

Вид или не вид?

Спорные таксономические трактовки птиц Северной Евразии

Я.А. Редькин¹, В.Ю. Архипов^{2,3}, С.В. Волков⁴,

А.А. Мосалов⁵, Е.А. Коблик¹

¹*Москва, Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ*

²*Московская обл., Пушкино, Институт биофизики РАН*

³*Новгородская обл., Холм, заповедник «Рдейский».*

⁴*Москва, Институт проблем экологии и эволюции РАН*

⁵*Москва, Институт биологии и химии МПГУ*

e-mail: yardo@mail.ru, koblik@zmmu.msu.ru

Систематика животных претерпевает в настоящее время существенные концептуальные изменения вследствие широкого применения филогенетического подхода, базирующегося, в первую очередь, на молекулярно-генетических методах анализа родства. С расширением наших знаний о межвидовой гибридизации в природе критерий репродуктивной изоляции уже не является решающим при присвоении тем или иным формам видового статуса. Биологическая концепция вида может оказаться неприменимой в следующих случаях:

- когда доказана устойчивая гибридизация между эволюционно удалёнными видами в зонах их контакта, оказывающая существенное влияние на фенотипический облик одной или обеих родительских форм;
- когда выражены широкие проявления «внутривидового» полиморфизма, имеющего вероятно гибридогенное происхождение;
- когда близкородственные формы разобщены географически, что не позволяет оценить степень их обособленности друг от друга путем анализа репродуктивных взаимоотношений, и придать формам определённый таксономический ранг.

В связи с этим современные задачи зоологической систематики в целом, и систематики птиц в частности, состоят в создании системы, основанной на комплексном применении критериев всего разнообразия концепций трактовки понятия «вид». При придании таксономического ранга «проблемным» формам по-прежнему необходимо действовать с учетом: (а) уровня морфологической обособленности объектов; (б) прослеженных филогенетических взаимоотношений; (в) сведений о пространственной, экологической и этологической специфике тех или иных форм, (г) данных об их репродуктивных взаимоотношениях (del Hoyo, Collar, 2014).

Молекулярно-генетические методы во многих случаях обращают внимание исследователя на существование морфологически близких

т.н. «криптических» форм и служат, по сути, единственным средством для адекватной оценки родственных связей в крупных политипических комплексах (например, в составе родов *Larus*, *Motacilla*, *Lanius*, *Remiz* и др.). С другой стороны по данным молекулярно-генетического анализа некоторые хорошо обособленные морфологически и экологически формы, традиционно считающиеся видами, «встраиваются внутрь» группировок другого вида, что создает трудности с их таксономическими трактовками. Ряд аллопатрических форм и популяций внутри некоторых традиционно понимаемых видов, напротив, по генетическим признакам оказываются обособленными практически на видовом уровне, что является следствием их более длительной географической изоляции.

Нельзя игнорировать и субъективные факторы, отражающиеся на принятии таксономических решений, включая разницу во взглядах, подходах и традициях научных школ и отдельных исследователей, сформировавшихся в Северной Евразии и «на западе».

Исходя из сказанного, мы выделяем ряд категорий неоднозначно трактуемых таксонов близкого к видовому ранга в фауне птиц Северной Евразии и приводим несколько примеров в качестве иллюстраций. Научная номенклатура дана по: Коблик, Архипов, 2014, с небольшими изменениями; в квадратных скобках приведена точка зрения на таксон в широком понимании.

Виды, традиционно объединявшиеся с другими, но не близкородственные им (имеющие существенные генетические различия). Ошибочность прежних трактовок обусловлена либо внешним (иногда очень поверхностным) сходством (например, *Acrocephalus [arundinaceus] orientalis*, *Sitta [europaea] arctica*, *Parus [lugubris] hyrcanus*), либо наличием гибридогенного полиморфизма, исказившего исходную картину морфологических отличий (*Motacilla [flava] tshutschensis*, *Lanius [excubitor] borealis*).

Уточнение статуса восточной камышевки *Acrocephalus orientalis* представляет собой типичный пример выявления «криптического вида». Она долгое время считалась подвидом дроздовидной камышевки *A. arundinaceus* (Vaurie, 1959; Степанян, 2003), будучи сходной с последней морфологически (различия лишь в длине и формуле крыла, деталях окраски) и замещающая её в Восточной Азии без соприкосновения гнездового ареала. Согласно молекулярно-генетическим данным форма *orientalis* оказалась значительно ближе к туркестанской камышевке *A. stentoreus brunescens*, резко отличающейся от неё и от *A. arundinaceus* морфологическими особенностями (Leisler et al.,

1997; Helbig, Seibold, 1999). Исследование экологии и рекламной вокализации представителей группировки крупных (дроздовидных) камышевок подтвердило эту точку зрения (Опаев, 2010). По совокупности изученных признаков именно *A. orientalis* – наиболее архаичный представитель комплекса, имеющий черты гипотетической предковой формы всех дроздовидных камышевок (Опаев, 2010). В случае сохранения за формой *orientalis* статуса подвида *A. arundinaceus*, в состав этого же политипического вида мы должны включить *A. stentoreus* (туркестанский подвид которой образует с *A. arundinaceus* зону симпатрии, Степанян, 1983), а также *A. australis* и *A. vaughani* (Австралия, Океания), оказавшихся филогенетически ближе к *orientalis*, чем к *arundinaceus* (Leisler et al., 1997).

Якутский поползень *Sitta arctica*, описанный С.А. Бутурлиным (1907), напротив, обладает лишь поверхностным сходством с широко распространенным обыкновенным поползнем *S. europaea*. В силу обитания в труднодоступных районах северо-восточной Азии, и слабой представленности в орнитологических коллекциях эта форма долгое время оставалась малоизвестной большинству исследователей, вследствие чего её рассматривали в качестве подвида *S. europaea* прежде всего из географических соображений. Вместе с тем, С.А. Бутурлин, опираясь на значительные морфологические отличия этой птицы от азиатских подвидов обыкновенного поползня, рассматривал её не только в качестве отдельного вида, но и выделил в самостоятельный род *Arctositta* (Бутурлин, 1916). Не сомневался в видовой самостоятельности *arctica* и автор ревизии евразийских форм рода *Sitta* А. Дунаевский (Dunajewski, 1934).

На своеобразии вокализации *S. arctica* указывали Л.А. Портенко (1939) и В.В. Леонович с соавторами (Леонович и др., 1996). Анализ митохондриальной ДНК (в основном ген ND2, 1041 н.п.) показал, что *S. arctica* далеко отстоит от всех группировок форм *Sitta europaea sensu lato* (Zink et al., 2006). Изучение коллекционного материала, накопленного к началу XXI в., показало, что гнездовой ареал формы *arctica* соприкасается и частично перекрывается с ареалами 3-х подвидов обыкновенного поползня: в бассейне правых притоков Енисея – с *S. eu. asiatica*, в южных частях Якутии – с *S. eu. baicalensis*, и в области Корякского нагорья – с *S. eu. albifrons* (Redkin, Konovalova, 2006). При этом, сведений о существовании гибридов между ними почти нет, а иногда специально подчеркивается их отсутствие (Кищинский, Лобков, 1979).

Существенные морфологические отличия *S. arctica* от всех подвидов *S. europaea* прослеживаются в деталях окраски оперения и пластических признаках (Redkin, Konovalova, 2006). Для якутского популяционного варианта характерны иная топография распределения тёмных полей на голове, рулевых перьях и исподе крыла, другой характер распространения каштанового оттенка на нижней стороне тела и подхвостье, сходный у птиц обоих полов (и хорошо отличимый у самцов и самок *S. europaea*), иное строение ног, вершины крыла и клюва. Таким образом, *S. arctica* по всем критериям соответствует понятию хорошо обособленного самостоятельного вида, чему, лишь по недоразумению, не уделялось должного внимания.

Оценка отдельных форм и их группировок, входящих в состав широко распространенных сложных политипических комплексов, составляет наибольшие трудности, поскольку их уровень морфологических и экологических различий, как правило, оказывается неодинаков. Как было показано на примере группировки дроздовидных камышевок, такие задачи требуют максимально комплексного подхода к принятию таксономических решений, а применение только экологических и морфологических методов оказывается недостаточным. Это утверждение относится к случаям, в которых морфологический облик и экологические связи исходных эволюционно удалённых форм оказываются трансформированными вследствие длительной гибридизации между ними. Адекватная оценка таких ситуаций с позиций биологической концепции вида (отрицание возможности широкого обмена генами между формами видовой ранга) оказывается невозможной. Более верную таксономическую оценку удаётся дать только с использованием филогенетических построений, в чем важнейшую роль играет ДНК-анализ. Приведём два случая.

Индивидуальную и географическую изменчивость, представителей одного из «проблемных» комплексов – желтых трясогузок *Motacilla flava sensu lato*, Э. Майр (Mayr, 1956) охарактеризовал как загадочную, признав данный случай наиболее «головоломным» во всей палеарктической авифауне. Разногласия исследователей заключались главным образом в количестве признаваемых таксонов, их распространении и характере взаимоотношений в районах пространственных контактов. Согласно крайней точке зрения все представители этой группировки рассматриваются как географические расы единого политипического вида (Vaurie, 1959; Cramp S., 1988; Dickinson, 2003 и др.). Однако, накопившиеся сведения об особенностях образа жизни, пространственных и репродуктивных взаимоотношениях отдельных

форм позволили обосновать видовую самостоятельность некоторых из них, для других же, напротив, подтвердить их конспецифичность и филогенетическую близость (обзор: Редькин, 2001а,г). При этом видовой статус был в первую очередь предложен для форм, надёжно маркированных резкими отличиями окраски головы самцов: желтолобой (*M. lutea*), черноголовой (*M. feldegg*) и зеленоголовой (*M. taivana*) трясогузок. Прочие же, более сходно окрашенные формы, оставались в составе единого политипического вида *M. flava*, хотя, например, в работах В.В. Гричика (1991, 1992, 1994) для некоторых из них, констатировались существенные отличия в проявлении полового диморфизма и особенностях окраски ювенильного наряда.

В результате новейших исследований как внешней морфологии (Редькин, 2001а-г), так и участков генома (Voelker, 2002; Odeen, Bjorklund, 2003; Pavlova et al., 2003) в составе группы желтых трясогузок было установлено существование двух филогенетически удаленных комплексов: западного, включающего формы *flava*, *iberiae*, *cinereocapilla*, *thunbergi*, *pygmaea*, *beema*, *leucocephala*, *zaisanensis*, *flavissima*, *lutea*, *feldegg* и *melanogrisea*, и восточного, в состав которого вошли формы *tschutschensis*, *simillima*, *plexa*, *taivana* и *macronyx* (рис.1). Восточный комплекс, в свою очередь, распался на 2 группы: северо-восточную – объединившую первые три формы в составе вида берингийская желтая трясогузка (*M. tschutschensis*), и юго-восточную – включающую формы, трактуемые как самостоятельные виды зеленоголовая (*M. taivana*) и китайская желтая (*M. macronyx*) трясогузки на основе данных о репродуктивных взаимоотношениях (Редькин, 2001а,б; Pavlova et al., 2003). Наиболее заметные морфологические отличия трёх очерченных группировок выражены в различном проявлении полового диморфизма, хорошо выраженного у представителей западного комплекса форм и практически отсутствующего у «восточных» желтых трясогузок (Гричик, 1991, 1992; Редькин, 2001а,г), в топографии окраски оперения ювенильного наряда (Редькин, 2001б), а также расцветке первого зимнего наряда. Кроме того, три группы заметно различаются строением когтя заднего пальца и внешних опахал первостепенных маховых (Редькин, 2001а,г).

