не только необъективна, но и вредна, ибо, «опровергая» его систему, оппоненты вместе с тем хоронят и все методические и принципиальные достижения А.Н.Северцова в областях филогенетики и теории эволюции. Таким путём они тянут филогенетику, а вместе с ней и систематику животных обратно, на старый, диагностический уровень. Само собой разумеется, что и в специальных, и в общетеоретических работах А.Н.Северцова содержится немало слабых мест. К последним, безусловно, относится и недооценка данных палеонтологии. Однако этим обстоятельством нельзя пользоваться как уничтожающим аргументом ещё и потому, что палеонтология не раз подтверждала выводы А.Н.Северцова, основанные на данных по онтогенезу рецентных форм. К числу таких подтверждений относится между прочим и признание упомянувшегося выше деления позвоночных на энто- и эктобранхиат. Таким образом, палеонтология и неонтология практически могут гармонично сочетаться друг с другом и сообща обеспечивать прогресс филогенетики.

Весьма фундаментальное подтверждение последнему выводу даёт серия работ по проблеме происхождения наземных позвоночных, проведенная И.И.Шмальгаузенем и его сотрудниками, завершённая капитальной монографией (Шмальгаузен 1964). В начале своей исследовательской деятельности И.И.Шмальгаузен работал преимущественно методом классической сравнительной морфологии, делая особый акцент на онтогенетических фактах. В дальнейшем в его работах стали постепенно нарастать экологический и палеонтологический элементы. Закрывающая же его монография (Шмальгаузен 1964) может с полным основанием считаться классическим образцом комплексного подхода к разработке проблемы филогенезов. В этом во многих отношениях поучительном труде И.И.Шмальгаузен весьма определённо и последовательно воплощает идею о ведущем значении экологии в процессе эволюции и вместе с тем специально подчёркивает ценность данных палеонтологии как материала для реконструкции истории становления естественных групп животных. Таким образом, он уже изначально объединяет принципы А.Н.Северцова с материалами Ярвика и многих других палеонтологов, которые в ряде случаев подвергает критической переработке в свете оригинальных данных по сравнительной и функциональной анатомии и онтогенезу рецентных форм.

Особый интерес в исследованиях И.И.Шмальгаузена представляют приёмы анализа и синтеза первичных данных. Кроме классических

методов, он во многих случаях применяет также методы морфофункционального и сравнительно-экологического анализа. В функциональном плане структуры рассматриваются им или как целостные морфофункциональные комплексы, или как части последних и оцениваются в масштабах организма. В экологическом аспекте анализируются преимущественно целостные аппараты, механизмы и приспособления, посредством которых осуществляются взаимосвязи в системе организм – среда.

Таким образом, уже на уровне анализа исходных материалов устанавливаются зависимости между строением, образом жизни и средой обитания изучаемых организмов. В дальнейшем ходе исследования эти обобщения уточняются, суммируются и в конечном результате складываются в целостную картину, которая отображает филогенез в виде адаптивного процесса.

Как явствует из предыдущего, принципы и методы А.Н.Северцова и И.И.Шмальгаузена обосновывались и развивались в практике изучения крупнейших направлений эволюции внутри типа хордовых животных, т.е. на уровне подтипов, групп классов и классов, реже – отрядов. Поэтому вопросы о возможностях перенесения этих методов в сферу низших и средних таксонов и применения к другим группам животных требуют дальнейшего обсуждения на примерах отдельных специальных работ.

Образцами удачного применения рассматриваемых принципов и методов на подвидовом уровне могут быть: исследования Б.К.Штегмана по внутривидовой изменчивости камышовый овсянки *Emberiza schoeniclus* и Б.С.Виноградова (1946) по дивергенции близких форм млекопитающих. В обеих работах весьма убедительно показано, что внутривидовая изменчивость органов захвата пищи и некоторых других структур имеет адаптивный смысл и отражает не только образ жизни животных, но и носит явный отпечаток той среды, где они обитают. Таким образом, морфобиологический подход в данном случае себя оправдал, хотя нельзя не признать, что его применение особенно затруднено именно на подвидовом уровне, поскольку особенности строения здесь проявляются лишь в количественной форме, а биологическая специфика обычно неуловима без применения специальных методик.

Не менее затруднено применение комплексного метода на уровне вида. Здесь остро ощущается недостаточная изученность как морфофункциональной, так и биологической сторон вопроса. Тем не менее, успех и здесь возможен, на что указывают прежде всего исследования А.Н.Световидова по рыбам (1946, 1948, 1952) и ряд работ по птицам, выполненных Б.К.Штегманом, Е.В.Козловой, К.А.Юдиным и многими другими авторами (список этих работ опубликован ранее: Юдин 1970). Как несомненно обнадеживающее обстоятельство следует отметить

эффективность применения К.А.Бродским (1972) комплексного метода при изучении каляноидных рачков *Calanoidea* (Copepoda), группы «трудной» и во многих отношениях ещё не изученной. Комплексные исследования на уровне родов хотя и трудны, но в меньшей мере, чем на предшествующих уровнях, так как морфобиологическая специфика таксонов в данном случае проявляется резче и соответственно проще установима. О возможностях исследований на этом уровне дают представление работы Б.К.Штегмана (1950, 1952, 1954, 1955, 1957, 1962) и К.А.Юдина (1950). Прекрасный материал дают, кроме того, и цитированные ранее работы А.Н.Световидова.

На уровне подсемейств и семейств комплексный метод применим, по-видимому, наилучшим для настоящего времени образом, так как специфика групп в этом случае обычно проявляется вполне отчётливо, а сравнительно-морфологически и морфофункционально группы изучены наиболее удовлетворительно. Кроме ряда исследований по птицам, образцом работ на рассматриваемом таксономическом уровне может считаться фундаментальное исследование С.Г.Лепневой (1964) по ручейникам. Хотя эта монография и построена по классическому плану, тем не менее её принципиальные и методические основы таковы, что она безоговорочно должна быть отнесена к категории трудов морфобиологического направления, ибо в ней гармонично сочетаются данные экологии, сравнительной и функциональной морфологии и в ряде случаев даже физиологии. Вместе с тем труд С.Г.Лепневой ценен ещё и как великолепное доказательство возможности применения морфобиологического метода при изучении такого необозримого по своему объёму класса животных, как насекомые.

Применимость морфобиологического метода на уровне отряда и выше не требует дополнительных доказательств, поскольку этот метод сформировался в практике изучения высших таксонов.

Как видно из приведённых примеров, морфобиологический метод уже применялся ко многим группам животных, но пока лишь выборочно, т.е. тогда, когда объём знаний по данной группе был достаточно велик. Это обстоятельство позволяет предполагать, что в настоящее время возможность применения морфобиологического метода определяется прежде всего уровнем изученности данной группы. Если группа изучена достаточно разносторонне и подробно, тогда сам исходный фактический материал делает необходимым комплексный подход к его дальнейшей разработке. Переход к морфобиологическому методу происходит при этом довольно часто даже вне связи с тем, принимает или нет исследователь общетеоретические концепции А.Н.Северцова и И.И.Шмальгаузена. Поэтому некоторые систематики пришли к «открытию» морфобиологического метода своими собственными путями, отправляясь от классической сравнительной морфологии и руковод-

ствуясь только стремлением улучшить результаты филогенетических исследований. Такого рода спонтанный переход к морфобиологической концепции, по-видимому, закономерен и его следует рассматривать в качестве необходимой предпосылки для общего прогресса филогенетики и систематики животных. К сожалению, рассчитывать на то, что этот прогресс настанет сам собой, пока не приходится, так как на его пути имеется ещё очень много и идейных и фактических препятствий, которые надлежит активно преодолевать. В качестве самого серьёзного из них следует рассматривать, как, может быть, это ни странно, недостаток точных и подробных данных об образе жизни животных. Кажется бы, именно этот материал в настоящее время и переполняет специальную литературу. Однако при направленной его выборке оказывается, что нет. Данных вообще действительно много, но это не те данные, анализ которых мог бы привести к пониманию морфобиологической специфики естественных групп животных и к установлению конкретных причинных связей между образом жизни животных и характерными особенностями их строения. В силу указанных обстоятельств каждый, вступающий на путь морфобиологических исследований, вынужден сам накапливать первичные биологические данные. А поскольку материалы такого рода собираются крайне медленно, то и все исследование приобретает затяжной характер. Не меньшие осложнения возникают и по линии накопления материалов по сравнительной и функциональной морфологии. Классическая филогенетика, как известно, широко пользовалась приёмами сравнения отдельных «типичных» представителей изучаемых групп. Для морфобиологической филогенетики этого явно недостаточно, ибо она в принципе требует максимального охвата каждой группы. Отсюда проистекает бесконечная погоня за материалом для анатомических исследований, длящаяся годами.

Уже из сказанного достаточно ясно видно, насколько трудны морфобиологические исследования в настоящее время. Но этим трудности, к сожалению, не ограничиваются. На определённом этапе работы возникает необходимость иметь виварий для наблюдений над живыми животными и экспериментов с ними, а затем потребность в различных специальных приборах и аппаратах. В конечном счёте управление всем этим сложным хозяйством становится невозможным для одного человека. Вывод отсюда один: комплексный метод в полной мере применим лишь при условии, если им работает не один человек, а группа специалистов, объединяемая общей целью. При таком условии возможности этого метода практически пока не ограничены.

К помехам идейного порядка относятся: всё ещё в общем виде непреодоленный разрыв между филогенетикой и наукой о морфологических адаптациях; формализм в истолковании соотношений филогене-

тики и систематики, а также и тенденция противопоставить эти отрасли одна другой; стремление во что бы то ни стало сохранить выработанную десятилетиями рутину и терминологию, в частности по отношению к «строительному материалу, из которого создаётся естественная система»; безответственная критика с узких позиций. Несмотря на существование всех перечисленных выше и многих других помех, морфобиологическая филогенетика хотя и медленно, но всё же развивается. А из достигнутого ею очевидно уже и в настоящее время, что это направление открывает для синтеза теории Дарвина и систематики более широкие возможности, чем все прочие направления, взятые вместе.