«Камнем преткновения» для понимания взаимоотношений желтых трясогузок западного (*M. flava sensu lato*) и восточного (*M. tschutschensis sensu lato*) комплексов стало наличие в их составе «сероголовых форм» с практически неразличимыми взрослыми самцами. Особую проблему составляло существование расы *M. f. thunbergi*, распространенной во многих районах Северной и Восточной Европы

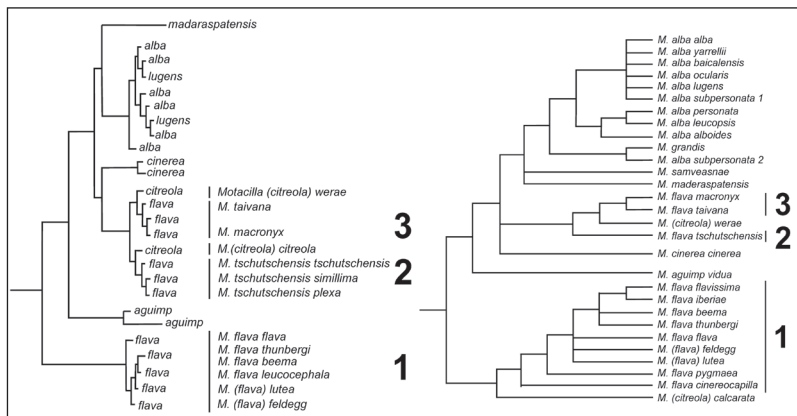


Рис. 1. Фрагменты филогенетических деревьев трясогузок рода *Motacilla*, построенных на основе анализа митохондриальной ДНК, по Voelker, 2002 (слева); Odeen, Bjorklund, 2003 (справа): 1 – западный комплекс форм *M. fluva* complex; 2 – северо-восточная группа желтых трясогузок; 3 – юго-восточная группа форм желтых трясогузок.
Fig. 1. Fragments of phylogenetic trees of *Motacilla* based on mitochondrial DNA sequences from: Voelker, 2002 (on the left side); Odeen, Bjorklund, 2003 (on the right side): 1 – western group of *M. fluva* complex; 2 – north-east group of *M. fluva* complex; 3 – south-east group of *M. fluva* complex.

симпатрично с номинативным подвидом *M. fluva fluva* (обзор: Редькин, 2001а,г; Сотников, 2006). Пространственные и репродуктивные взаимоотношения этих форм многократно обсуждались в литературе, причем, наряду с фенотипически чистыми особями *thunbergi* и *fluva*, авторы отмечали все варианты переходов между ними и численное доминирование в отдельных областях «промежуточных» птиц. Как показали целенаправленные исследования (там же) особенности окраски и пластические признаки самцов «*thunbergi*» оказываются неотличимыми от таковых северо-сибирской формы *M. tschutschensis plexa*, принадлежащей восточному комплексу форм (так называемый «чистый фенотип» *thunbergi*), или сближаются с таковыми *fluva*, образуя посредством гибридов плавный переход к чистому фенотипу последней. По результатам анализа митохондриальной ДНК, все изученные особи из Европейской России, отнесенные к «*thunbergi*», оказались в составе западного комплекса форм, тогда как все птицы аналогичной окраски из сибирских популяций, определяемые как «*plexa*», относятся к северо-восточной группировке (Pavlova et al., 2003). В Европе такие самцы образуют пары с самками, обладающими окраской, свойственной западному комплексу форм (Sammalisto, 1968; Гричик,

1991). Существенных особенностей (кроме частичной редукции светлой брови), позволяющих отделить самок, относящихся именно к форме *thunbergi*, вычлениить не удастся. Анализ ювенильного наряда популяций европейского северо-востока, где среди взрослых самцов преобладают особи «*thunbergi*», показал, что в этих районах встречаются экземпляры с ювенильной окраской, свойственной формам как западного, так и восточного комплекса, а также промежуточные особи (Редькин, 2001б). Следует отметить, что в Западной Сибири также имеется довольно обширная зона симпатрии *M. flava beema* (белоухой желтой трясогузки) и *M. tschutschensis plexa* в пределах которой эти формы населяют разные стадии, ведут себя как хорошо обособленные виды (Бойко, 1998а,б; van Oosten, Emtsev, 2013), а гибридизация между ними здесь носит лишь случайный характер (Редькин, 2001г).

Перечисленные факты удается непротиворечиво объяснить, только признав птиц фенотипа *thunbergi* результатом гибридизации двух видов – *Motacilla flava* (подвид *M. f. flava*) и *M. tschutschensis* (подвид *M. tsch. plexa*) – сопровождающейся односторонним замещением митохондриального генома. Важно подчеркнуть, что современные гнездовые популяции Восточной и Северной Европы характеризуются стабильно полиморфным фенотипическим составом самцов (*flava* x *plexa*), при более мономорфном составе взрослых самок, представленном исключительно особями, с признаками западного комплекса. Данное обстоятельство указывает на то, что в «чистом виде» форма *plexa* отсутствует на указанных территориях и, следовательно, эти районы не могут рассматриваться в качестве современной гибридной зоны. По нашему мнению, этот случай следует рассматривать в качестве примера гибридогенного полиморфизма популяций формы *M. f. flava*, являющегося следствием широкой гибридизации, происходившей в указанных районах в прошлом.

Надвидовой комплекс крупных сорокопутов рода *Lanius* представляет собой ещё одну чрезвычайно неоднородную в филогенетическом отношении группу форм, таксономический статус которых часто трактуется неоднозначно. Большинство из них традиционно объединяли в вид *L. excubitor* («серый сорокопут») включающий до 20 подвидов, распространенных в Евразии, северной части Африки и Северной Америке. Дискуссионно таксономическое положение серых сорокопутов Северной и Восточной Европы. Многие исследователи обращали внимание на чрезвычайную изменчивость окраски птиц, встречающихся в этих регионах (обзор: Тайкова, Редькин, 2014; Tajkova, Red'kin, 2014), объясняя явление следствием близкого сосед-

ства нескольких хорошо выраженных географических рас, дальними залётами, наличием сезонных миграций за пределами гнездового ареала, или же проявлением полиморфизма окраски местных популяций.

Современные результаты филогеографического анализа, основанные на изучении последовательностей митохондриальных генов, показали, что формы, ранее объединявшиеся в составе «серого сорокопута», принадлежат к двум филогенетически удалённым комплексам, один из которых включает и другие хорошо обособленные виды крупных сорокопутов (Klassert et al., 2008; Olsson et al., 2010; Poelstra, 2010). Первый комплекс объединил европейские популяции *L. excubitor excubitor* и лесостепную расу серого сорокопута *leucopterus*, пустынные формы *lahtora*, *pallidirostris*, *aucheri*, *buryi*, мадагаскарского серого сорокопута *L. uncinatus*, а также африканских *leucopygos*, *elegans*, *algeriensis* и форму *koenigi* с Канарских островов. В состав второго комплекса вошли все прочие азиатские и североамериканские подвиды серого сорокопута, иберийская тёмноокрашенная форма *L. meridionalis*, клинохвостый сорокопут *L. sphenocercus*, американский сорокопут *L. ludovicianus* и сомалийский сорокопут *L. somalicus*. На основе кластеризации внутри очерченных комплексов, была обоснована необходимость рассмотрения нескольких группировок, ранее объединявшихся в *L. excubitor sensu lato* в качестве самостоятельных видов (рис. 2).

Представители «серых сорокопутов», обитающие на территории Северной Евразии должны быть отнесены к трём политипическим видам: собственно серый сорокопут *L. excubitor sensu stricto*, населяющий большую часть Европы, Зауралья, лесостепную и север степной зоны Западной Сибири; пустынный сорокопут *L. lahtora*, представленный на нашей территории расой *L.l.pallidirostris*; а также северный сорокопут *L. borealis*, включающий палеарктические и неарктические расы.

Пустынный сорокопут – *L. lahtora*, распространен в аридной зоне от Ближнего Востока до восточных районов Индии, западных предгорий Алтая, Центральной Монголии и пустыни Алашань в Китае. К северу его ареал доходит до Калмыкии, Волжско-Уральского междуречья, верховий Эмбы и Центрального Казахстана. В ряде современных работ форма *pallidirostris* отнесена к так называемому «ожному серому сорокопуту» *L. meridionalis* (Коблик и др., 2006; Панов, 2008; Сотников и др., 2014 и др.), что оказалось неверным (Klassert et al., 2008; Olsson et al., 2010; Poelstra, 2010). Помимо экологических различий пустынный сорокопут резко отличается от *L. excubitor* размера-

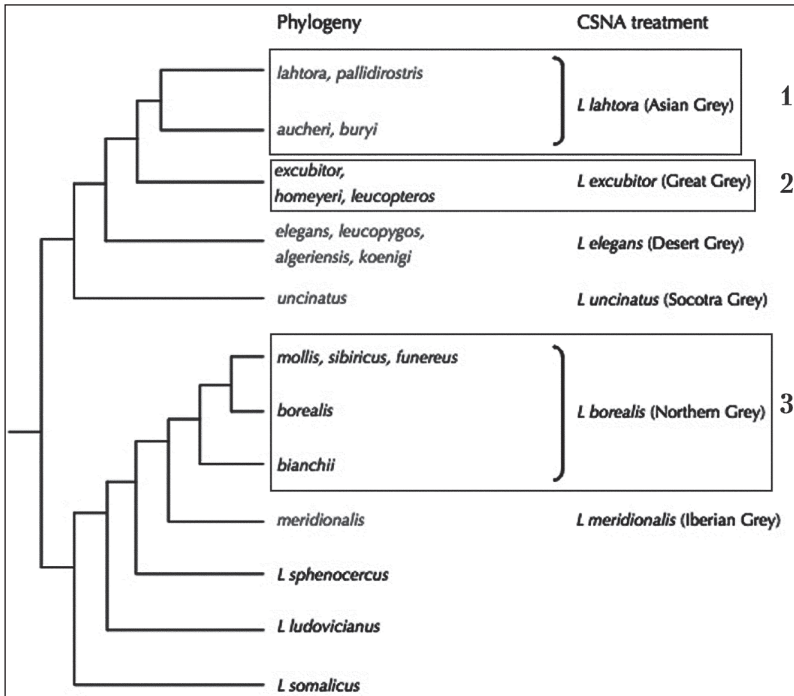


Рис. 2. Формализованная схема филогенетических связей форм группировки серых сорокопутов *Lanius excubitor sensu lato* и близкородственных видов (по Olsson et al., 2010; Poelstra, 2010). В правой части схемы обозначены группировки и формы, заслуживающие видового статуса: 1. *L. lahtora*; 2. *L. excubitor*; 3. *L. borealis*.

Fig. 2. Formalized scheme of phylogenetic relationships of the forms of gray shrikes (*Lanius excubitor sensu lato*) and related species (for Olsson et al., 2010; Poelstra, 2010). In the right part of the scheme the groups and individual forms deserving species status, are marked off. 1. *L. lahtora*; 2. *L. excubitor*; 3. *L. borealis*.

ми и пропорциями частей тела, иным строением крыла, хвоста и ног; топографией пигментации маховых перьев; иным характером окраски ювильного наряда. Гибриды между серым и пустынным сорокопутом неизвестны (Тайкова, Редькин, 2014).

Северный сорокопут – *L. borealis* гнездится в зоне тайги и лесотундры в Северной Америке (*L.b. borealis* и *L.b. invictus*), Сибири к востоку от бассейна Оби (*L.b. sibiricus*), в пределах Алтае-Саянской горной системы (*L.b. mollis*), в Тянь-Шане (*L.b. funereus*), а также на Сахалине (*L.b. bianchii*). Все подвиды морфологически надёжно отличаются от других представителей группировки крупных сорокопутов и имеют общие черты: развитие бурых и охристых оттенков в осеннем

наряде, хорошо заметная поперечная исчерченность нижней стороны тела, наличие только одного белого «зеркальца» в основании перво-степенных маховых, относительно широкое распространение черной окраски на внутренних опахалах крайних рулевых перьев. Сочетание этих и других, менее заметных, признаков позволяет точно определять даже единичные экземпляры этого вида.

Идентификация сорокопутов, встречающихся на севере и востоке Европы, а также в Зауралье, сильно затруднена вследствие индивидуальной изменчивости окраски, свойственной собственно серому сорокопугу (*L. excubitor sensu stricto*). Европейские популяции крупных сорокопутов (исключая резко обособленного *L. meridionalis* из юго-западной Европы) принадлежат к единой филогенетической группе (Klassert et al., 2008; Olsson et al., 2010), однако, обладают чрезвычайно выраженным морфизмом окраски (обзор: Тайкова, Редькин, 2014). Размах фенотипической изменчивости столь значителен, что некоторые исследователи выделяли для Европы до 3-х самостоятельных подвидов, соответствующих двум крайним и промежуточному вариантам окраски. Целенаправленное изучение коллекционных материалов показало, что четкой географической приуроченности распространения птиц светлого и темного типов окраски в европейской части ареала, выделить не удаётся. Северные популяции так же полиморфны, как и южные, выделять в их составе географические расы не представляется возможным, вследствие чего «формы» *melanopterus*, *rapax*, *europaeus*, *homeyeri*, *stepensis* должны рассматриваться как младшие синонимы полиморфного подвида *L. ex. excubitor*, распространенного к востоку до долины Оби (Тайкова, Red'kin, 2014; Тайкова, Редькин, 2014).

Совершенно иная ситуация наблюдается на юге Западной и Средней Сибири, и сопредельных районах Казахстана, где гнездится лесостепной подвид *L.ex.leucopterus* Severtzov, 1875 (= *L. przewalskii* Bogdanov, 1881) – наиболее светлый, с максимальным развитием белых полей на крыле, при этом, совершенно мономорфный. В Сибири эта форма пространственно контактирует с *L.b. sibiricus*, распространенным севернее, однако гибриды между ними объективно редки, что позволяет предполагать существование устойчивой репродуктивной изоляции, аналогичной таковой между формами трясогузок *M. tsch. plexa* и *M. flava beema*.

Возникновение индивидуальной изменчивости европейских популяций серого сорокопуга, как и в случае с фенотипической изменчивостью североευропейских желтых трясогузок, можно объяснить лишь последствиями широкой межвидовой гибридизации *L. excubitor* и

L. borealis, происходившей в прошлом, и сопровождавшейся односторонним замещением митохондриального гаплотипа. Механизм формирования полиморфных европейских популяций желтой трясогузки (*M. flava*) и серого сорокопута (*L. excubitor*) вероятнее всего был следующим. Исторически весь север Европы – зона лесотундры и верховые болота таёжной зоны – были заняты популяциями *M. tschutschensis* и *L. borealis*, морфологически соответствующими подвидам *M. tsch. plexa* и *L.b. sibiricus*, а лесостепная зона и, по-видимому, открытые пространства речных долин и торфяных болот на юге и в средней части Восточной Европы, населены *M. flava flava* и формой *L. excubitor*, морфологически близкой современному *L. ex. leucopterus*. Лесные массивы долгое время служили более или менее надёжным барьером, препятствующим контакту «северных» и «южных» видов. Однако, по мере хозяйственного освоения лесной зоны Европы человеком (развития земледелия и вырубки лесов), на месте ранее непрерывной лесной зоны появился мозаичный ландшафт, позволивший южным желтым трясогузкам и серым сорокопутам начать интенсивную экспансию к северу, результатами которой стали встречи с популяциями *M. tschutschensis* и *L. borealis*. Начавшаяся гибридизация между северными и южными формами, в условиях продолжающейся экспансии *M. flava* и *L. excubitor* к северу, с одной стороны привела к исчезновению на территории Европы фенотипически и генетически чистых популяций *M. tsch. plexa* и *L.b. sibiricus*, а также вытеснению исходных митохондриальных геномов этих форм, а с другой стороны – к широкому распространению в Европе (к югу) фенотипов северных форм. В некотором роде аналогичный пример заимствования митохондриального генома одним из двух гибридизирующих видов был подробно разобран для обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*E. leucocephalos*) овсянок (Irwin et al., 2009).

Морфологически чётко обособленные таксоны, имеющие пространственный контакт с близкими формами, и обладающие устойчивыми экологическими и/или генетическими отличиями.

К этой группе относятся давно фигурирующие в русскоязычных сводках (например, в работах Л.С. Степаняна) виды: *Melanitta [fusca] deglandi*, *Gavia [arctica] pacifica*, *Accipiter [badius] brevipes*, *Phuvalis [dominica] fulva*, *Dendrocopos [major] leucopterus*, *Alauda [arvensis] gulgula*, *Anthus [spinoletta] rubescens*, *Iduna [caligata] rama*, *Phylloscopus [collybita/sindianus] lorenzii*, *Lanius [collurio] isabellinus*, *Corvus [corax] ruficollis*, *Pyrrhula [pyrrhula] cineracea*, *Pyrrhula [pyrrhula] griseiventris*. Очевидно к ней же мы должны отнести и фор-

мы, для которых видовой ранг предложен недавно и дискутируется: *Branta [canadensis] hutchinsii*, *Casmerodius [albus] modestus*, *Buteo [buteo] japonicus*, *Circus [aeruginosus] spilonotus*, *Larus [argentatus] cachinnans*, *Hierococcyx [fugax] hyperythrus*, *Riparia [riparia] diluta*, *Motacilla [tschutchensis] macronyx*, *Motacilla [tschutchensis] taivana*, *Motacilla [citreola] werae*, *Motacilla [citreola] calcarata*, *Saxicola [torquatus] rubicola* – *Saxicola [torquatus] maurus* – *Saxicola [torquatus] stejnegeri*, *Oenanthe [hispanica] melanoleuca*, *Lanius [isabellinus] phoenicuroides*, *Carpodacus [rhodochlamys] grandis*. Видовой статус для всей группы представляется наиболее оправданным.

Появляющиеся данные с одной стороны могут прояснять ситуации с взаимоотношениями близких форм в области контакта, а с другой стороны ставят новые вопросы относительно их таксономического статуса. Показательный пример – «восточная» или «южная» белая цапля.

Эта форма была описана из Индии как *Ardea modesta* J.E.Gray, 1831, с середины XX в. её традиционно считают подвидом большой белой цапли, занимающим восточную часть ареала вида – Индийский субконтинент, Восточную и Юго-Восточную Азию, Австралию, Малайский архипелаг, Новую Гвинею и Новую Зеландию. До последних лет *Egretta alba alba* и *E. alba modesta* рассматривались как парапатрические формы, линия разделения гнездовых ареалов которых на Дальнем Востоке России предположительно проходила по 44-ой параллели (Воробьёв, 1954; Степанян, 2003), хотя гнездование последней не было известно в России до 1999 г. (Глущенко и др., 2003). Значительная разница в размерах по сравнению с номинативной формой (их линейные промеры не перекрываются) и отличия от неё в брачном поведении позволили вновь предположить для *modesta* видовой, а не подвидовой ранг (Inskipp et al., 1996). Открытие совместного гнездования обеих форм в одной и той же колонии на оз. Ханка в 1999-2003 гг., обнаруженные при этом отличия в фенологии, особенностях гнездостроения, размерах гнёзд и яиц (Глущенко, Коробов, 2005; Нечаев, Глущенко, 2011) свидетельствуют о видовой самостоятельности южной формы. Согласно результатам ДНК гибридизации (Sheldon, 1987) австралийские популяции *Ardea a. modesta* и американская большая белая цапля (*A. a. egretta*) различаются на видовом уровне. Сначала это различие трактовали в пользу самостоятельности *A. a. modesta* (Kushlan, Hancock, 2005; Martens, Bahr, 2007; Christidis, Boles, 2008), затем стали трактовать в пользу самостоятельности *A. a. egretta*,

хорошо отличающейся от географических рас восточного полушария окраской клюва (Pratt, 2011).

Интересно, что тропические и восточноазиатские “*modesta*” различаются между собой не меньше, чем каждая из них отличается от номинативной формы. Обе имеют пропорционально более короткий, чем у *alba*, и чуть скошенный кверху клюв, как правило, голубую, или голубовато-зелёную (а не зеленовато-желтую) окраску голой кожи на «уздечке» и вокруг глаз. При этом у тропических птиц ноги в брачный период интенсивно красные (цевки плавно чернеют к пальцам), а во внегнездовое время красный тон сменяется тусклым желто-серым. Белых цапель, фенотипически сходных с тропическими *modesta*, изредка встречают в Причерноморье и Прикаспии, а также в Средней Азии (возможно, это залёты из Индии). Восточноазиатские птицы отличаются ещё меньшими размерами (длина тела около 90 см, размах крыльев немногим более метра) и целиком чёрными, как в гнездовой, так и в негнездовой период, цевками (голени лишь немного светлее). Существует обширный разрыв гнездового ареала между азиатскими популяциями, замаскированный круглогодичным присутствием «бродячих» особей. Оседлые южные популяции не встречаются севернее Гималаев и бассейна Янцзы, а перелётные восточные птицы гнездятся на юге Приморья, в Японии, Корее, Северо-Восточном Китае, не доходя к югу до долины Хуанхэ. Предположение, что восток Азии населяет ещё не описанная форма, «восточная белая цапля», отличающаяся как от северной, собственно большой белой цапли (*alba*) так и от «южной белой цапли» (настоящей *modesta*) выглядит достаточно убедительным. Несмотря на то, что восточные цапли не представляют редкости в Японии и Корее, их геном до сих пор не сравнивали с геномом других форм. Учитывая факты репродуктивной изоляции при симпатрическом гнездовании, эта раса может иметь более высокий таксономический ранг, чем аллопатрическая форма из тропиков Азии и Австралии.

В отечественной литературе последних лет обе формы пока обозначают как *Casmerodius [albus] modestus*, считая названия «восточная белая цапля» и «южная белая цапля» синонимами и признавая самостоятельный род *Casmerodius* более адекватно отражающим связи группы «больших и средних белых цапель», чем старая (отнесение к *Egretta*) и более новая (отнесение к *Ardea*) трактовки. (Коблик и др., 2006; Нечаев, Глущенко, 2011). Известно также, что транспалеарктический ареал *Casmerodius [albus] albus* на востоке распадается на изолированные очаги. Приамурье, Приморье (а возможно и Забайкалье)

населяют птицы, цветом голеней и цевок несколько отличающиеся от западных конспецификов, и максимально отличающиеся от симпатричных восточных белых цапель. Эти части ног у них светло-желтые (цевки – с чёрной продольной полосой спереди и сзади), розовеющие, или краснеющие в брачный период. Таким образом, изменчивость «номинативной» большой белой цапли также требует изучения, возможно с описанием ещё одной новой формы. Следует сказать, что в случае с белыми цаплями столь важные диагностические признаки как прижизненная окраска неоперённых частей тела (не говоря уж о её сезонной изменчивости) не сохраняются в музейных коллекциях, фактически остаются доступными лишь промеры. При мономорфном белом оперении именно окраска клюва, «лица», ног (и её сезонная изменчивость) служит важным специфичным маркёром при межвидовых контактах в брачный период. Лишь появление в достаточном количестве качественных цветных фотографий живых птиц из разных регионов и в разные сезоны (конечно в сочетании с изучением коллекционного материала) может в значительной мере прояснить таксономическую структуру не только в комплексе «большой», но и у других видов белых цапель. Например, фотографии указывают, что окраска «лица» широко трактуемого номинативного подвида малой белой цапли в Европейской России и на Дальнем Востоке различна и по-разному изменяется в брачный период.

Не исключено, что «большая белая цапля» *C. albus sensu lato* представляет собой комплекс из 4-5 видов – транспалеарктической *albus*, американской *egrettus*, африканской *melanorhynchos*, австралоазиатской *modestus* и восточноазиатской '*modestus*'. Последняя ведёт себя как самостоятельный вид при контакте с *C. albus sensu stricto*, и требует, как минимум, научного описания. Отметим, что разделение на три самостоятельных вида с примерно сходным уровнем морфологических различий (в первую очередь – прижизненной окраски неоперённых частей тела) было только что предложено для средней белой цапли *C. intermedius sensu lato* (Martinez-Vilalta, Motis, 2014).