### *Г. Практически удобные (прагматические) системы и диагностика*

На всех уровнях своего развития систематика обязана обеспечивать технические возможности определения объектов и поддержания порядка в их системе. Поэтому разработка точных характеристик (диагнозов) для всех таксонов, входящих в данную систему, остаётся весьма важной задачей систематики. По сути дела диагностика есть форма внедрения систематики в практику, требования которой в своё время и породили эту отрасль биологии. Задачи, которые ставит перед систематикой практика, в общем элементарны, но далеко не всегда легко разрешимы: диагнозы должны быть краткими и точными, а признаки наглядными, легко находимыми и устойчивыми, т.е. присущими всем особям данного таксона. Как показывает опыт, диагностический признак тем лучше выполняет свою функцию детерминатора, чем он формальней. То же самое можно сказать и в отношении системы, если оценивать её только с практической точки зрения. Как уже говорилось ранее, системы, построенные на филогенетической основе, практически малоудобны, так как они сложны и базируются на данных, которые не могут в большинстве случаев использоваться в качестве диагностических признаков. Поэтому с давних пор существует тенденция или упростить филогенетические системы в ущерб качеству, или заменить их практически удобными, прагматическими системами. В настоящее время, когда нигилистическое отношение к филогенетическим системам достигло кульминации, указанные тенденции перерастают уже в практические рекомендации вообще отказаться от научной классификации животных, заменив её алфавитными списками. Практическое осуществление этого мероприятия, очевидно, возвратит систематику животных к долиннеевским временам. Таким образом, вновь возникает фактически уже давно решённый вопрос о соотношениях между прагматическими и естественными системами.

Образцом вполне удачного решения этого вопроса может служить монография П.П.Сушкина (1902) по филогении и классификации со-

колиных птиц. Разработав филогению этих птиц методом классической сравнительной морфологии и обосновав таким путём их систему, П.П.Сушкин сверх того произвёл дополнительное исследование с целью подыскания внешних простых и наглядных диагностических признаков, которые и применил в формальных диагнозах и определительных таблицах. По отношению к определительной таблице он счёл нужным отметить: «...в ней можно указать лишь немногие, более бросающиеся в глаза признаки внешнего вида, всё равно, к какой бы части тела они ни относились» (1902, с. 370). Этой фразой, собственно говоря, и решается вопрос о содержании понятия «признак» в диагностике. Вместе с тем становится ясным, что в настоящее время диагностику надлежит рассматривать лишь как прикладную часть филогенетической систематики.

#### IV. Заключение

Материал, рассмотренный в предыдущих разделах, определённо свидетельствует о том, что в современной систематике животных имеются не только многочисленные направления исследований, но и некоторые связанные между собой уровни развития. Чем определяются эти уровни, как соотносятся и что обещают в дальнейшем, здесь и предполагается рассмотреть.

Как известно, аналогичную задачу пытался решить в своё время Э.Майр (1947). Однако его опыт был не вполне удачен вследствие того, что он положил в основу деления систематики на уровни отношение к требованиям синтетической теории видообразования. Поскольку же это отношение фактически определяло только уровень исследований по внутривидовой изменчивости, то и классификация, основанная на этом показателе, оказалась применимой практически только в области микросистематики. Таким образом, вопрос об уровнях развития систематики в целом остался открытым. Для подступа к его разработке необходимы, очевидно, некие объективные критерии. В качестве таковых здесь приняты следующие показатели: 1) качество материала, из которого строится система; 2) методика обработки этого материала; 3) принципы построения системы; 4) отношение системы к экологии; 5) отношение системы к теории естественного отбора; 6) перспективы дальнейшего развития. Опираясь на перечисленные выше показатели, удаётся распределить все ныне существующие направления разработки системы животных по трём следующим основным уровням. Первый уровень, самый обширный и инертный, можно назвать диагностическим; второй, значительно меньший по объёму и имеющий тенденцию к дальнейшему сокращению – классическим филогенетическим и третий, пока ещё очень слабо развитый, но обещающий прогресс в будущем – морфобиологическим.

Диагностический уровень представляет собой прямое продолжение систематики додарвиновской эпохи в современность. Материалом для построения систем этого уровня в большинстве случаев служат те же самые показатели различия и сходства (признаки), по которым специалист опознает исследуемые объекты. Признак при этом выступает как понятие безразличного содержания, поскольку признаком именуется любая особенность, которой данный вид или группа видов отличается от всех им подобных. Применяется признак как единица измерения степени различия или сходства, иногда не как таковая, а в форме абстрактного индекса. Система строится по степеням сходства, которые определяются исходя из числа совпадающих признаков. Экологизация диагностических систем формально ничем не ограничена, поскольку не лимитировано и число экологических признаков в характеристике таксонов. По существу же она почти невозможна из-за того, что морфологические структуры, используемые в качестве признаков, как правило, подбираются независимо от их функций и поэтому не могут быть объективно связаны с экологией. Обычно это фрагменты каких-либо ближе не изученных морфофункциональных единиц, не поддающиеся дальнейшему анализу изолированно от тех механизмов, к которым они принадлежат.

По отношению к теории естественного отбора диагностические системы нейтральны. При добром на то желании их можно истолковывать в дарвинистическом духе и интерпретировать в форме филогенетических деревьев, что и делается практически, особенно нередко в СССР. Существование и развитие систем диагностического уровня в настоящее время вполне закономерно и практически оправдано в той мере, в какой ещё сохраняются недостаточно или совсем не изученные группы животных. Улучшение систем на этом уровне возможно или по линии усовершенствования методик обработки материалов (нумерическая систематика), или по линии наращивания числа анализируемых признаков, или, наконец, путём использования новых источников получения информации (кариологический анализ, электрофорез и т.д.). В высшей своей форме (в образе так называемой новой систематики) диагностический уровень может быть даже связан с генетикой, а через неё с теорией естественного отбора. Однако перспективы в этом направлении сильно ограничены принципами подбора исходного строительного материала.

Классический филогенетический уровень был достигнут систематикой на основе теории Ч. Дарвина, с которой продолжают быть связанными все современные системы этой категории.

Фактической базой для классических филогенетических систем служат не признаки, а данные о преобразовании различных морфологических структур в сравнительно-анатомических, онтогенетических и

палеонтологических рядах. Филогения строится по степеням родства, определяемым исходя из направлений и последовательностей морфогенезов, а система выводится из филогении.

Понятие «признак» в системах этого уровня применяется, но лишь в описательном смысле, что, говоря вообще, нежелательно, так как влечёт за собой разного рода терминологические недоразумения. Вследствие того что классическая филогенетика развивалась обособленно от учения об адаптациях, процесс эволюции, реконструируемый её методами, как правило, получается односторонним, морфогенетическим.

Биологическая (адаптивная) сторона его остаётся в тени, что создаёт видимость автономности филогенезов по отношению к условиям существования. Попытки экологизировать классические филогенетические схемы путём добавления к ним описаний направлений адаптаций, адаптивной радиации и так далее, не только не улучшают ситуации, но, напротив, запутывают её, создавая ложное впечатление о существовании двух независимых процессов : филогенеза, с одной стороны, и приспособления к условиям среды – с другой. Несмотря на отмеченные выше недостатки, классическая филогенетика представляет собой по отношению к предыдущему уровню колоссальный шаг вперёд, а по отношению к последующему – необходимую материальную предпосылку. В силу указанных обстоятельств она не только имеет право на существование, но должна и в дальнейшем интенсивно разрабатываться, в первую очередь применительно к тем группам животных, систематика которых находится в настоящее время на диагностическом уровне. Поскольку же таких групп большинство, то велико и поле деятельности для классической филогенетики. Выход с классического уровня на морфобиологический открывается по линии функционального анализа структур, на основе изучения которых строятся представления о ходе филогенеза.

Морфобиологический уровень представляет собой прежде всего результат объединения классической филогенетики с учениями об адаптациях, а через него и с экологией. С теорией Ч.Дарвина системы этого уровня связаны прочней и шире, чем классические, поскольку конечной целью исследования ставится реконструкция филогенеза в форме адаптивного процесса, приводимого в движение и направляемого естественным отбором. Филогенез реконструируется на основе данных сравнительной морфологии в широком смысле (включая онтогенез и палеонтологический материал), функциональной морфологии и экологии. В дальнейшем число источников и методик получения информации, а также методик её обработки может быть увеличиваемо по мере возникающей необходимости. В качестве материала для комплексного анализа используются морфофункциональные единства различных категорий (системы органов, органы, морфофункциональные

аппараты, механизмы и их отдельные «узлы»), а также параметры, характеризующие эти элементы с различных сторон. Синтез данных осуществляется параллельно в экологическом, морфофункциональном и сравнительно-анатомическом аспектах. Цель синтеза – обнаружение причинных связей между образом жизни, строением и историей становления изучаемых животных. В зависимости от обстоятельств как анализ, так и синтез могут начинаться в разной последовательности аспектов, однако экологический аспект во всех случаях остаётся ведущим, а морфофункциональный – связывающим звеном, поскольку без него непосредственная проекция экологии на морфологию если и не совсем невозможна, то по крайней мере малоэффективна. Полученные указанным выше методом данные упорядочиваются далее в филогенетическую схему, которая в свою очередь может быть представлена в виде системы, оформленной по всем правилам таксономии и номенклатуры. Имея в виду комплексность метода построения систем морфобиологического уровня, есть основания полагать, что они будут отображать объективные природные соотношения полней и разносторонней, чем системы предшествующих уровней. Соответственно основа этих систем должна быть более стабильной, так как элемент искусственности в них будет невелик.