Ещё один пример – группировка желтоголовых трясогузок *Motacilla citreola sensu lato*, включающая три близких вида, весьма сходных по внешнему облику взрослых птиц, но имеющих значительное число менее заметных, но важных морфологических и экологических отличий. Это собственно желтоголовая трясогузка *M. [c.] citreola*, малая желтоголовая трясогузка *M. [c.] werae* и черноспинная трясогузка *M. [c.] calcarata*. Для всех трёх характерны резкие отличия в окраске ювенильного и первого осеннего нарядов (Редькин, 2001в,г),

общих размерах и пропорциях отдельных частей тела. *M. calcarata* занимает наиболее обособленное положение, отличаясь строением ног и продвинутой окраской ювенильного наряда (там же). Уникальной особенностью этой формы является отсутствие послебрачной линьки взрослых птиц, свойственной всем прочим желтоголовым и желтым трясогузкам, вследствие чего взрослые черноспинные трясогузки линяют только один раз в году на зимовках. Пространственные и репродуктивные отношения *M. citreola* и *M. werae* в настоящее время изучены достаточно неплохо (Редькин, 2003; Цветков и др., 2003). Зона их совместного обитания установлена на юге Тувы, где оба вида селятся в гнездовых поселениях желтых трясогузок. При этом, смешанные пары и фенотипические гибриды между ними объективно редки. Незначительный уровень гибридизации не оказывает сколько-нибудь заметного влияния на фенотипический и генетический состав контактирующих популяций *M.c. quassatrix* и *M.w. werae* (Pavlova et al., 2003). Практически неизученной остаётся картина репродуктивных отношений *M. werae* и *M. calcarata*, гнездовые ареалы которых перекрываются на юге Казахстана, в Киргизии и северо-западном Китае. В коллекциях экземпляров с явными признаками гибридогенного происхождения практически не встречается, что позволяет предполагать наличие репродуктивной изоляции между этими формами.

Анализ митохондриального генома желтоголовых трясогузок показал значительную филогенетическую удалённость форм всех трёх очерченных группировок (Voelker, 2002; Odeen, Bjorklund, 2003), при этом, оказалось, что нуклеотидные последовательности соответствующих генов каждого из 3-х видов выглядят «парными» к каждой из трёх описанных выше группировок «желтых трясогузок». Так *M. citreola* демонстрирует близость к *M. tschutschensis*, *M. werae* обнаружила наибольшее сходство с *M. taivana* и *M. macronyx*, а *M. calcarata* объединилась с формами западного комплекса *M. flava sensu lato* (рис. 1). Эти результаты, вероятнее всего указывают на то, что в процессе своего становления предки каждой из трёх ветвей желтоголовых трясогузок вступали в гибридизацию с представителями соответствующих линий желтых трясогузок, унаследовали от них митохондриальный геном, впоследствии независимо эволюционировавший у всех трёх видов.

Обширный комплекс черноголовых чеканов, насчитывающий в своём составе до 25 форм, широко распространенных в Евразии и Африке, отличающихся деталями окраски размерами и пропорциями различных частей тела, тоже традиционно рассматривали в качестве одного вида *Saxicola torquatus* (Vaurie, 1959; Степанян, 2003;

Dickinson, 2003 и др.). Вместе с тем давно известно о существовании зоны пространственного контакта двух четко обособленных морфологически форм – *S.t. rubicola* и *S.t. variegatus* в Предкавказье, где были установлены экологические различия между ними и подчеркнута практически полное отсутствие особей с промежуточными признаками (Казаков, Бахтадзе, 1999; Бахтадзе, 2002).

В ходе молекулярно-генетических исследований рода *Saxicola* стало ясно, что *S. torquatus sensu lato* представляет собой комплекс близкородственных видов (Wittmann et al. 1995, Wink et al. 2002a,b). Материковые формы черноголовых чеканов было предложено разделить на три политипических вида – африканского *S. torquata sensu stricto* (до 14 подвидов), западного *S. rubicola* (подвиды *S.r. rubicola* и *S.r. hibernans*) и азиатского *S. maurus* (число подвидов не установлено). Генетические дистанции на основе анализа митохондриальной ДНК между этими видами получались довольно значительными от 2.7–4.9% между *S. rubicola* и *S.m. maurus*, до 4.6–5.7% между *S. rubicola* и *S. torquatus* (Urquhart, 2002). Дальнейшие исследования, охватывавшие всё больше образцов из азиатской части ареала, показывали, что наиболее восточные подвиды генетически находятся даже дальше от *S. maurus*, чем некоторые африканские формы (Illera et al., 2008, Zink et al., 2009), а дальневосточный *S. [t.] stejnegeri*, оказывается сестринским таксоном к группировке всех остальных форм *S. torquatus sensu lato*. Таксономический подкомитет Британского орнитологического общества принял решение трактовать евразийские формы черноголовых чеканов как два самостоятельных вида – *S. rubicola* (с двумя подвидами) и *Saxicola maurus* (включающего формы *maurus*, *variegatus*, *armenicus*, *indicus*, *stejnegeri*, *przewalskii*) (Sangster et al. 2011). Дальневосточному *S. [t.] stejnegeri* не был придан видовой статус из-за остающейся неясности с формой *przewalskii*, не подвергавшейся молекулярному анализу. В случае конспецифичности *stejnegeri* и *przewalskii* вид по правилу приоритета должен именоваться *S. przewalskii*.

Одним из важных аргументов в пользу видовой самостоятельности *S. [t.] stejnegeri* являются заметные отличия песни этого чекана от других видов комплекса *S. torquatus*. В то время как песня *S. maurus* представляет собой типичную «чекановую» скороговорку и довольно похожа на песню *S. rubicola*, песня *stejnegeri* представляет собой мелодичные и нежные свистовые фразы и практически не содержит таких свойственных всем чеканам элементов, как треск и шипение. Эти фразы обычно более коротки, просты и однообразны, чем у других форм, содержат меньшее число элементов. Часто птица повторяет

одну и ту же фразу много раз, вследствие чего, песня *S. stejnegeri* немного похожа на песню чечевицы *Carpodacus erythrinus*. Мы неоднократно фиксировали эти особенности песен восточных чеканов в Южной Якутии и на Южной Чукотке, подобные же песни характерны для популяций Японских о-вов. Спектрограммы песен *maurus* из Братска и *stejnegeri* из Японии, приведены в монографии «Stonechats: Guide to the Genus Saxicola» (Urquhart, 2002), они хорошо отражают описанные выше особенности песни последней формы. Возможно из-за того, что в этой работе не обсуждается видовой статус *stejnegeri*, эти спектрограммы приведены только как иллюстрация разнообразия песен *S. maurus* (к которому авторы относят и *stejnegeri*), видимым различиям в песнях совсем не уделяется внимания. Несомненно, дальнейшие исследования вокализации *stejnegeri*, лишь подчеркнут глубину дифференциации этой формы. Морфологически *S. [t.] stejnegeri* отличается от соседнего *S.m. maurus* более крупным и широким в основании клювом (значения не перекрываются), меньшим развитием белой окраски в основании центральной пары рулевых, заметно более тёмной окраской краевой каймы свежего (осеннего) оперения, а также иной окраской ювенильного наряда. Вопрос о пространственных и репродуктивных отношениях формы *stejnegeri* и *S. maurus* требует специального исследования. Факт их симпатричного распространения пока известен только для Забайкалья, где были собраны материалы для одной из работ по филогенетике данного комплекса (Zink et al., 2009). Полученные результаты исследования митохондриального генома указывают на отсутствие, или крайнюю ограниченность гибридизации этих форм, так что в любом случае речь идёт об их обособленности на видовом уровне. Вне зависимости от вариантов дальнейшего разрешения номенклатурного вопроса мы предлагаем рассматривать восточную форму в качестве самостоятельного вида восточный, или толстоклювый черноголовый чекан.

Морфологически (иногда и экологически) обособленные таксоны, традиционно считающиеся видами в русскоязычной литературе, но широко гибридизирующие с близкими видами в зонах пространственного контакта. К ним относятся виды *Tetrao urogallus* – *urogallides* complex, *Falco peregrines* – *pelegrinoides* complex, *Aquila clanga* – *potarina* complex, *Buteo rufinus* – *hemilasius* complex, *Motacilla flava* – *lutea*, – *feldegg* complex, *Turdus ruficollis* – *atrogularis* complex, *Turdus naumanni* – *eunomus* complex, *Locustella certhiola* – *ochotensis* complex, *Corvus corone* – *cornix* – *orientalis* complex, *Carduelis carduelis* – *caniceps* complex, *Acanthis flammea* – *hornemanni* complex,

Emberiza citrinella – *leucocephalos* complex, *Granativora melanocephala* – *bruniceps* complex. Генетические различия этих форм во многих случаях нивелируются вследствие обмена генами. При строгом следовании биологической концепции вида, придание видового ранга этим формам не вполне корректно.

Среди форм, которым недавно придавали видовой ранг в отечественной литературе, есть такие, чья конспецифичность сейчас считается доказанной. Это *Branta [bernicla] nigricans*, *Haliaeetus [pelagicus] niger*, *Falco [cherrug] altaicus*. Возможно, некоторые из них изменили статус в результате поглотительной гибридизации с близкими формами, после восстановления пространственного контакта с ними. Далеко не столь однозначна ситуация с такими таксонами как *Cygnus [columbianus] bewickii*, *Anas [crecca] carolinensis*, *Larus [argentatus] heuglini*, *Delichon [urbicum] lagopodum*, *Schoeniclus [pallasi] lydiae*, *Ocyris [spodocephalus] personatus*. В современной зарубежной литературе их обычно считают конспецифичными формами в составе видов *sensu lato*, однако есть весомые аргументы в пользу их видовой самостоятельности.

Аллопатрично (иногда парапатрично) распространенные таксоны, имеющие устойчивые морфологические, генетические и/или экологические отличия от близких форм. В эту группу включены традиционно выделяемые в русскоязычной литературе в качестве видов *Melanitta [nigra] americana*, *Phoenicopterus [ruber] roseus*, *Falco [vespertinus] amurensis*, *Merops [superciliosus] persicus*, *Anthus [novaeseelandiae] richardi*, *Phylloscopus [trochiloides] nitidus*, *Parus [montanus] songarus*, *Corvus [monedula] dauuricus*, *Leucosticte [arctoa] tephrocotis*, *Emberiza [cia] godlewskii*, а также формы, для которых видовой ранг предложен сравнительно недавно – *Anser [fabialis] brachyrhynchus*, *Anas [poecilorhyncha] zonorhyncha*, *Puffinus [puffinus] yelkouan*, *Aquila [rapax] nipalensis*, *Rallus [aquaticus] indicus*, *Porphyrio [porphyrio] poliocephalus*, *Chlamydotis [undulata] macqueenii*, *Charadrius [mongolus] atrifrons*, *Gallinago [gallinago] delicata*, *Brachyramphus [marmoratus] perdix*, *Cuculus [saturatus] optatus*, *Otus [bakkamoena] semitorques*, *Ninox [scutulata] japonica*, *Caprimulgus [indicus] jotaka*, *Riparia [paludicola] chinensis*, *Anthus [gustavi] menzibieri*, *Anthus [spinoletta] petrosus*, *Prunella [collaris] erythropygia*, *Zoothera [dauma] varia (=aurea)*, *Oenanthe [xanthopyrmyna] chrysopygia*, *Ficedula [albicollis] semitorquata*, *Ficedula [parva] albicilla*, *Horeites [diphone] canturians*, *Tribura [thoracica] davidi*, *Locustella [fasciolata] amnicola*, *Locustella [certhiola] ochotensis* *pleskei*, *Acrocephalus*

[*agricola*] *tangorum*, *Acrocephalus* [*dumetorum*] *orinus*, *Phylloscopus* [*bonelli*] *orientalis*, *Phylloscopus* [*collybita*] *sindianus*, *Phylloscopus* [*tenellipes*] *borealoides*, *Sylvia* [*hortensis*] *crassirostris*, *Paradoxornis* [*heudei*] *polivanovi*, *Oriolus* [*oriolus*] *kundoo*, *Lanius* [*excubitor*] *lahtora*, *Passer* [*simplex*] *zarudnyi*, *Passerella* [*iliaca*] *unalaschcensis*. Придание видового ранга таксонам этой группы (по крайней мере – большинству из них) часто выглядит обоснованным, однако в ряде случаев мы вынуждены полагаться на мнения зарубежных специалистов, поскольку ключевые районы сближений ареалов и возможных контактов многих из этих форм лежат за пределами Северной Евразии.

Признание обыкновенной *Oriolus* [*oriolus*] *oriolus* и индийской *O.* [*oriolus*] *kundoo* иволг самостоятельными видами (Rasmussen, Anderton, 2005), практически сразу было подхвачено рядом исследователей (Walther, Jones, 2008; Mason, Allsop, 2009; Clements et al., 2014 и др.). Давно было известно, что эти две формы имеют устойчивые различия морфологических признаков, и возможность придания им видового статуса периодически обсуждалась (Vaurie, 1958). Однако, отсутствие зон контакта и невозможность проверить репродуктивную изоляцию форм удерживало от принятия такого решения. Морфологические различия между обыкновенной и индийской иволгами заметны у всех возрастов и во всех нарядах. *O.* [o.] *kundoo* несколько мельче – длина крыла взрослых самцов 136-144 мм против 149-162 мм у самцов *O.* [o.] *oriolus* (Vaurie, 1958). У самцов индийской иволги чёрное пятно от клюва заходит далеко за глаз, образуя хорошо заметную чёрную маску, у самцов обыкновенной иволги пятно в целом меньше и никогда не идёт дальше глаза. Жёлтый цвет на крыле и хвосте (в сравнимых нарядах) у *O.* [o.] *kundoo* всегда занимает большую площадь – у самцов наружные рулевые практически целиком жёлтые, на 2-4-й парах рулевых чёрными остаются только основания, так что снизу хвост кажется целиком жёлтым. Имеются различия и в формуле крыла – у *O.* [o.] *kundoo* второе маховое равно или меньше пятого, а у *O.* [o.] *oriolus* второе маховое всегда больше пятого, часто на 1 см. Существуют также различия в форме, длине и окраске клюва, цвете радужины, окраске молодых птиц (Rasmussen, Anderton, 2005).

Особенно важно, что для подтверждения видового статуса этих форм P. Rasmussen, J. Anderton (2005) кратко описали существенные различия в их вокализации, опубликовали спектрограммы песен и позывки («кошачьего крика»). Было отмечено, что у индийской иволги песня хоть и напоминает по структуре песню обыкновенной, но всегда сложнее практически всех типов песен последней. Наши на-

блюдения в Таджикистане и прослушивание записей песен этих форм позволяют несколько уточнить утверждение. Вокализация индийской иволги в целом более разнообразна, существует множество типов песен, и некоторые самцы используют сложные свистовые комбинации. У обыкновенной иволги, напротив, существует лишь несколько вариантов песни. Вместе с тем, в некоторых популяциях индийской иволги, например в Горном Бадахшане, самцы часто используют простой посвист, на слух неотличимый от основного варианта песни обыкновенной иволги. Различия в позывке самца, так называемом «кошачьем крике», более устойчивы. Крик индийской иволги описан как «более чистый и гнусавый (за исключением самого окончания сигнала)», чем крик обыкновенной (Rasmussen, Anderton, 2005). На наш взгляд эта характеристика различий криков в целом верна, однако, окончание у «кошачьего крика» индийских иволг, записанных нами в Таджикистане, было ещё звонче начала, а некоторые модуляции в голосе делали этот крик как бы двусложным, что проиллюстрировано на спектрограммах записанных нами сигналов (рис. 3). У сигналов С и D хорошо заметны эти окончания, где широкополосный звук переходит в модулированный, то есть хриплость звука исчезает совсем. Подобную же структуру имеют крики индийских иволг, записанных в Южном Казахстане, Узбекистане и на зимовках в Тамил-Наду, Индия (Bot, 2008; Lastukhin, 2014; Baidya, 2014).

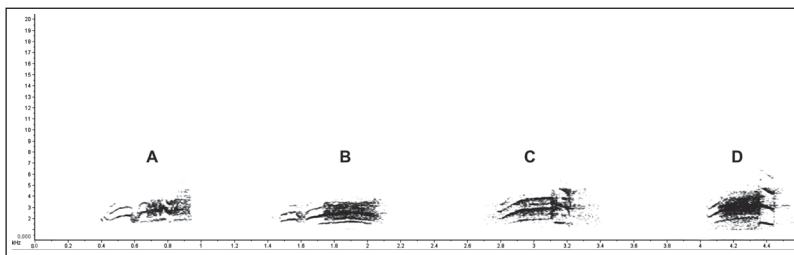


Рис. 3. Спектрограммы позывок самцов индийской (*Oriolus kundoo*) и обыкновенной (*Oriolus oriolus*) иволг: “А” – *Oriolus oriolus*, Самец 1, Тульская обл., Тульские засеки, 20.05.2011; “В” – *Oriolus oriolus*, Самец 2, Новгородская обл., Рдейский заповедник, 3.05.2014; “С” – *Oriolus kundoo*, Самец 1, Таджикистан, ущ. Кондара, 19.05.2012; “D” – *Oriolus kundoo*, Самец 2, Таджикистан, ущ. Гажни, 21.05.2012 (все записи – В.Ю. Архипов).

Fig. 3. Sonogram of calls of Indian and Eurasian Orioles.

“А” – *Oriolus oriolus*, male 1, Tula Region, Tulskie Zaseky, 20.05.2011; “В” – *Oriolus oriolus*, male 2, Novgorod reg., Rdeysky State Reserve, 3.05.2014; “С” – *Oriolus kundoo*, male 1, Tajikistan, Kondara Gorge, 19.05.2012; “D” – *Oriolus kundoo*, male 2, Gazhni Gorge, Tajikistan, 21.05.2012 (все записи – г-с. V.Yu. Arkhipov).

Наконец, глубокую дифференциацию этих форм подтверждают данные по географии миграций и зимовок. *O. [o.] kundoo* практически оседла в Индостане, а популяции из центральноазиатской и гималайской частей ареала отлетают южнее, также в район Индостана. *O. [o.] oriolus* же напротив – дальний мигрант, зимующий в Центральной, Восточной и Южной Африке. Филогенетический анализ семейства иволговых, основанный на анализе генов ядерной и митохондриальной ДНК, показал, что генетическая дифференциация между этими формами не меньше, чем у некоторых пар близкородственных видов этого рода, например, *O. flavocinctus* и *O. melanotis* (Jønsson, et al., 2010).

Ареал водяного пастушка (*Rallus aquaticus sensu lato*) охватывает водно-болотные угодья Палеарктики от атлантического до тихоокеанского побережья. Традиционно выделяют 4 подвида. Европейский водяной пастушок (*R.a. aquaticus*) населяет западную часть ареала вида на восток до верхней части бассейна Енисея и Тувы. Семиреченский пастушок (*R.a. korejewi*) распространён в Средней Азии, южном Казахстане, к востоку до долины верхней Хуанхе. Восточный пастушок (*R.a. indicus*) встречается от восточной части Тувы и Прибайкалья до тихоокеанского побережья (Степанян, 2003). Исландский подвид *R.a. hibernans*, считается вымершим к 1965 г. в связи с иссушением болот и хищничеством завезённой американской норки.

Восточный пастушок (единственный из всех) был первоначально описан как самостоятельный вид. Его первоописание (по зимующим в Индии особям) приводится в «Catalogue of the Birds of the Asiatic Society» (Blyth, 1849). Помимо крупных размеров восточный пастушок выделяется комплексом признаков окраски оперения. На нижней стороне тела развиты буровато-охристые каймы перьев. Через глаз идёт темно-бурая полоса, отсутствующая у других рас. На белых нижних кроющих перьях хвоста развиты чёрные наствольные штрихи, иногда поперечные чёрные полосы и предвершинные пятна. Окраска молодых птиц существенно иная, чем у водяного пастушка (Спангенберг, 1951; Степанян, 2003). Однако, начиная с 1929 г. форму стали считать подвидом водяного пастушка, и до 90-х гг. XX в. эта точка зрения была общепринятой.

Пересмотр таксономического статуса *R.a. indicus* неоднократно предлагали на основе анализа морфологических признаков (de Kroon, 1991; Livezey, 1998) и особенностей вокализации (de Kroon et al., 2008). При масштабной ревизии статуса многих аллопатричных форм Южной Азии (Rasmussen, Anderton, 2005) восточному пастушку вновь

придан ранг вида *R. indicus*. Эта точка зрения нашла подтверждение и в результатах молекулярно-генетических исследований (Tavares et al., 2010). Исследование популяционной структуры показало, что при общей монофилии комплекса пастушков Северной Евразии, формы из восточной части ареала, как материковые так и островные, имеют значительные расхождения с подвидами *R.a. aquaticus* и *R.a. korejewi* по комплексу изученных локусов митохондриальных и ядерных ДНК. По предположениям авторов расхождение между двумя группами пастушков произошло около 530 тысяч лет назад. Судя по палеонтологическим данным, с раннего плейстоцена (1.8 млн лет назад) существовал единый ареал пастушка, включавший и территорию современной Японии. Аридизация Центральной Азии в среднем плейстоцене привела к изоляции западных и восточных популяций пастушка и формированию молодых видов *R. aquaticus* и *R. indicus* в соответствии с аллопатрической моделью видообразования (Tavares et al., 2010).

Следует отметить, что сведения о современном распространении водяного и восточного пастушков далеко не полны. Линию разделения видов проводят по Становому и Яблоновому хребтам, Гоби и Гималаям. Однако известны находки восточного пастушка и к западу от этой линии, например гнездование этого вида в окрестностях пос. Усолье и Черемхово Иркутской области. Указывают, что в Туве гнездятся как западная, так и восточная расы (Степанян, 2003), однако мы отмечали и добывали здесь только восточного пастушка. Возмозжно, разрыв в современных ареалах водяного пастушка и восточного пастушка в России проходит по горной системе Алтая.

Недостаточно дифференцированные морфологически и экологически формы, обычно считающиеся подвидами/группами подвидов, но в рамках филогенетической концепции (в основном по результатам молекулярно-генетических работ) их ранг иногда повышают до видового. Это *Somateria [mollissima] v-nigrum*, *Fulmarus [glacialis] rodgersi*, *Bubulcus [ibis] coromandus*, *Milvus [migrans] lineatus*, *Buteo [buteo] vulpinus*, *Limosa [limosa] melanuroides*, *Larus [heuglii] barabensis*, *Streptopelia [orientalis] meena*, *Dendrocopos [major] poelzami*, *Dendrocopos [major] japonicus*, *Troglodytes [troglodytes] fumigatus*, *Prunella [atrogularis] huttoni*, *Prunella [modularis] obscura*, *Phoenicurus [phoenicurus] samamisticus*, *Luscinia [megarhynchos] hafizi*, *Oenanthe [picata] capistrata*, *Acrocephalus [scirpaceus] fuscus*, *Acrocephalus [stentoreus] brunnescens*, *Phylloscopus [collybita] tristis*, *Phylloscopus [borealis] examinandus*, *Phylloscopus [trochiloides] viridanus*, *Phylloscopus [trochiloides] plumbeitarsus*, *Parus [palustris]*

brevirostris, *Terpsiphone [paradisi] incei*, *Pica [pica] serica*, *Corvus [frugilegus] pastinator*, *Corvus [macrorhynchos] japonensis*, *Acanthis [flammea] cabaret*, *Carpodacus [rubicilla] severtzovi*, *Loxia [leucoptera] bifasciata*, *Emberiza [cineracea] semenowi*, и др. На наш взгляд это таксономическое решение пока неоправданно.