Прогресс систематики на морфобиологическом уровне практически и принципиально ничем не ограничен. В настоящее время он намечается в первую очередь в направлениях расширения фактической базы (накопление сведений о морфобиологической специфике таксонов всех рангов, в особенности же видов) и обогащения методического арсенала новыми приёмами исследований. В дальнейшем рисуются возможности установления органических связей систематики с генетикой и физиологией, а затем – биохимией и биофизикой. В конечном же счёте морфобиологическая систематика имеет перспективу стать высокоразвитой, синтетической областью биологии, прочно базирующейся на достижениях всех прочих отраслей этой науки. Достигнув такого, наивысшего, уровня развития, систематика станет не только мощным оплотом эволюционной теории, но и будет выполнять весьма важные функции в области практики, вооружая человека глубокими знаниями процессов, протекающих в окружающем его органическом мире.

В заключение хотелось бы особо подчеркнуть то, что охарактеризованные выше три уровня систематики животных не только представляют собою последовательные ступени развития единой отрасли знания, но отображают ещё и три различных подхода к изучению органических форм.

Диагностическая систематика рассматривает организм как сумму признаков, поэтому она и немислима без понятия «признак».

Классическая филогенетика изучает организм как комплекс пре-

образующихся в процессе эволюции морфологических структур, которые часто называют в конкретных работах признаками, что, говоря вообще, нежелательно, поскольку даёт основание для смешения понятий.

Морфобиологическая филогенетика исследует организм как единство многих морфофункциональных элементов различных степеней сложности, эволюционировавших в силу воздействия конкретных факторов отбора. Именовывать такие разнокачественные элементы признаками и тем искусственно превращать их в равнозначные единицы явно недопустимо ни теоретически, ни практически. Единственная область, в которой признак как технический термин должен быть сохранён при достижении разработки систем морфобиологического уровня, — это практическая диагностика. Здесь этот термин не только уместен, но и необходим.

### Литература

- Берг Л.С. 1940. *Система рыб*. М.; Л.: 1-518.
- Бродский К.А. 1972. Филогения семейства Calanoidae (Copepoda) на основе сравнительно-морфологического анализа их признаков // *Исслед. фауны морей* **12** (20): 5-110.
- Виноградов Б.С. 1937. *Тушканчики*. М.; Л.: 1-196 (Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 4. Нов. сер. № 13).
- Виноградов Б.С. 1946. К вопросу о морфологической дивергенции близких форм млекопитающих // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **8**: 89-104.
- Давиташвили Л.Ш. 1948. *История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней*. М.; Л.: 1-576.
- (Ковалевский В.О.) Kowalevsky W. 1873a. Sur l'*Anchitherium aurelianense* Cuv. et sur l'histoire paleontologique des chevaux // *Mem. Acad. Sci. Petersb.* (7), **20**, 5: 1-73.
- (Ковалевский В.О.) Kowalevsky W. 1873b. On the osteology of the Hyopotamidae // *Proc. Roy. Soc. London* **21**: 147-165.
- (Ковалевский В.О.) Kowalevsky W. 1873-1874. Monographie der Gattung *Anthracotherium* Cuv. und Versuch einer natürlichen Klassifikation der fossilen Hufthiere // *Palaeontographica* **22**, 3/5: 131-346.
- (Ковалевский В.О.) Kowalevsky W. 1874. On the osteology of the Hyopotamidae // *Phil. Trans. Soc. London* **163**: 19-94.
- Ковалевский В.О. 1875. Остеология двух ископаемых видов из группы копытных // *Изв. Общ-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии* **16**, 1: 1-59.
- (Ковалевский В.О.) Kowalevsky W. 1876. Osteologie des Genus *Entelodon* Aym. // *Palaentographica* **12**, 7: 415-450.
- (Ковалевский В.О.) Kowalevsky W. 1877. Osteologie des Genus *Gelocus* Aym. // *Palaentographica* **14**, 5: 145-162.
- Ковалевский В.О. 1950. *Собрание научных трудов*. М., **1**: 1-478.
- Ковалевский В.О. 1956. *Собрание научных трудов*. М., **2**: 1-300.
- Ковалевский В.О. 1960. *Собрание научных трудов*. М., **3**: 1-352.
- Лепнева С.Г. 1964. *Личинки и куколки ручейников*. Л.: 1-562 (Фауна СССР. Нов. сер. № 88. Ручейники. Т. 2. Вып. 1).
- Майр Э. 1947. *Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога*. М.: 1-504.
- Майр Э. 1968. *Зоологический вид и эволюция*. М.: 1-598.
- Майр Э. 1971. *Принципы зоологической систематики*. М.: 1-454.
- Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. 1956. *Методы и принципы зоологической систематики*. М.: 1-352.

- Световидов А.Н. 1946. Морфологические основы систематики тресковых (сем. Gadidae) // *Изв. АН СССР* 2/3: 183-198.
- Световидов А.Н. 1948. *Трескообразные*. Л.: 1-224 (Фауна СССР. Нов. сер. № 34. Рыбы. Т. 9. Вып. 4).
- Световидов А.Н. 1952. *Сельдевые (Clupeidae)*. Л.: 1-333 (Фауна СССР. Нов. сер. № 48. Рыбы. 2. Вып. 4).
- (Северцов А.Н.) Severzov A.N. 1931. *Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution*. Jena: I—XIV: 1-371.
- Северцов А.Н. 1945. Происхождение и эволюция низших позвоночных // *Собр. соч.* Т. 4, вып. 1/3. М.; Л.: 1-400.
- Северцов А.Н. 1949. *Собр. соч.* М., 1: 1-236.
- Северцов А.Н. 1950. *Собр. соч.* М., 2: 1-408.
- Смирнов Е.С. 1969. *Таксономический анализ*. М.: 1-187.
- Сушкин П.П. 1902. *К морфологии скелета птиц. Сравнительная остеология дневных хищных птиц (Accipitres) и вопросы классификации*. М.: 1-415.
- Татаринов Л.П. 1970. Некоторые проблемы филогенетических исследований по низшим тетраподам // *Материалы по эволюции позвоночных*. М.: 8-29.
- Терентьев П.В. 1959. Метод корреляционных плеяд // *Вестн. Ленингр. ун-та* 9: 137-141.
- Терентьев П.В. 1960. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд // *Применение математических методов в биологии*. Л.: 27-36.
- Четвериков С.С. 1926. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // *Журн. exper. биол.* Сер. А 2: 3-54.
- Шмальгаузен И.И. 1951. Значение функций в преобразовании дорсальных отделов висцерального аппарата при переходе от рыб к наземным позвоночным // *Зоол. журн.* 30, 5: 411-420.
- Шмальгаузен И.И. 1955а. Некоторые данные об образе жизни древнейших стегоцефалов (Ichthyostegidae) // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* 21: 401-418.
- Шмальгаузен И.И. 1955б. Распределение сейсмодатчиков органов у хвостатых амфибий // *Зоол. журн.* 34, 6: 1334-1356.
- Шмальгаузен И.И. 1956а. Развитие аппарата звукопередачи у хвостатых амфибий сем. Hynobiidae // *Зоол. журн.* 35, 3: 419-433.
- Шмальгаузен И.И. 1956б. Морфология аппарата звукопередачи хвостатых амфибий // *Зоол. журн.* 35, 7: 1023-1042.
- Шмальгаузен И.И. 1957. Биологические основы возникновения наземных позвоночных // *Изв. АН СССР*. Сер. биол. 1: 3-30.
- Шмальгаузен И.И. 1958. История происхождения амфибий // *Изв. АН СССР*. Сер. биол. 1: 39-58.
- Шмальгаузен И.И. 1960. Биологические основы организации кистеперых рыб // *Палеонтол. журн.* 1: 3-15.
- Шмальгаузен И.И. 1964. *Происхождение наземных позвоночных*. М.: 1-272.
- Штегман Б.К. (1948) 2015. О функциональном значении подвидовых признаков у тростниковой овсянки *Emberiza schoeniclus* // *Рус. орнитол. журн.* 24 (1169): 2597-2601.
- Штегман Б.К. 1950. Исследования о полёте птиц. О лётных способностях куриных птиц // *Сб. памяти акад. П.П.Сушкина*. М.; Л.: 237-265.
- Штегман Б.К. 1952. О лётных качествах пастушковых птиц // *Зоол. журн.* 31, 5: 714-721.
- Штегман Б.К. (1954) 2008. Особенности лётных качеств вороновых птиц Corvidae // *Рус. орнитол. журн.* 17 (420): 791-810.
- Штегман Б. К. 1955. К вопросу об адаптивных особенностях и филогенетических соотношениях врановых птиц // *Зоол. журн.* 34, 6: 1357-1378.
- Штегман Б.К. 1957. О лётных качествах голубей // *Зоол. журн.* 36, 2: 265-274.
- Штегман Б.К. 1962. Основные направления развития лётных качеств у куликов // *Зоол. журн.* 41, 4: 591-603.

- Юдин К.А. 1950. Морфологические адаптации сем. Falconidae // *Сб. памяти акад. П.П. Сушкина*. М.; Л.: 135-208.
- Юдин К.А. 1970. О некоторых принципиальных и методических вопросах надвидовой систематики птиц // *Зоол. журн.* **49**, 4: 588-600.
- Dollo L. 1909. La paleontologie etologique // *Bull. de la Soc. Beige, de geologie, paleontologie et d'hydrologie* **23**: 371-421.
- Fürbringer M. 1888. *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel*. Amsterdam, **1**: 1-834, **2**: 835-1751.
- Gadow H. 1891. *Vögel. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs. I. Anatomische Theil*. Leipzig: 1-1008.
- Gadow H. 1893. *Vögel. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs. II. Systematischer Theil*. Leipzig: 1-304.
- Hartert E. 1910-1922. *Die Vögel der paläarktischen Fauna*. Berlin, **1-12**: 1-2328.
- Huxley J.S. 1940. Towards the new systematics // *The New Systematics*. Oxford Univ. Press: 1-46.
- Huxley J.S. 1942. *Evolution, the Modern Syntesis*. London: 1-654.
- Jarvik E. 1942. On the structure of the snout of Crossopterygians and lower Gnathostomes in general // *Zool. bidr. Upsala* **21**: 235-675.
- Jarvik E. 1955. The oldest tetrapods and their forerunners // *Sci. Monthly* **80**: 141-154.
- Jarvik E. 1964. Specializations in early Vertebrates // *Ann. Roy. Zool. Belgique* **94**: 11-95.
- Kleinschmidt O. 1900. Arten oder Formenkreise? // *J. Ornithol.* **48**: 134-139.
- Kleinschmidt O. 1926. *Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens*. Halle: 1-186.
- Rensch B. 1929. *Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung*. Berlin: 1-206.
- Rensch B. 1934. *Kurze Anweisung für Zoologisch-systematische Studien*. Leipzig: 1-116.
- Simpson G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **85**: 1-350.
- Simpson G.G. 1951. The species concept // *Evolution* **5**: 285-298.
- Simpson G.G. 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. New York: 1-247.
- Sokal R.R., Sneath P.H. 1963. *The Principles of Numerical Taxonomy*. San Francisco: 1-359.
- Verheyen R. 1958. Contribution à la systématique des Alciformes // *Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique* **34**, 45: 1-15.
- Verheyen R. 1960. Sur la valeur des indices ostéométriques en ornithotaxonomie // *Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique* **36**, 55: 1-27.



## О характере взаимоотношений двух форм белых трясогузок *Motacilla alba* в Южном Приморье

А.А.Назаренко

Второе издание. Первая публикация в 1968\*

Явление частичной симпатрии таксонов, формально являющихся конспецифичными, хорошо известно. Обзоры известных или возможных случаев этой категории приводятся Дементьевым (1936), Майром (Maug 1947, 1951), Вори (Vaurie 1955), Тимофеевым-Ресовским и Штреземаном (1959). Вместе с тем, если теоретическая интерпретация этого явления, по-видимому, не вызывает затруднений – эффект пространства в видовой дивергенции, необходимость в новом достоверном материале и в тщательном изучении уже известных случаев, тем не менее, остаётся. На последнее, в частности, было недавно обращено внимание Тимофеевым-Ресовским и Штреземаном (1959).

Разбираемый пример является новым и удачным как в теоретическом аспекте (пограничный случай), так и тем, что он доступен при получении полевого материала.

В Южном Приморье гнездятся две формы белых трясогузок *Motacilla alba*, имеющих ныне следующий номенклатурный статус: китайская белая трясогузка *M. a. leucopsis* Gould, 1838 и камчатская белая трясогузка *M. a. lugens* Gloger, 1829 (Гладков 1954; Vaurie 1959; Портенко 1960).

Распространение форм *leucopsis* и *lugens* по литературным данным (Черский 1915, 1916; Белопольский 1950; Воробьёв 1954; Гладков 1954; Портенко 1960; Спангенберг 1965; Austin 1948; Neff 1956), по коллекционным экземплярам Зоологического института АН СССР (ЗИН) и Зоологического музея Московского университета, нашим полевым материалам представлено на карте (рис. 1). Из этой карты следует, что на крайнем юге Приморья и, видимо, на северо-восточном побережье Северной Кореи имеет место перекрывание ареалов этих форм.

Хорошо заметные альтернативные признаки (чёрная полоска через глаз у *lugens* и её отсутствие у *leucopsis*, сильное развитие белого на первостепенных маховых у большинства *lugens* и отсутствие этого у *leucopsis*) и различные размер и форма чёрного пятна на груди (рис. 2) позволяют легко определять птиц в полевых условиях. Экземпляры в руках достаточно хорошо различаются и размерами, например по длине крыла (см. таблицу).

\* Назаренко А.А. 1968. О характере взаимоотношений двух форм белых трясогузок в Южном Приморье // *Проблемы эволюции*. Новосибирск, 1: 195-201.

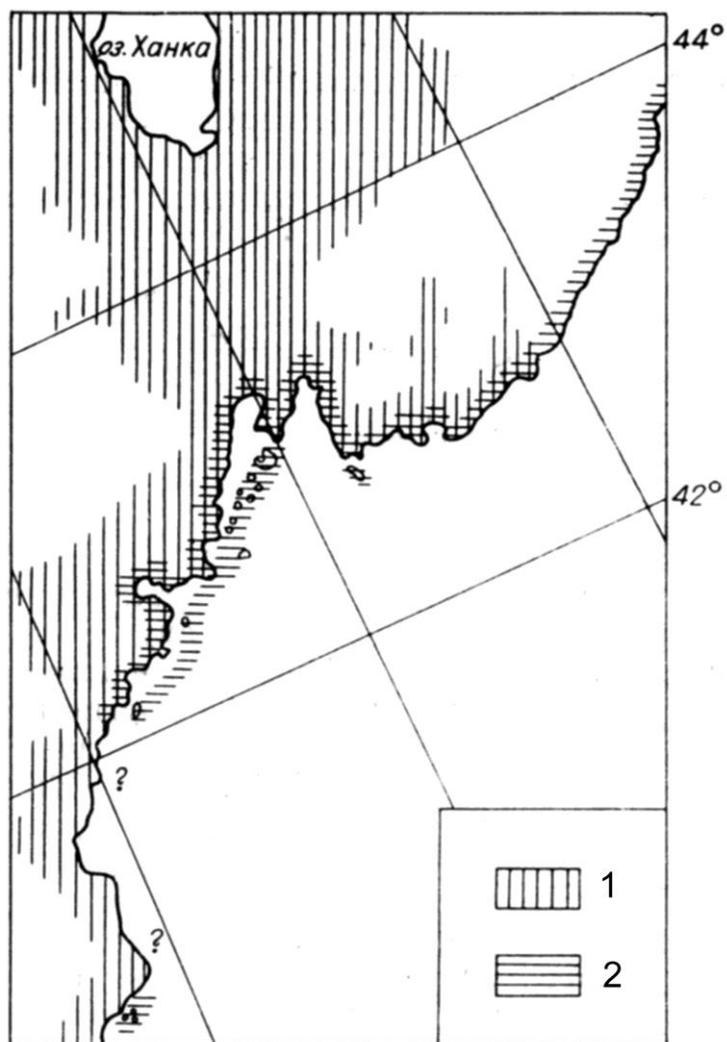


Рис. 1. Распространение двух форм белых трясогузок в Южном Приморье и Северной Корее. 1 – *leucopsis*, 2 – *lugens*.

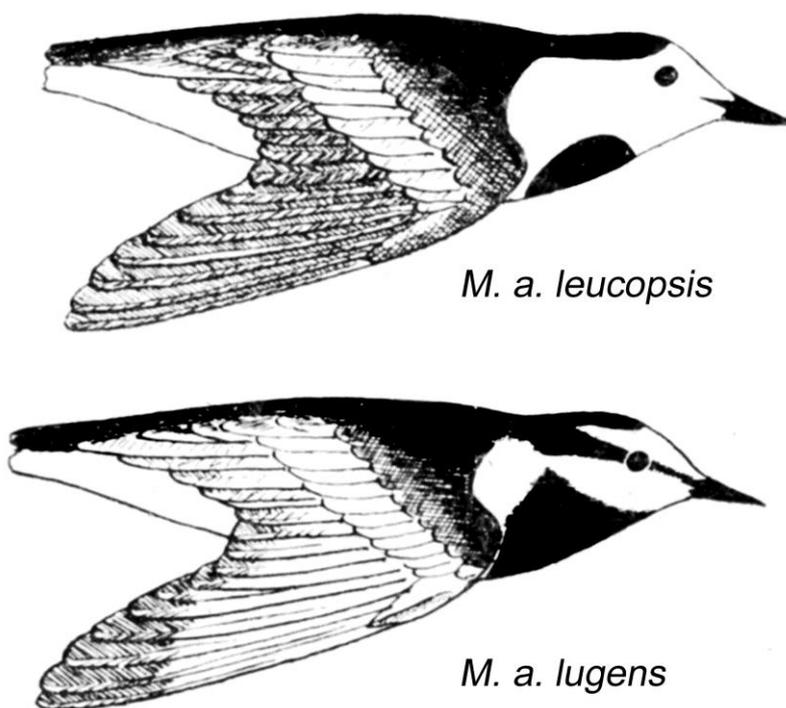


Рис. 2. Типичная окраска белых трясогузок форм *leucopsis* и *lugens*.

Длина крыла белых трясогузок форм *leucopsis* и *lugens*

Таксон	Пол	Число промеров	Длина крыла, мм	
			Lim	Среднее
<i>M. a. leucopsis</i>	Самцы	12	91.0-85.0	88.4
	Самки	7	89.0-83.0	85.2
<i>M. a. lugens</i>	Самцы	12	96.0-91.0	93.5
	Самки	6	92.0-87.0	89.4

Это облегчило выяснение распространения и взаимоотношений обеих форм (без значительного отстрела птиц).

Полевые наблюдения (попутно с основной работой) проводились преимущественно в районе заповедника «Кедровая падь» (1960-1963 годы) с эпизодическими выездами в другие прибрежные районы крайнего юга: Краскино-Посъет, окрестности Владивостока, Шкотовский и Сучанский районы, Судзухинский заповедник. Кроме того, обследовалось большинство внутриматериковых районов края к югу от 45° с.ш.

Работа в поле, в местах, где встречаются обе формы, прежде всего показала, что особи, обладающие смешанными признаками, встречаются очень редко. Вместе с тем приходилось наблюдать чистые пары *lugens* и *leucopsis*, гнездящиеся буквально бок о бок. Например, 7 июля 1960 у прибрежных скал бухты Экспедиция (крайний юго-запад Приморья) наблюдалась пара типичных *lugens* (кстати, добытых), выкармливавших птенцов. В 250-300 м от этого места в брошенном строении было обнаружено гнездо с начинавшими оперяться птенцами, которых выкармливали типичные *leucopsis*. Птицы обеих пар собирали корм на одном и том же участке берега бухты. В каждом приморском посёлке наблюдались пары, партнёры которых в громадном большинстве случаев принадлежали к одной форме.

Вместе с тем гибридные особи и смешанные пары приходилось встречать, и здесь уместно дать их краткий обзор и характеристику.