Систематика форм, входящих в состав группировки пеночек-таловок *Phylloscopus borealis sensu lato*, представляет собой, пожалуй, наиболее сложный случай среди пеночек Северной Палеарктики, что вызвано несколькими причинами. Во-первых, формы этой группировки морфологически очень сходны друг с другом. Во-вторых, большинство таксонов этой группы были описаны из Юго-Восточной Азии (т.е. с зимовок) 100-150 лет назад, вследствие чего идентифицировать их с конкретными гнездовыми популяциями затруднительно или невозможно. В-третьих, при длительном хранении шкурок этих птиц в коллекциях окраска оперения выцветает, что в ряде случаев делает старые экземпляры, на которых основывались авторы предыдущих ревизий, несравнимыми с современными сборами. В настоящее время признается самостоятельность не менее 6 форм (Коблик и др., 2006). На основе результатов исследования вокализации и ДНК-анализа в составе данного комплекса форм недавно были выделены 3 группы популяций с близким к видовому уровню обособленности (Reeves et al., 2008; Saitoh et al., 2008, 2010, 2012; Alstrom et al., 2011). «Материковая» группа «*borealis*» объединившая североевропейские, сибирские и аляскинские популяции, отличающиеся так называемой «быстрой» песней, включает расы: *Ph.b. talovka*, *Ph.b. transbaicalica*, *Ph.b. borealis* и *Ph.b. kennicotti*. Вторая группировка, отличающаяся «медленным» типом песни, включает популяции южной части Камчатки, Курильских островов, Хоккайдо, Сахалина и Сихотэ-Алиня, объединенные под именем *Ph. examinandus* – так называемая «камчатская таловка». Третья – «японская таловка» *Ph. xanthodryas*, резко отличающаяся от предыдущих форм голосом, наиболее обособленная генетически и обладающая устойчивыми морфологическими отличиями, населяет Хонсю и более южные Японские острова. В отношении двух последних названий следует подчеркнуть, что принадлежность этих имён данным группировкам была установлена путём анализа митохондриальной ДНК типовых экземпляров *examinandus* и *xanthodryas* (Alstrom et al., 2011) и соответственно может считаться окончательным решением вопроса об их номенклатурном положении.

Камчатские таловки, выделяемые в качестве самостоятельного вида *Ph. examinandus* (Alstrom et al., 2011; Saitoh et al., 2012 и др.), от-

личаются от форм группы «*borealis*» немного более светлой и яркой оливково-зеленой расцветкой верха, более светлой нижней стороной тела с ровным сернисто-желтым налётом в свежем перье и в среднем более широким в основании клювом. В целом морфологические различия этих группировок выявляются только при сравнении серий птиц, непостоянны и, в общем, соответствуют уровню различий слабо выраженных географических рас.

Мы пока воздерживаемся от придания данной группировке видового статуса по нескольким причинам: прежде всего, потому, что надежных морфологических признаков, позволяющих отличать этих птиц от *Ph.b. borealis*, выделить не удаётся, а значит невозможно проследить и характер их пространственных взаимоотношений. Области распространения «медленного» и «быстрого» типа песни у таловок заметно перекрываются. Самые западные районы, где среди птиц с «быстрой» песней изредка отмечались песни «медленного» типа, располагаются в Хэнтэй-Чикойском нагорье (Назаренко, 1978) и нижнем течении р. Олёкма в южной Якутии (наши данные). При этом А.А. Назаренко (1978) подчеркивает, что в Забайкалье песни обоих типов воспроизводят одни и те же самцы. По нашим сведениям среди особей с «медленной» песней на Сахалине изредка можно слышать и «быстрый» вариант песни, или сочетание элементов обоих вариантов у одних и тех же птиц. Анализ окраски коллекционных экземпляров, собранных в гнездовой период на Сахалине и в Приамурье показывает, что в этих регионах часто встречаются птицы со смешанными признаками. Е.Г. Лобков (1986) прямо указывает, что весь север Камчатского полуострова, граничащий с Корякским нагорьем, где обитают *Ph.b. borealis*, населяют таловки с переходными признаками. Всё это указывает на то, что в зонах вторичного контакта таловок с быстрым и медленным типом песни в Приамурье, Приморье и сопредельных регионах, а также на севере Камчатки сформировались переходные (гибридные) популяции этих птиц со смешанными морфологическими признаками и смешанной вокализацией. Выполненные, к нынешнему моменту генетические исследования представителей данных группировок (Reeves et al., 2008; Saitoh et al., 2010; Alstrom et al., 2011), основаны на малом количестве особей и без проведения должного анализа их фенотипической принадлежности, пока не позволяют выявить характер репродуктивных отношений между ними. По нашему мнению, наблюдаемая картина более всего напоминает характер взаимоотношений близкородственных форм теньковок – *Ph. collybita abietinus* и *Ph.c. tristis* (Марова, 1991; Марова, Леонович, 1993; Сотников, 2006,

Шипилина, 2014 и др.). В этом случае, в зоне вторичного контакта, филогенетически удалённых друг от друга форм, надёжно отличающихся вокализацией и окрасочными признаками, образуется обширная область, в пределах которой преобладают особи с переходными морфологическими и акустическими признаками. Таких птиц иногда рассматривают в качестве самостоятельной расы – *Ph.c. fulvescens* (Vaurie, 1959; Портенко, 1960; Степанян, 2003 и др.). В связи с этим мы считаем наиболее оправданным рассматривать подвиды таловки, с обоими вариантами песен, в составе единого политипического вида.

Как показали исследования изменчивости морфологических признаков (Red'kin, 2013), таловки с «медленной» песней образуют две географических расы: более крупную камчатскую (собственно *Ph. b. examinandus* Stresemann, 1913), и занимающую остальную часть гнездового ареала, более мелкую *Ph. b. hylebata* Swinhoe, 1860. Если и выделять «медленных таловок» в качестве самостоятельного вида, для его обозначения должно быть использовано именно последнее название.

Наконец, существуют сложные таксономические комплексы, пока недостаточно изученные для оконтуривания границ естественных группировок, включающих большое число форм, положение которых требует пересмотра с привлечением филогенетических построений. Большинство членов этих комплексов традиционно считают у нас видами (*Calandrella rufescens* – *C. cheleensis*; *Motacilla alba* – *M. lugens* – *M. personata*; *Parus cyanus* – *P. flavipectus*; *Parus major* – *P. minor* – *P. cinereus* – *P. bokharensis*, *Sylvia curruca* – *S. althaea* – *S. minula*; *Passer domesticus* – *indicus-bactrianus*), хотя в ряде случаев в таких трактовках есть сомнения (например, положение *Alauda japonica* в комплексе *A. arvensis* – *A. gulgula*). Другие формы чаще считают подвидами (*Anser fabalis* – *middendorffii* – *serrirostris*, *Larus canus* – *kamtschatschensis* – *brachyrhynchus*, *Eremophila [alpestris] flava* – *brandti* – *penicillata*, *Motacilla alba* – *baicalensis* – *leucopsis* – *ocularis*, *Phylloscopus inornatus* – *humei*, *Phoenicurus ochruros* – *rufiventris*, *Monticola solitarius* – *pandoo* – *philippensis*, *Schoeniclus schoeniclus* – *pyrrhuloides*, *Sitta [europaea] asiatica* – complex, и др.). Для ряда «проблемных» таксонов оптимальным видится промежуточное решение с временным приданием видového ранга. Это относится к морфологически дифференцированным группам рода *Remiz* (*pendulinus* – *macronyx* – *coronatus* – *consobrinus*; по Hagar, Quinn, 1996) и некоторым формам комплекса «серебристых чаек» *Larus michahellis*,

L. armenicus, *L. vegae*, *L. mongolicus* (на основе Crochet et al., 2002; Gay et al., 2005; Liebers et al., 2001, 2002, 2004; Pons et al., 2004 и др.).

В литературе голарктический комплекс «серебристых чаек» *Larus argentatus* sensu lato часто рассматривался как классический пример географического видообразования с практически замкнутым кольцевым ареалом (Maug, 1942; Тимофеев-Ресовский, Штреземан, 1959), однако ситуация оказалась сложнее. От широкой трактовки вида «серебристая чайка» отошли, но разногласия трактовок обособленности форм в пределах комплекса остаются (Stegmann, 1934; Степанян, 2003; Юдин, Фирсова, 2002 и др.), выделяют до 20 видов. Попытки классификации на основе исключительно признаков внешней морфологии дают противоречащие друг другу результаты, поскольку наблюдаются значительные вариации по большинству признаков внешней морфологии на фоне малой фенотипической дифференциации.

По современным представлениям, формы комплекса не образуют настоящего замкнутого кольца ареалов (Liebers et al., 2004; Фирсова, 2013). Использование молекулярного анализа позволило модифицировать картину расселения «серебристых чаек» из плейстоценовых рефугиумов, обрисованную Э. Майром (1968). В частности, не подтвердилось североамериканское происхождение *argentatus*, в то же время формы *atlantis*, *michahellis*, *armenicus* оказались ближе именно к *argentatus*, а не к арало-каспийской *cachinnans* (Liebers et al., 2001, 2004).

Larus cachinnans и *L. argentatus*, по данным анализа *cyt-b*, – два «предковых» таксона, расхождение которых произошло около 300 тыс. лет назад, вероятно в результате географической изоляции. Становление указанных видов происходило в Арало-Каспийском регионе и Северной Атлантике соответственно, каждый из них дал начало группе видов (рис. 4). *L. cachinnans* представляется таксоном, близким к предковому для североамериканских *heuglini*, *fuscus*, азиатской *vegae* и североамериканской *smithsonianus* (Liebers et al., 2001; Liebers, Helbig, 2002). Происхождение внутриконтинентальных *mongolicus* и *barabensis* также удалось уточнить. Раньше считалось, что обе формы возникли непосредственно от *cachinnans* при её расселении на восток по внутренним водоёмам. Западносибирские *barabensis* по генетике обнаруживают большое сходство с халеем (*heuglini*) несмотря на значительные различия во внешнем виде (Liebers et al., 2001), и вероятно заселили материковые районы с севера, из районов обитания последнего. Это позволяет рассматривать барабинскую чайку в качестве подвида *L. heuglini barabensis*. Сложнее обстоит дело с мон-

гольской чайкой, которую в последнее время чаще считают подвидом восточносибирской чайки *Larus vegae* (Юдин, Фирсова, 2002; Фирсова, 2013), но по присутствию определённых гаплотипов, выводят из тихоокеанского региона, в котором в тот же период происходило становление *L. schistisagus*, и *L. glaucescens*. По этой причине нам кажется целесообразным признать видовую самостоятельность монгольской чайки, по крайней мере, до получения уточняющих данных. Спорным остается статус таймырской чайки (Юдин, Фирсова, 2002; Фирсова, 2013), для которой предполагается гибридное происхождение. По акустическим показателям (Грабовский, 1992) *heuglini* и *taimyrensis* тяготеют к разным группам форм, первая – к *fuscus* и *cachinnans*, а вторая – к *argentatus* и *vegae*.

Призывы вернуться к трактовке всех форм комплекса в качестве географических рас вида *L. argentatus sensu lato* некорректны, так как при этом игнорируются их реальные филогенетические отношения, уровни репродуктивной изоляции, пути расселения. Чтобы такой «возрождённый» вид не оказался парафилетическим, в него следует включить и чётко дифференцированных морфологически бургомистра, полярную, серокрылую, тихоокеанскую чаек, а также несколько американских видов.

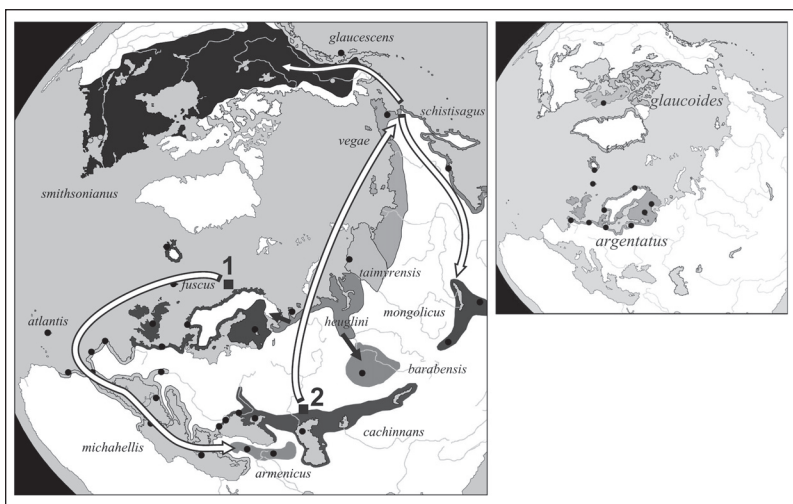


Рис.4. Предполагаемые пути расселения и современные гнездовые ареалы форм комплекса «серебристой чайки» (по: Leibers et al., 2004).