1. Май 1960 года. Заповедник «Кедровая падь». Самец – типичный *leucopsis*, самка – *lugens*. Гнездовой участок располагался на берегу реки в 3 км от устья. 22 мая началось насиживание (кладка полная, из 5 яиц).

2. 15 мая 1962. Скалистый берег моря в районе заповедника «Кедровая падь». Самец типа *leucopsis*, но со следами чёрной полосы за глазом и с более крупным чёрным пятном на груди. Самка – типичная *lugens*.

3. 20 июня 1962. Берег моря в окрестностях заповедника «Кедровая падь». Самец гибридный. Крылья типа *lugens*, но чёрная полоса через глаз полностью отсутствует. Самка – типичная *lugens*. Гнездо в нише обрыва.

4. 22 апреля 1963. Район и место те же. Самец с чёткими смешан-

ными признаками. Пятно на груди типа *lugens*, крылья типа *leucopsis*. размытая чёрная полоса только за глазом. Самка типа *lugens*, но с очень гонкой чёрной полосой, идущей от клюва через глаз.

5. 24 апреля 1963. Посёлок Перевозный (берег моря) близ устья реки Сидими (ныне река Нарва). Самец – типичный *lugens*. Самка со смешанными признаками. Крыло типа *leucopsis*, слабо выраженная чёрная полоса лишь за глазом.

Кроме того, наблюдались и отдельные гибридные особи.

Экземпляр от 24 июня 1960, берег моря в районе заповедника «Кедровая падь». Старый самец типа *lugens* (длина крыла 95 мм), но лишь со следами чёрной полосы за глазом.

Экземпляр de visu от 7 июня 1962, берег моря у Посъета. Самец типа *leucopsis*, но с более крупным пятном на груди и очень тонкой чёрной полоской через глаз.

Музейный материал также содержит экземпляры, признаки которых указывают на их гибридное происхождение.

Самка от 16 апреля 1926, № 28063 (ЗИН), из окрестностей Владивостока. Длина крыла 89 мм. Типа *lugens*, но чёрная полоска (очень размытая) имеется только за глазом.

Самец от 11 июня 1927, № 28070 (ЗИН), Краскино-Посъет. Длина крыла 88 мм. Типичный *leucopsis*, но за глазом очень тонкая чёрная полоска.

Самка от 26 июня 1927, № 28076 (ЗИН), Фаташи (окрестности Краскина). Длина крыла 85 мм. Такого же типа, как и предыдущий экземпляр.

Самец от 20 мая 1958, R-84531 (Зоомузей МГУ), озеро Хасан. Длина крыла 92 мм. Типа *leucopsis*, но с очень тонкой полоской через глаз.

Следует отметить, что значительное отклонение от «нормы» представляет собой в некоторых случаях просто крайний вариант проявления признака. Например, у ряда экземпляров формы *lugens* с Сахалина и Камчатки наблюдается очень слабое развитие белого на первоначальных маховых. Крыло таких экземпляров неотличимо от крыла формы *leucopsis*, однако ни о каком генетическом влиянии этой формы в данном случае не может быть и речи. С другой стороны, просмотр хорошей серии *leucopsis* из Китая (материалы ЗИН) не обнаружил ни у одного из экземпляров даже следов полоски через глаз. Очевидно, присутствие этого признака у экземпляра с общими признаками *leucopsis* должно указывать на его «гетерозиготность». Форма *lugens* вне Приморья всегда имеет хорошо выраженную чёрную полосу, идущую от клюва через глаз к затылку.

Эти обстоятельства учитывались при квалификации полевого и музейного материала, результатом которой и является обзор гибридных особей, приведённый выше.

Таким образом, гибридизация между этими формами, несомненно, имеет место. Однако, как уже отмечалось, гибридные особи встречаются в очень ограниченном числе. Очевидно, в меньшем, чем это можно было бы ожидать, принимая во внимание то, что полоса перекрытия форм простирается на несколько сот километров, а обе формы, в общем, обычны и имеют сходную биологию размножения. Очевидно, существуют какие-то изолирующие механизмы, препятствующие свободной гибридизации между ними. Пока можно говорить о двух экологических особенностях, могущих выступать в качестве факторов изоляции: различии в топографии местообитаний и частичном несовпадении сроков периодических явлений.

1. Различие в топографии местообитаний. Форма *lugens* в условиях Южного Приморья является строгим обитателем морского побережья. Птицы населяют как обрывистые, скалистые берега моря, где гнездятся в расщелинах и нишах, так и участки отлогих берегов. В последнем случае гнёзда помещаются среди плавника или различных предметов, выброшенных морем (доски, ящики и т.д.). Птицы населяют, кроме того, приморские посёлки, но только те, которые находятся непосредственно на берегу моря. Внутрь материка эта форма совершенно не проникает, и в населённых пунктах, расположенных уже в 2 км и более от берега моря, птицы формы *lugens* никогда не наблюдались\*.

Форма *leucopsis* распространена главным образом во внутренних частях материка. В приморских районах птицы населяют долины рек в их среднем и отчасти нижнем течении и гнездятся в нишах обрывов или среди речных завалов в непосредственной близости от воды. Далее, птицы гнездятся во всех населённых пунктах и только в последнем случае встречаются непосредственно у берега моря. В прибрежных посёлках, впрочем, эта форма резко уступает *lugens* по численности.

Данный фактор изоляции в разобранных условиях не является особенно эффективным. Тем не менее, благодаря различным топографическим предпочтениям площадь контакта популяций двух форм сводится к минимуму.

Следует отметить, что в настоящее время территориальный контакт между этими формами вторично увеличился в результате возникновения и роста числа населённых пунктов на побережье. Только таким путём форма *leucopsis* оказалась непосредственно на берегу моря.

2. Частичное несовпадение сроков периодических явлений. Периодические явления формы *leucopsis* сдвинуты сравнительно с таковыми

---

\* Форма *lugens* в качестве гнездящейся приводится Спангенбергом (1965, с. 177) для бассейна Имана. Однако 2 экз. от 20 мая и 17 июня, отнесённые к этой форме (кстати, это пока единственный коллекционный материал из бассейна Имана), определяется как *ocularis*. Самец (по этикетке) от 17 июня имеет серую спину, чёрное пятно доходит до самого клюва, а белого на крыле даже меньше, чем у *leucopsis*. Майский экземпляр по времени может быть отнесён к нормальным пролётным особям формы *ocularis*. Очевидно, требуется дополнительный фактический материал для подтверждения тезиса о гнездовании формы *lugens* на Имане.

формы *lugens* на более ранние сроки на величину порядка 2 недель. В схеме это выглядит следующим образом.

Первое появление самцов *leucopsis* приходится на конец второй – начало третьей декады марта. Самки появляются в конце третьей декады марта – начале апреля. В то же время появляются самцы *lugens*. Появление самок этой формы – конец первой декады апреля. Первая декада апреля – начало брачной жизни *leucopsis*. Происходит разбивка на пары, занимают гнездовые участки. В конце срока наблюдается строительство гнёзд. В это время у *lugens* идёт пролёт, птицы держатся группами, и никаких признаков брачного поведения не заметно. Кстати, в это время можно часто видеть, как самцы *leucopsis* энергично изгоняют со своих гнездовых участков самцов *lugens* – птиц более крупных, более ярких и пёстрых. Начало брачной жизни *lugens* падает на вторую половину апреля, когда у *leucopsis*, видимо, заканчивается откладка яиц и самки приступают к насиживанию (в это время начинают встречаться лишь одиночные самцы последней формы). Птенцы появляются с середины мая, а их массовый вылет падает на конец мая – первую декаду июня. Вылет птенцов у формы *lugens* приходится на вторую половину июня.

Вскоре после вылета птенцов обе формы приступают ко второй кладке, сроки которой, по всей вероятности, очень растянуты. Поэтому установить временную специфичность второй кладки для каждой из форм не удаётся. Приведённая схема справедлива лишь для основной части популяций обеих форм. Отклонения от неё наблюдаются (потеря кладки, партнёра и т.д.), в результате чего и случается наблюдать редкие, но, несомненно, смешанные пары. Таким образом, и этот фактор изоляции не является абсолютным.

Два фактора, по всей видимости, не исчерпывают собой изолирующих механизмов, поддерживающих автономность этих форм в зоне перекрывания. Такой вывод напрашивается по следующим соображениям. Пока не известно, как долго эти формы находятся в контакте. Если судить по музейному материалу, то это время должно быть, как минимум, порядка 80-100 лет. В Зоологическом институте АН СССР имеются экземпляры *leucopsis* с Уссури, добытые в 1885-1960 годах. Там же имеется хорошая серия *lugens* из Юго-Западного Приморья (Сидими), добытая в 1883-1884 годах. Это время, видимо, достаточное, чтобы даже при современном темпе случайной гибридизации гибриды встречались на значительно большей территории, чем это наблюдается в действительности. На самом же деле эта территория ограничена собственно морским побережьем и узкой полосой приморской равнины, практически на глубину не более 2-3 км. Далее в глубь материка наблюдаются только чистые *leucopsis*. В равной мере, как и на островах, расположенных вдоль побережья, наблюдаются и добываются только

чистые *lugens*. Очевидно, полоса существования гибридов строго стабилизируется. Последнее же имеет место лишь тогда, когда исходные формы настолько различаются генотипически, что гибридные особи в той или иной степени являются дефективными и быстро элиминируются. Такую ситуацию можно предполагать и в данном случае. Это, очевидно, и является наиболее эффективным изолирующим механизмом.

В итоге остаётся констатировать, что разобранные взаимоотношения форм *leucopsis* и *lugens*, принимаемых ныне в качестве географических форм одного вида – белой трясогузки *Motacilla alba* Linnaeus, 1758, не укладываются в рамки взаимоотношений подвидов при существующей биологической концепции вида. Эти формы в Южном Приморье ведут себя, если как и не очень хорошие виды, то, во всяком случае, и не как подвиды. Очевидно, что первое всё-таки точнее отражает истинное положение вещей.

Разобранная ситуация, очевидно, требует и нового номенклатурного её решения. К сожалению, ни литературный, ни музейный материалы не дают пока основания считать, имеет ли место в данном случае кольцевая ситуация (*leucopsis* – *baicalensis* – *ocularis* – *lugens*), или же форма *lugens* повсюду сохраняет чёткую автономность (что, очевидно, ближе всего к истине). В последнем случае она заслуживает ранг самостоятельного вида – *Motacilla lugens* Gloger, 1829 (рис. 3).

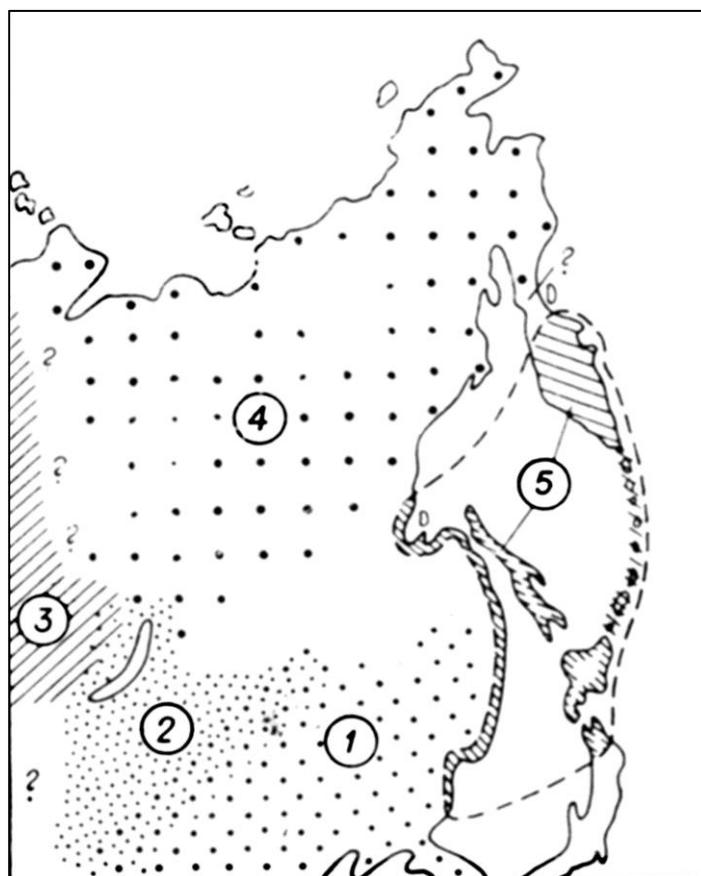


Рис. 3. Распространение форм белой трясогузки в восточной части Азиатского материка. 1 – *leucopsis*, 2 – *baicalensis*, 3 – *dukhunensis*, 4 – *ocularis*; 5 – *lugens*. Прерывистая линия – ареал формы *lugens*.

Относительно принадлежности формы *leucopsis* к виду *M. alba* сомнений, видимо, не возникает. В частности, имеются данные Мейзе (Meise 1934, с. 29) о существовании в Центральной и Северо-Западной Маньчжурии особей, переходных от *leucopsis* к *baicalensis* (зона интерградации).

*В данной работе были широко использованы коллекционные материалы Зоологического музея Московского университета и Зоологического института АН СССР.*

*Пользуемся случаем выразить нашу признательность заведующему отделом орнитологии Зоологического музея МГУ старшему научному сотруднику А.М.Судиловской и заведующему орнитологическим отделением Зоологического института АН СССР профессору А.И.Иванову. Особенно мы благодарны старшему научному сотруднику Зоологического музея МГУ Е.П.Спангенбергу, любезно познакомившему нас с интересным коллекционным материалом из бассейна Имана.*

### Литература

- Белопольский Л.О. 1950. Птицы Судзухинского заповедника (воробьиные и ракшеобразные) // *Памяти академика П.П.Сушкина*. М.; Л.: 360-406.
- Воробьёв К.А. 1954. *Птицы Уссурийского края*. М.: 1-360.
- Гладков Н.А. 1954. Семейство трясогузковые Motacillidae // *Птицы Советского Союза*. М., 5: 594-691.
- Дементьев Г.П. 1936. К вопросу о границах основных систематических категорий // *Зоол. журн.* 15, 1: 82-95.
- Майр Э. 1947. *Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога*. М.: 1-504.
- Портенко Л.А. 1960. *Птицы СССР (Воробьиные)*. Ч. 4. М.; Л.: 1-415 (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 69).
- Спангенберг Е.П. (1965) 2014. Птицы бассейна реки Имана // *Рус. орнитол. журн.* 23 (1065): 3383-3473.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Штреземан Э. 1959. Видообразование в цепи подвидов настоящих чаек группы серебристая – хохотунья – клуша // *Тр. Урал. отд. МОИП* 2: 99-115.
- Черский А.И. 1915. Орнитологическая коллекция музея Общества изучения Амурского края во Владивостоке // *Зап. Общ-ва изучения Амурского края* 14: 114-274.
- Черский А.И. 1916. Краткий отчет об экспедициях А.И.Черского, совершенных им с 1 по 30 мая по берегам и островам залива Петра Великого и с июня по октябрь на озере Ханка // *Отчёт Общ-ва изучения Амурского края за 1914*. Владивосток: 8-11.
- Austin. A.L. 1948. The Birds of Korea // *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard* 101, 1: 1-303.
- Mayr E. 1951. Speciation in Birds // *Proc. 10th Intern. Ornithol. Congr.* Uppsala: 91-131.
- Meise W. 1934. Die Vogelwelt der Mandschurei // *Abh. u. Ber. Mus. Dresden* 18, 2: 8655.
- Neff D.J. 1956. Birds of Jang-Do, Korea // *Auk* 73, 4: 551-555.
- Vaurie Ch. 1955. Pseudo-Subspecies // *Acta 11th Congr. Intern. Ornithol.* Basel: 369-380.
- Vaurie Ch. 1959. *The Birds of Palearctic Fauna. Order Passeriformes*. London: 1-762.



## О таксономическом ранге туркестанского, или краснохвостого жулана *Lanius phoenicuroides*

Е.Н. Панов

Второе издание. Первая публикация в 1972\*

Политипическая концепция вида, оформившаяся около четверти века назад, в целом заставила систематиков трезво оценить объём низших таксономических единиц. Однако неумеренное применение этой концепции в ряде случаев сыграло явно отрицательную роль. Один из примеров тому – пресловутый случай с систематикой мелких палеарктических сорокопутов так называемой группы жуланов.

Рискуя повторить хорошо известные вещи, мы всё же очень коротко опишем существующую природную ситуацию. Вся группа естественно распадается на четыре ряда географических форм, каждый из которых хорошо отличается от остальных особенностями внешней морфологии (длина и степень ступенчатости хвоста, форма крыла) или деталями окраски.

По географическому распространению эти ряды подвидов семисимпатричны, причём области перекрываний ареалов, как правило, невелики по сравнению с общей площадью ареала каждого вида (рис. 1). В Средней Азии перекрываются ареалы трёх группировок (*collurio*, *phoenicuroides*, *isabellinus*), в районе озера Зайсан – всех четырёх (те же и сибирский *cristatus*). В областях перекрывания обычно не наблюдается гибридизации, за исключением довольно широкого скрещивания между *phoenicuroides* и *collurio*, причём гибридные особи наиболее обычны в районе Зайсана и Тарбагатая (Дементьев 1954; Крошкин 1965). Существенно, что группировка жуланов *collurio* морфологически стоит явно в стороне от всех остальных. Ареалы наиболее сходных между собой *isabellinus* и *phoenicuroides* перекрываются достаточно широко, но между ними существует чёткая изоляция по местобитаниям и по срокам размножения (Шнитников 1949). Последний автор указывает на 2 экз. из Семиречья, определённые как помеси между *isabellinus* и *phoenicuroides*.

Итак, по существу, на основании только одного критерия – географического викариата, да и то неполного, были объединены под одним видовым названием столь разные формы, как европейский жулан

---

\* Панов Е.Н. 1972. О таксономическом ранге туркестанского, или краснохвостого, жулана (*Lanius phoenicuroides* Schalow) // *Проблемы эволюции*. Новосибирск, 2: 276-280.

*Lanius collurio* Linnaeus, 1758, сибирский жулан *L. cristatus* Linnaeus, 1758 и средне- и центральноазиатские сорокопуть типа туркестанского жулана *L. phoenicuroides* (Schalow, 1875) и буланого сорокопутьа *L. isabellinus* Hemprich et Ehrenberg, 1833 (Дементьев 1954; Портенко 1960; Vaurie 1955). История вопроса и современные взгляды на него достаточно полно изложены в недавней работе В.И.Крошкина (1965), который делит всю группу на три вида – *L. collurio*, *L. cristatus* и *L. isabellinus*, объединяя так называемую тёмную фазу туркестанского жулана с сибирским жуланом в качестве подвида последнего, а светлую фазу – с булаными жуланами *L. isabellinus*.