Fig. 4. Hypothetical dispersal routes and current breeding ranges of the «herring gull» taxa (from: Leibers et al., 2004).

Отметим, что любые таксономические новшества, ведущие к «усложнению картины» отрицательно воспринимаются орнитологами-несистематиками, в первую очередь в силу привычки, «по инерции». В этой связи стоит напомнить, что многие чётко обособленные виды, в реальности которых сейчас нет сомнений, ещё не так давно считались подвидами.

Стремясь как можно адекватнее отражать филогенетические связи биологических объектов, современная систематика всё более отходит от исходно поставленной задачи: служить удобным инструментом для их классифицирования с прикладными целями. В то же время континуальность эволюционных процессов входит в противоречие с дискретностью инструментов таксономии – иерархической структурой биологической номенклатуры, биномиальной системой обозначения таксонов видового ранга. В связи с этим, применение категорий полувида (*semispecies*), надвиды (*superspecies*) и даже «пограничные формы с временно неясным статусом», может быть вполне оправдано и полезно с точки зрения поиска компромисса между отражением действительных родственных связей объектов и удобством системы для пользователей.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 14-50-00029 «Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем».

Литература

- Бахтадзе** Г.Б. 2002. Новые данные о распространении черноголового чекана (*Saxicola torquata* (L.), Aves, Turdidae) в Ростовской области//Птицы Южной России. Тр. Тебердинского заповедника, 31: 45–48.
- Бойко** Г.В. 1998а. Фауна гнездящихся птиц Кондинской низменности// Беркут, 7 (1–2): 12–18. **Бойко** Г.В. 1998б. Интересные фаунистические находки на Урале и в Западной Сибири//Мат-лы к распростран. птиц на Урале и в Зап. Сибири: 21–24.
- Бутурлин** С.А. 1907. Интересные находки//Псовая и ружейная охота, 6: 86–88. **Бутурлин** С.А. 1916. Краткий обзор семейства поползней (*Sittidae*)// Тр. Петрогр. о-ва естествоиспыт., Отд. зоол. и физиол., 44 (2): 143–173.
- Воробьев** К.А. 1954. Птицы Уссурийского края, 360 с.
- Глушенко** Ю.Н., **Коробов** Д.В. 2005. Южная белая цапля *Egretta modesta* (J.E. Gray, 1831) в Приморском крае: таксономический статус в свете новых данных//Рус. орнитол. журнал. Экспресс-выпуск, 304: 1028–1032.
- Глушенко** Ю.Н., **Коробов** Д.В., **Кальницкая** И.Н. 2003. Численность и размещение колоний околородных и водоплавающих птиц на Приханкайской низменности в 2002 г.//Животн. и растит. мир Дальн. Востока, 7: 54–65.
- Грабовский** В.И. 1992. Сравнительный анализ вокализации чаек рода *Larus* в комплексе *argentatus* – *cachinnans* – *fuscus*//Серебристая чайка: распространение, систематика, экология: 11–14.

Гричик В.В. 1991. О географической изменчивости некоторых признаков определяющих половой диморфизм у желтой трясогузки//Мат-лы 10 Всес. орн. конф., Ч. 1, Минск: 64. **Гричик В.В.** 1992. Феногеография полиморфизма желтых трясогузок в связи с проблемами систематики и генезиса комплекса «*Motacilla flava*». Автореф. канд. дисс., Киев: 1–16. **Гричик В.В.** 1994. Особенности полиморфизма и таксономический статус зеленоголовых форм желтой трясогузки (*M. flava* L.)//Вестник Белорусского ун-та, 2(2): 30–34.

Казаков Б.А., Бахтадзе Г.Б. 1999. О распространении двух форм черноголового чекана на юге европейской части России//Кавказский орнитол. вестник, 11: 58–70.

Кишинский А.А., Лобков Е.Г. 1979. Пространственные взаимоотношения между подвидами некоторых птиц в берингийской лесотундре//Бюл. МОИП. Отд. биол. 89 (5): 11–23.

Коблик Е.А., Архипов В.Ю. 2014. Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: списки видов/Зоол. исследования, 14: 171 с. **Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю.** 2006. Список птиц Российской Федерации. М., 256 с.

Леонович В.В., Демина Г.В., Вепринцева О.Д. 1996. Обыкновенный поползень (*Sitta europaea* L.) и малые поползны (*S. villosa* Verreaux, *S. kueperi* Pelzen): вопросы систематики и филогении//Бюл. МОИП. Отд. биол., 101 (1): 37–49.

Лобков Е.Г. 1986. Гнездящиеся птицы Камчатки. Владивосток, 290 с.

Марова И.М. 1991. Гибридизация сибирской и восточно-европейской теньковок в зоне вторичного контакта// Мат-лы 10-й Всесоюз. орнитол. конф. Витебск. Минск. Ч. 1: 105–107. **Марова И.М., Леонович В.В.** 1993. Огибридизации сибирской (*Phylloscopus collybita tristis*) и восточно-европейской (*Ph. collybita abietinus*) теньковок в зоне их симпатрии//Гибридизация и проблема вида у позвоночных. М.: 147–163.

Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М., 597 с.

Назаренко А.А. 1978. К орнитофауне Хэнтэй-Чикойского нагорья, Южное Забайкалье//Экология и зоогеография некоторых позвоночных суши Дальнего Востока. Владивосток: 40–56.

Нечаев В.А., Глущенко Ю.Н. 2011. Южная белая цапля *Casmerodius modestus* (J.E. Gray, 1831)//Птицы России и сопредельных регионов: Пеликанообразные, Аистообразные, Фламингообразные. М.: 329–334.

Опаев А.С. 2010. Основные направления дивергенции криптических видов птиц (на примере комплекса «дроздовидная камышевка»). Автореф. канд. дис. Москва: 1–24.

Панов Е.Н. 2008. Сорокопуть (семейство Laniidae) мировой фауны. Экология, поведение, эволюция. М.: КМК. 650 с. + 64 цв. вкл.

Портенко Л.А. 1939. Фауна Анадырского края. Птицы. ч. 1//Тр. Науч.-исслед. ин-та полярного земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. Сер. Промысл. хоз-во, вып. 5: 5–211. **Портенко Л.А.** 1960. Птицы СССР. Ч. 4. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 417 с.

Редькин Я.А. 2001а. Новые представления о таксономической структуре группы «желтых трясогузок»//Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. Казань: 150–165. **Редькин Я.А.** 2001б. Окраска оперения некоторых форм группы желтых трясогузок *Motacilla flava* sensu lato в ювенильном наряде//Рус. орнитол. журн., Экспр.-вып., 10 (128): 3–28. **Редькин Я.А.** 2001в. Окраска ювенильного наряда различных подвидов желтоголовой трясогузки *Motacilla citreola* Pallas, 1776//Рус. орнитол. журнал. Экспресс-выпуск, 10 (133): 135–144. **Редькин Я.А.** 2001г. Таксономические отношения форм в эволюционно молодых комплексах птиц на примере рода *Motacilla* L., 1785 (Таксономическая ревизия подрода Budytes). Автореф. канд. дис. Москва: 1–18. **Редькин Я.А.** 2003. Новые данные о пространственных и репродуктивных отношениях некоторых близкородственных форм воробьинообразных Passeriformes в Туве//Бутурлинский сборник. Ульяновск: 201–206.

Сотников В.Н. 2006. Птицы Кировской области и сопредельных территорий. 2 (1) Воробьинообразные. Киров: ООО «Триада+», 448 с. **Сотников В.Н., Рябов В.М., Пономарев В.В., Акуликин С.Ф.** 2014. Новые материалы к орнитофауне Кировской области//Рус. орнитол. журнал. Экспресс-выпуск, 23 (956): 67–73.

Спангенберг Е.П. 1951. Отряд Пастушки Ralli или Ralliformes//Птицы Советского Союза, 3: 604–677

Степанян Л.С. 1983. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. М., 294 с. **Степанян Л.С.** 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М., 808 с.

Тайкова С.Ю., Редькин Я.А. 2014. О формах группы серых сорокопутов в Европейской России и Украине в свете современных взглядов на систематику этого комплекса//Редкие виды птиц Нечернозёмного центра России. Мат-лы V совещания «Распростр. и экол. редких видов птиц Нечернозёмного центра России». М.: 223–240.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Штреземан Е. 1959. Видообразование в цепи подвидов настоящих чаек группы серебристая – хохотунья – клуша//Труды Уральского отделения МОИП, вып. 2: 99–115.

Фирсова Л.В. 2013. Географическая изменчивость, система и эволюция серебристых чаек и хохотуний комплекса *Larus argentatus* Pontoppidan, 1753 – *Larus cachinnans* Pallas, 1811, обитающих в России//Русский орнитологический журнал. Экспресс-выпуск, 867: 941–979.

Цветков А.В., Редькин Я.А., Коблик Е.А. 2003. О распространении и биологии трясогузок в Туве//Рус. орнитол. журнал. Экспресс-выпуск, 12 (229): 768–787.

Шипилина Д.А. 2014. Взаимоотношения восточно-европейской и сибирской теньковок (*Phylloscopus collybita abietinus*, Ph. (c.) *tristis*) в зоне симпатрии: морфологические, биоакустические и генетические аспекты. Автореферат канд. дис. Москва: 1–26.

Юдин К.А., Фирсова Л.В. 2002. Ржанкообразные Charadriiformes. Поморники семейства Stercorariidae и чайки подсемейства Larinae. СПб., 667 с.

Alstrom P., Saitoh T., Williams D., Nishiumi I., Shigeta Y., Ueda K., Irestedt M., Bjorklund M., Olsson U. 2011. The Arctic Warbler *Phylloscopus borealis* – three anciently separated cryptic species revealed // *Ibis*, 153: 395–410.

Baidya P. 2014. C201337. www.xeno-canto.org/201337.

Blyth E. 1849 *Catalogue of the Birds of the Asiatic Society*. Calcutta: J. Thomas, Baptist Mission Press, 403 p.

Bot S. 2008. XC22703, XC22704. www.xeno-canto.org/22703, www.xeno-canto.org/22704.

Christidis L., Boles W. 2008. *Systematics and taxonomy of Australian Birds*. Collingwood, 277 p.

Clements J.F., Schulenberg T.S., Iliff M.J., Roberson D., Fredericks T.A., Sullivan B.L., Wood C.L. 2014. *The eBird – Clements checklist of birds of the world: Version 6.9*. <http://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>

Cramp S. (editor). 1988. *The birds of the Western Palearctic* 5. Oxford, 1063 p.

Crochet P.-A., F. Bonhomme, and J.-D. LeBreton 2002. Systematics of large white-headed gulls: Patterns of mitochondrial DNA variation in western European taxa // *The Auk* 119: 603–620.

del Hoyo J., Collar N.J., (Eds.) 2014. Introduction by HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. V. I Non-passerines. Barcelona: 19–54.

de Kroon G.H.J. 1991. A comparative study of the subspecies of *Rallus aquaticus* // *Beitr Vogelkd.* 39(3): 155–158.

de Kroon G.H.J., Mommers M.H.J., Slabbekoorn H. 2008. Vocale variatie bij de Waterral: een vergelijking tussen twee ondersoorten // *Limosa*. 81: 81–91.

Dickinson E.C. (ed.) 2003. *The Howard and Moore complete checklist of the birds of the World*. London, 1039 p.

Dunajewski A. 1934. Eurazjatyckie formy rodzaju *Sitta* Linn. Die eurasiatischen Formen der Gattung *Sitta* Linn. // *Acta ornithologica Musei Zoologici Polonici*, I, 7: 181–251.

Gay L., Bell D.A., Crochet P.-A. 2005. Additional Data on Mitochondrial DNA of North American Large Gull Taxa // *The Auk*, 122: 684–688.

Harrap S., Quinn D. 1996. *Tits, Nuthatches and Treecreepers*. A & C Black, London, 464 p.