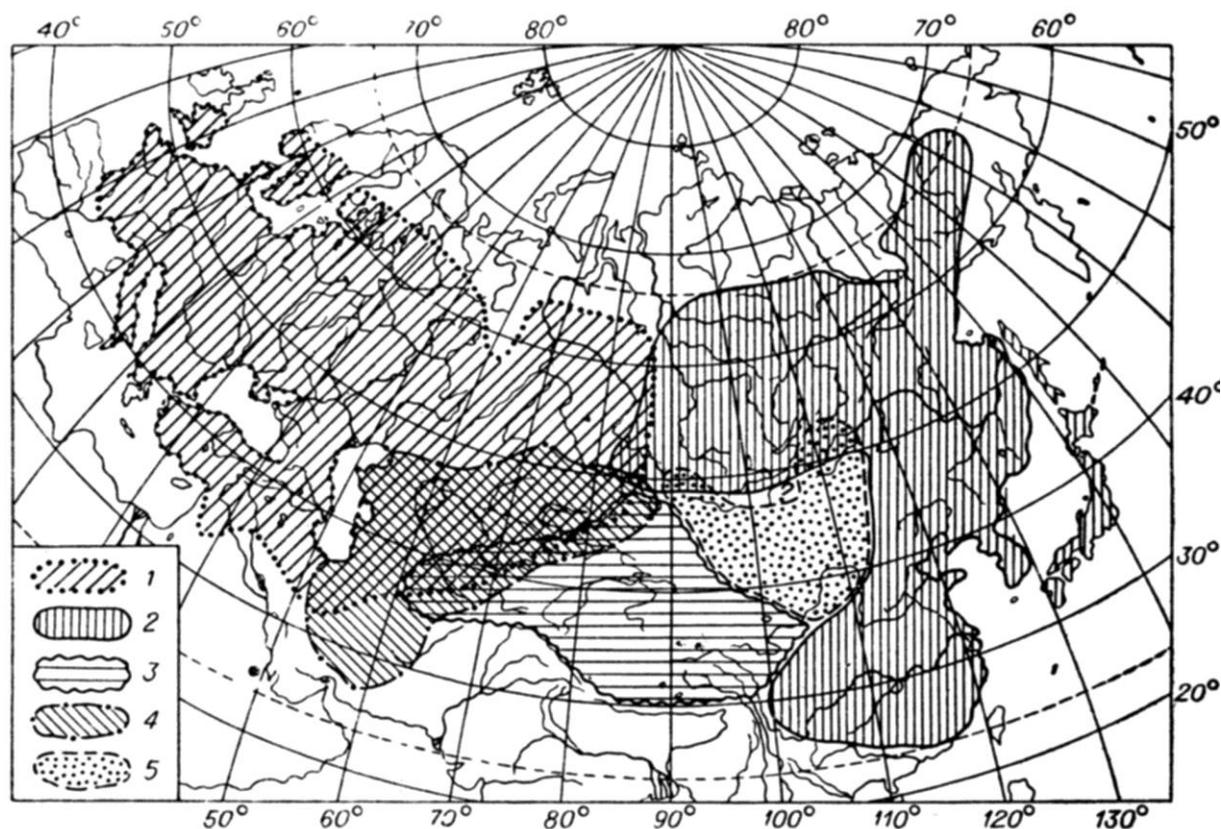


Рис. 1. Распространение сорокопутов группы жуланов. По В.И.Крошкину (1965), с изменениями. 1 – *L. collurio*; 2 – *L. cristatus*; 3 – *L. isabellinus* (без формы *speculigerus*); 4 – *L. phoenicuroides*; 5 – *speculigerus*.

Здесь остановимся на одном вопросе – о таксономических взаимоотношениях между туркестанскими жуланами (тёмной фазы) и сибирским. Прежде чем перейти к этому, необходимо оговорить один спорный момент. Если рассматривать форму *speculigerus*, обитающую в Монголии и Забайкалье, в качестве подвида буланого сорокопутьа *L. isabellinus*, как это делает, например, В.И.Крошкин (1965), то поставленный вопрос имеет преимущественно таксономический интерес. Если же включать форму *speculigerus* в группу туркестанских жуланов (Портенко 1960), то проблема приобретает существенный интерес и для исследователей непосредственного хода микроэволюции. Дело в том, что ареал формы *speculigerus* в Монголии и Забайкалье перекры-

ваются с ареалом сибирского жулана, и при этом не наблюдается гибридизации между ними. Таким образом, возникает вопрос о механизмах, поддерживающих репродуктивную изоляцию между этими, несомненно, близкородственными формами.



Внешние различия между сибирским и туркестанским жуланами затрагивают не только окраску, но и некоторые пластические признаки. Однако анализ явных различий не позволяет последователям морфологической концепции сделать окончательный вывод о таксономических отношениях этих сорокопутов.

Для решения поставленного вопроса мы решили использовать данные по демонстративному поведению сибирского и краснохвостого жуланов. Особенности брачного поведения, как известно, широко используются в новой систематике при выяснении родственных связей между очень близкими формами. Кроме того, в качестве вспомогательного материала привлечены размеры яиц сравниваемых форм.

Некоторые различия в демонстративном и гнездостроительном поведении сибирского и туркестанского жуланов

Особенности поведения и гнездостроения	Сибирский жулан <i>L. cristatus confusus</i>	Туркестанский жулан <i>L. phoenicuroides</i>
Брачный полёт самца	Птица летит по прямой, всё время резко переваливаясь с боку на бок	Птица летит по прямой или по кругу, не переваливаясь с боку на бок. Характерны моменты парения и неожиданные мягкие повороты на полностью расправленных крыльях с кратковременным изменением плоскости скольжения.
Брачный крик самца, издаваемый во время брачного полёта	Прерывистое скрежетание, звучащее как « <i>кри́- ки-кри́ки-кри́ки...</i> »	Более мягкие и гнусавые звуки: « <i>цеа...цеа... цауцать-цауцать-цауцать...</i> », иногда – « <i>цере-цере</i> » (редко)
Поза импониования самца	Вертикальная, хвост всегда сложен. Горизонтальное положение тела – только в момент ритуального выбора места для гнезда	Быстрые изменения горизонтального положения тела на вертикальное (особым «скользящим» движением), иногда – несколько раз кряду. Хвост, как правило, развёрнут лопатой
Поведение самки во время брачных игр	Не демонстративно, хвост всегда сложен. Не издаёт «птенцового» крика до начала периода насиживания или же делает это крайне редко	В состоянии сексуальной мотивации самка разворачивает хвост, опускает его книзу и вращает им. В период постройки гнезда и начала насиживания выпрашивает корм у самца, летая за ним или подзывая его птенцовым криком
Тревожное поведение родителей при больших птенцах или при выводке	Вращают хвостом, который слабо развёрнут, обычно – только с одной стороны	Поводят и вращают хвостом, развёрнутым лопатой
Характер гнездовой постройки	Гнездо, как правило, сравнительно мягкое, с неаккуратным, рыхлым наружным слоем	Гнездо, как правило, очень плотное, тщательно отделанное, наружный слой аккуратный и компактный

Демонстративное поведение сибирского жулана *L. cristatus confusus* Stegmann 1929 было исследовано нами в Южном Приморье в летние месяцы 1961 и 1962 годов. Там же получены данные по размерам яиц этого сорокопуга. Материалы в полном виде находятся сейчас в печати (Панов 1973; см. также: Панов, 1964). Сведения по биологии размножения туркестанского жулана собраны летом 1966 года в предгорьях Копет-Дага (долина реки Секизьяб). Те различия в демонстративном поведении и отчасти в особенностях гнездостроения, которые непосредственно бросаются в глаза при полевых наблюдениях, сведены нами в таблицу.

Можно полагать, что особенности демонстративного поведения туркестанского жулана связаны с некоторыми чертами его окраски, отсутствующими или не столь ярко выраженными у сибирского жулана. Замедленный полёт на виражах, видимо, служит для демонстрации перед самкой белых зеркалец на крыле. Интенсивная каштаново-красная окраска хвоста, за которую туркестанский жулан получил своё латинское название, постоянно демонстрируется самцом и самкой в брачных играх благодаря тому, что птицы разворачивают рулевые перья лопатой.

Помимо явных различий в демонстративном поведении нами выявлены заметные различия в размерах яиц (рис. 2).

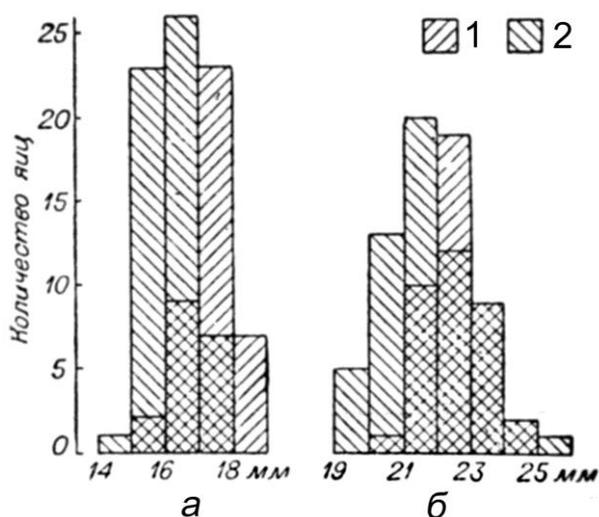


Рис. 2. Ширина (а) и длина (б) яиц сибирского и туркестанского жуланов.  
1 – сибирский жулан *Lanius cristatus confusus* (42 яйца);  
2 – туркестанский жулан *Lanius phoenicuroides* (57 яиц).

Конечно, можно допустить, что различия в размерах и форме яиц (у сибирского жулана они несколько менее вытянуты по продольной оси) есть просто следствие географической изменчивости в пределах одного вида. Для того чтобы решить, так ли это, необходимы достаточно полные данные по изменчивости размеров яиц сибирского и туркестанского жуланов в разных точках их обширных ареалов.



Итак, не только заметные различия по внешней морфологии сравниваемых форм, но и несходство в демонстративном поведении и некоторых особенностях биологии размножения дают достаточное основание разделить сибирского и туркестанского жуланов и рассматривать последнего в качестве самостоятельного вида *Lanius phoenicuroides* (Schalow, 1875). Явные различия в брачном поведении могут играть существенную роль в качестве изолирующего механизма. В том случае, если удастся показать, что форма *speculigerus* действительно ближе к туркестанскому жулану, нежели к буланому *L. isabellinus*, то высказанное заключение не будет вызывать никаких сомнений\*.

#### Л и т е р а т у р а

- Дементьев Г.П. 1954. Семейство сорокопутовые Laniidae // *Птицы Советского Союза*. М., 6: 5-57.
- Крошкин В.И. 1965. Новые представления о систематике сорокопутов-жуланов // *Зоол. журн.* 44, 7: 1041-1047.
- Панов Е.Н. 1964. К биологии и взаимоотношениям трёх видов сорокопутов – японского *Lanius bicephalus* T., краснохвостого *L. cristatus confuses* S. и тигрового *L. tigrinus* D. на крайнем юге Приморья // *Проблемы орнитологии*. Львов: 192-198.
- Панов Е.Н. 1973. *Птицы Южного Приморья (фауна, биология и поведение)*. Новосибирск: 1-376.
- Портенко Л.А. 1960. *Птицы СССР (Воробьиные)*. Ч. 4. М.; Л.: 1-415 (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 69).
- Шнитников В.Н. 1949. *Птицы Семиречья*. М.; Л.: 1-665.
- Vaurie Ch. 1955. Systematic notes on Palearctic Birds. № 17. Laniidae // *Amer. Mus. Novit.* 1752.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2018, Том 27, Экспресс-выпуск 1656: 4074-4077

## О распространении и биологии длиннопалого песочника *Calidris subminuta*

В.В.Леонович

Второе издание. Первая публикация в 1973†

Длиннопалый песочник *Calidris subminuta* – единственный представитель рода, ареал которого в современную эпоху практически вписывается в вону тайги, хотя гнездится этот кулик исключительно на

\* После сдачи статьи в печать мы получили некоторые данные по биологии и поведению формы *speculigerus* из Центрального Алтая (Чуйская степь). Эти материалы свидетельствуют о том, что форма *speculigerus* чрезвычайно близка к типичному *Lanius phoenicuroides*.

† Леонович В.В. 1973. О распространении и биологии длиннопалого песочника // *Фауна и экология куликов*. М., 1: 78-81.

тундроподобных или болотистых участках, лишённых древесной растительности.

Е.В.Козловой (1962) отмечено 5 достоверных пунктов гнездования этого вида: острова Беринга, Парамушир, Шумшу, окрестности Магадана и район Сургута на Оби. Вероятными местами гнездования этот автор считает также Кондо-Сосвинский заповедник и бассейн реки Боруха (система реки Яны). К упомянутым местам гнездования можно добавить Прибайкалье, где О.Бернханер нашёл в 1902 году гнездо (Bent 1927) и озеро Боргой в Бурятии (Боровицкая, Измайлов 1968). Лётные птенцы из выводков добыты в альпийской зоне по реке Малтан (Васьковский 1949). В поясе горных тундр Алдано-Учурского хребта и хребта Черского в июне-июле наблюдались и были добыты самцы с наседными пятнами (Воробьёв 1963). А.А.Кищинский (1968) нашёл длиннопалого песочника довольно обычным в прибрежной полосе у залива Бабушкина по Охотскому морю. Гнёзда и яйца длиннопалого песочника были найдены: на острове Беринга – 3 насиженных яйца 20 июня (Иогансен 1934), на острове Парамушир – 2 кладки 4 яйца 15 и 16 июня 1928 (Yamasina 1929), на острове Шумшу 18 июня 1951 (Подковыркин 1955), у Магадана 2 свежих яйца 11 июня 1944 (Васьковский 1944) и у озера Боргой кладка из 4 яиц была взята 25 июня 1966 (Боровицкая, Измайлов 1968). А.П.Кузякин любезно предоставил мне сведения о кладке из своей коллекции. 4 яйца накануне вылупления птенцов были взяты им 7 июля 1960 под Магаданом. Наконец, кладка из Прибайкалья (ранее коллекция Дж.Тэйера) была найдена Бернханером 18 июня 1902 (Bent 1927).

Нами материалы были собраны под Магаданом в июне 1972 года. Были обследованы подходящие участки на протяжении 140 км от села Гадля (к северу от Магадана) до реки Яны на юге. Интересно, что там, где А.П.Кузякиным в 1960 году было найдено гнездо, продолжают держаться 2 пары, хотя это место за 12 истекших лет сильно изменилось под влиянием человека. Замечательно, что и на участке, где А.П.Васьковским в 1944 году было обнаружено гнездо, мной неоднократно наблюдалась птица, хотя здесь уже с трёх сторон возникли постройки, и сам участок практически находится в черте города.

Единственное место в пределах обследованной территории, где *S. subminuta* оказался относительно обычной гнездящейся птицей, было найдено к югу от реки Армани на узкой полосе лайды, тянущейся между косой по морскому берегу и рекой Ойра. Здесь на протяжении 5 км я наблюдал около 10 пар и нашёл 5 гнёзд. Отдельные птицы попадались мне и близ устьев рек Ольховой и Широкой, также к югу от Армани.

8-11 июня песочники кормились по травянистым берегам мелководных луж, где позднее пасли скот. В вечерние часы наблюдался ток,

но он был уже довольно вялым и подходил к концу, а к 14 июня прекратился совсем. Самцы летали на высоте около 100 м над определёнными участками лайды, довольно долго не опускаясь на землю. Подобно ряду других песочников, птица то быстро трепыхала крыльями, то планировала, издавая негромкое и неторопливое «тррюи – тррюи – тррюи».

Все 5 найденных мною гнёзд помещались на относительно влажных участках по соседству с лужами. Мох, низкая осочка и карликовая стелящаяся ивка – основные растительные компоненты биотопов, избираемых куличками для устройства гнёзд. Сами гнездовые ямки располагались либо в маленьком кустике осоки, либо рядом с ним, но так, чтобы яйца оказывались слегка замаскированными прошлогодними стеблями. Выстилка гнёзд состояла из небольшого количества сухих ивовых листочков и другой растительной ветоши. Примечательно, что ещё несколько лет тому назад в этих местах произрастало листовенничное редколесье, от которого кое-где сохранились обгорелые пни. В таких же вторичных биотопах были найдены гнезда А.П.Васьковским и А.П.Кузьякиным. Сплошных осоково-пушицевых кочкарников длиннопалые песочники определённо избегают.

Первое найденное гнездо 9 июня 1972 содержало 2 яйца, 11 июня в нём оказалось 3 яйца, а 13 июня (12 июня гнёзда не осматривались) кладка из 4 яиц была взята. Во втором гнезде 10 июня находилось 2 яйца, 11 июня самка отложила 3-е яйцо, а 13 июня в гнезде были 4 яйца. Третье гнездо (11 июня, с 3 яйцами) при осмотре 13 июня имело законченную кладку из 4 яиц. Наконец, 2 гнезда, найденные 14 июня, также содержали по 4 совершенно свежих яйца. По имеющимся наблюдениям, самки неслись в ранние утренние часы.

Таким образом, гнездование длиннопалых песочников на описываемом участке происходило практически синхронно. По имеющимся материалам, сроки размножения в пределах всего ареала вида падают на одни и те же даты: середину – вторую половину июня.

Насиживающие кулички вспархивают на расстоянии от 1 до 10 м и, распушившись, с пригнутый вниз хвостом и с характерным писком отводят от гнезда. Затем, уже с задранными хвостиками, птицы беспокойно перебегают, следя за действиями человека. У гнёзд с незаконченной кладкой держались оба родителя. У законченных кладок наблюдалось по одной птице. А.И.Васьковским (1946) с гнезда был добыт самец. По данным К.В.Козловой (1962), у самок также имеются наседные пятна. Г.К.Боровицкой и И.В.Измайловым (1968) на гнезде найдена самка.

Гнёзда, вес и размеры яиц:

№ 1, 13 июня 1972: диаметр лотка 8 см, глубина лотка 4 см. Вес: яиц 7.74, 7.95, 7.97 и 8.44 г., размеры: 30.5×22.2, 31.5×22.6, 32×22.5 и

32.3×22.8 мм.

№ 2, 13 июня 1972: диаметр лотка 7.5 см, глубина лотка 4.2 см. Вес яиц: 7.70, 7.84, 7.88 и 7.89 г. Размеры: 31.7×22.0; 32.0×22.2, 32.4×22.0 и 32.6×22.0 мм.

№ 3, 13 июня 1972: диаметр лотка 9 см, глубина лотка 4.5 см. Вес яиц: 7.55, 7.82, 7.84 и 8.07 г. Размеры: 32.0×22.0, 32.0×22.2, 32.1×22.2 и 32.9×21.9 мм.

№ 4, 14 июня 1972: диаметр лотка 8.5 см, глубина лотка 4 см. Вес яиц: 6.85, 7.05, 7.09 и 7.10 г. Размеры: 30.0×22.8, 30.1×22.7, 31.8×22.7 и 32.2×22.5 мм.

№ 5, 14 июня 1972: диаметр лотка 8.2 см, глубина лотка 4.7 см. Вес яиц: 6.80, 6.83, 6.95 и 7.03 г. Размеры: 30.6×21.1, 30.6×21.3; 31.0×21.2 и 31.1×21.5 мм.

По всем данным (Vent 1927; Боровицкая, Измайлов 1968), средний вес яиц ( $n = 20$ ) – 7.42 г (пределы 6.80-8.44 г), средние размеры яиц ( $n = 28$ ) – 30.8×21.8 мм (пределы 28.0-32.0×19.7-22.8 мм).

В распространении длиннопалого песочника поражает то, что отдельные участки, где гнездится этот куличок, расположены в десятках и сотнях километров друг от друга. Везде песочники, судя по описаниям наблюдавших их исследователей, гнездятся на открытых тундровых или болотистых участках и никакого отношения к господствующим здесь лесным ландшафтам не имеют. Существенно, что под Магаданом длиннопалые песочники найдены на участках, возникших под влиянием деятельности человека. Создается впечатление, что современные геоморфологические условия, равно как и фитоценозы, являются неблагоприятными для вида. Спорадичность мест гнездования и сам характер гнездовых биотопов на громадной территории бореальной зоны Сибири, по нашему мнению, свидетельствует как о реликтовом характере распространения вида, так и о преобладании здесь в относительно недавнем прошлом открытых и достаточно влажных тундроподобных ландшафтов. Именно наступление тайги определило столь своеобразный характер распространения длиннопалых песочников в современную эпоху, вытеснив их местами в горные тундры и принуждая порой использовать ниши, образуемые деятельностью человека. Вероятно, процветание вида должно было совпадать с господством на территориях Сибири открытых ландшафтов и условий, достаточно отличных по сравнению с настоящими.