Helbig A.J., Seibold I. 1999. Molecular phylogeny of Palearctic–African Acrocephalus and Hippolais warblers (Aves: Sylviidae) // *Mol. Phylogenet. Evol.*, 11: 246–260.

Illera J.C., Richardson D.S., Helm B., Atienza J.C., Emerson B.C. 2008. Phylogenetic relationships, biogeography and speciation in the avian genus *Saxicola* // *Mol. Phylogenet. Evol.*, 48: 1145–1154.

Inskipp T., Lindsey N., Duckworth W. 1996. *An annotated checklist of the birds of the Oriental Region*. Sandy, U.K.: 294 p.

Irwin D.E., Rubtsov A.S., Panov E.N. 2009. Mitochondrial introgression and replacement between yellowhammers (*Emberiza citrinella*) and pine buntings (*Emberiza leucocephalos*) (Aves: Passeriformes) // *Biological Journal of the Linnean Society*, 98: 422–438.

Klassert T.E., Hernández M.A., Campos F., Infante O., Almeida T., Suárez N.M., Pestano J., Hernández M. 2008. Mitochondrial DNA points to *Lanius meridionalis* as a polyphyletic species // *Mol. Phylogenet. Evol.*, 47: 1227–1231.

Kushlan J.A., Hancock J.A. 2005. *The Herons*. Oxford, 456 p.

Lastukhin A. 2014. XC185493. www.xeno-canto.org/185493.

Leisler B., Heidrich P., Schulze-Hagen K., Wink M. 1997. Taxonomy and phylogeny of reed warbler (genus *Acrocephalus*) based on mtDNA sequences and morphology // *Journal für Ornithologie*, 138: 469–496.

Liebers D., De Knijffa P., Helbig A.J. 2004. The herring gull complex is not a ring species // *Proc. R. Soc. Lond. B*, 271: 893–901. **Liebers D., Helbig A.J.** 2002. Phylogeography and colonization history of Lesser Black-backed Gulls (*Larus fuscus*) as revealed by mtDNA sequences // *J. Evol. Biol.*, 15: 1021–1033. **Liebers D., Helbig A.J., De Knijffa P.** 2001. Genetic differentiation and phylogeography of gulls in the *Larus cachinnans-fuscus* group (Aves: Charadriiformes) // *Molecular Ecology*, 10: 2447–2462.

Livezey B.C. 1998. A phylogenetic analysis of the Gruiformes (Aves) based on morphological characters, with an emphasis on the rails (Rallidae) // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*; 353(1378): 2077–2151.

Martens J., Bahr N. 2007. Dokumentation neuer Vogel - Taxa – Bericht für 2005 // *Vogelwarte*, 45: 119–134.

Martinez-Vilalta A., Motis A. 2014. Family Ardeidae. – Handbook of the Birds of the World and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. (del Hoyo J., Collar N.J., (eds.)). Vol.1: Non-passerines. Barcelona: 398–407.

Mason P., Allsop J. 2009. *The Golden Oriole*. London, 280 p.

Mayr E. 1942. Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist. New York. (Columbia University Press): I–XIV, 1–334. **Mayr E.** 1956. The interpretation of variation among the yellow wagtails // *Brit. Birds*, 49 (3): 115–119.

Odeen A., Bjorklund M. 2003. Dynamics in the evolution of sexual traits: losses and gains, radiation and convergence in yellow wagtails (*Motacilla flava*) // *Molecular Ecology*. 12: 2113–2130.

Olsson U., Alström P., Svensson L., Aliabadian M., Sundberg P. 2010. The *Lanius excubitor* (Aves, Passeriformes) conundrum – Taxonomic dilemma when molecular and non-molecular data tell different stories // *Mol. Phylogenet. Evol.*, 55: 347–357.

Pavlova A., Zink R.M., Drovetski S.V., Red'kin Ya.A., Rohwer S. 2003. Phylogeographic patterns in *Motacilla flava* and *Motacilla citreola*: species limits and population history // *The Auk*, 120 (3): 744–758.

Poelstra J. 2010. Trends in systematics – Speciation in shades of grey: the great grey shrike complex. *Dutch Birding*, 32(4): 258–264.

Pons J.-M., P.-A. Crochet, M. Thery and A. Bermejo 2004. Geographical variation in the yellow-legged gull: introgression or convergence from the herring gull?//J. Zool. Syst. Evol. Research, 42: 245–256

Pratt H.D. 2011. Observations on species limits in the Great Egret (*Ardea alba*) complex. – J. of Heron Biology and Conservation 1:5. [online] URL: www.heronconservation.org/vol1/art5.

Rasmussen P.C., Anderton J.C. 2005. Birds of South Asia. – The Ripley Guide. Vol. 2. Washington DC & Barcelona, 586 p.

Red'kin Ya.A. 2013. Geographic variation and reproductive isolation in the eastern populations of arctic warbler // Avian migrants in the Northern Pacific: Breeding and Stopover sites in changing Earth. Scientific conference of the Institute of Marine Geology and Geophysics FEB RAS: Abstracts, Yuzhno-Sakhalinsk, September 3–7, 2013/Editor P.S. Ktitorov. – Yuzhno-Sakhalinsk: Institute of Marine Geology and Geophysics FEB RAS: 11. **Red'kin Ya.A., Konovalova M.V.** 2006. The eastern Asiatic races of *Sitta europaea* Linnaeus, 1758. Systematic notes on Asian birds. 63//Zoologische Mededelingen Leiden, 80 (15): 241–261.

Reeves A.B., Drovetski S.V., Fadeev I.V. 2008. Mitochondrial DNA data imply a stepping-stone colonization of Beringia by arctic warbler *Phylloscopus borealis*//Journal of Avian Biology, 39: 567–575.

Saitoh T., Alstrom P., Nishiumi I., Shigeta Y., Williams D., Olsson U., Ueda K. 2010. Old divergences in a boreal birds supports long-term survival through the Ice Ages//BMC Evolutionary Biology, 10 (35): 1–13.

Saitoh T., Nishiumi I., Shigeta Y., Ueda K. 2012. Re-examination of the taxonomy of the Arctic Warbler *Phylloscopus borealis* (Blasius): three separate species withing the *Phylloscopus [borealis]* subspecies//Japanese Journal of Ornithology, 61: 46–59.

Saitoh T., Shigeta Y., Ueda K. 2008. Morfological differences among populations of the Arctic Warbler with some intraspecific taxonomic notes//Ornithol. Sci., 7: 135–142.

Sammalisto L. 1968. Variations in the selective advantage of hybrids in the finnish population of *Motacilla flava* L.// Ann. zool. fenn., 5: 196–206.

Sangster G., Collinson M., Crochet P.-A., Knox A.G., Parkin D.T., Svensson L., Votier S.C. 2011. Taxonomic recommendations for British birds: seventh report // Ibis, 153: 883–892.

Sheldon F.H. 1987. The phylogeny of herons estimated from DNA-DNA hybridization data // The Auk, 104: 33–43.

Stegmann B.K. 1934. Über die Formen der grossen Möven «subgenus *Larus*» und ihre gegenseitigen Beziehungen // Journal für Ornithologie, 72 (3): 340–380.

Tajkova S.U., Red'kin Ya.A. 2014. The Northern Shrike *Lanius borealis sibiricus* Bogdanov, 1881 (Aves: Laniidae) in Ukraine: a taxonomic assessment// Journal of the National Museum (Prague), Natural History Series, 183: 89–107.

Tavares E., De Kroon G.H.J., Baker A. 2010. Phylogenetic and coalescent analysis of three loci suggest that the Water Rail is divisible into two species, *Rallus aquaticus* and *R. indicus*//BMC Evolutionary Biology 10 (226): 1–12.

- Urquhart** E.D. 2002. Stonechats: Guide to the Genus *Saxicola*. London, 320 p.
- Vaurie** C. 1958. Systematic notes on Palearctic birds. No. 32, Oriolidae, Dicuridae, Bombycillidae, Pycnonotidae, Nectariniidae, and Zosteropidae// American Museum novitates, 1869: 1–28. **Vaurie** Ch. 1959. The birds of the Palearctic fauna. Order Passeriformes. L.: Witherby, 762 p.
- van Oosten** H.H., **Emtsev** A.A. 2013. Putative segregation of two Yellow Wagtail taxa by breeding habitat in Western Siberia: possible implications for *Motacilla flava* taxonomy//*Ardea* 101: 65–70.
- Voelker** G. 2002. Systematics and historical biogeography of wagtails: dispersal versus vicariance revisited//*The Condor* 104: 725–739.
- Walther** B., **Jones** P. 2008. Family Oriolidae (Orioles and Figbirds)// *Handbook of the Birds of the World* (del Hoyo J. et al., (Eds.). Vol. 13, *Pendulines* to *Shrikes*. Barcelona: 692–723.
- Wink** M., **Sauer-Gurth** H., **Heidrich** P., **Witt** H.-H., **Gwinner** E. 2002a. A molecular phylogeny of stonechats and related turdids. – Stonechats: a guide to the genus *Saxicola*. London: 22–30.
- Wink** M., **Sauer-Gurth** H., **Gwinner** E. 2002b. Evolutionary relationships of stonechats and related species inferred from mitochondrial-DNA sequences and genomic fingerprinting//*Br. Birds*, 95: 349–355.
- Wittmann** U., **Heidrich** P., **Wink** M., **Gwinner**, E. 1995. Speciation in the Stonechat (*Saxicola torquata*) inferred from nucleotide sequences of the cytochrome-b gene//*J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 33: 116–122.
- Zink** R.M., **Drovetski** S.V., **Rohwer** S. 2006. Selective neutrality of mitochondrial ND2 sequences, phylogeography and species limits in *Sitta europaea*// *Mol. Phylogenet. Evol.*, 40: 679–686.
- Zink** R.M., **Pavlova** A., **Drovetski** S., **Wink** M., **Rohwer** S. 2009. Taxonomic status and evolutionary history of the *Saxicola torquata* complex//*Mol. Phylogenet. Evol.*, 52: 769–773.

Summary

Ya.A. Red'kin, V.Yu. Arkhipov, S.V. Volkov, A.A. Mosalov, E.A. Koblik. Species or non species? Controversial taxonomic treatments of birds of Northern Eurasia

Following the biological species concept and taking in to account such criteria for assignment species rank as 1) morphological segregation, 2) molecular phylogenetic data, 3) ecological, ethological and distribution characteristics, 4) reproductive relationships we analyzed 8 categories of taxa with ambiguous species rank.

We treat *Acrocephalus orientalis* and *Sitta arctica* as cryptic species but with big genetic differentiation. In complex closely related taxa of *Motacilla flava* sensu lato and *Lanius excubitor* sensu lato we allocate western and eastern polytypic forms which treated as independent species. As closely related forms with morphological and genetic differentiation and sympatric zone we treat *Casmerodius albus* and *Casmerodius modestus*. As alopatric pair of species with morphological and genetic differentiation, we treat *Rallus aquaticus* and *Rallus indicus* and

Oriolus oriolus and *Oriolus kundo*, the differences in vocalization between both Oriolus species are described. The complex of *Phylloscopus borealis* sensu lato is one are not well investigated case yet. We treat Japanese taxon *P. xantodrias* as full species, but Kamchatka's form examinandum as subspecies of *Ph. borealis* because the relationships of these forms are not clear yet and remind the same situation with *Ph. collybita abietinus* and *Ph. c. tristis*. The most palearctic forms of «herring gull complex» we treat as independent species including such as *Larus michahellis*, *L. armenicus*, *L. fuscus*, *L. heuglini*, *L. vegae*, *L. mongolicus*. Taxonomic status the gulls from the Taimyr peninsula requires further detailed investigation.

Методы филогенетики и эволюционной биологии: достижения и ограничения

Н.В. Зеленков

Москва, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: nzelen@paleo.ru

Приведен краткий обзор наиболее распространенных методов, применяемых в филогенетических и эволюционных исследованиях в последние десятилетия. В сжатой форме приводится описание логики, положенной в основу каждого метода. Отмечены достоинства кладистического взгляда на структуру биоразнообразия. Обсуждаются «плюсы» и «минусы» парсимониального анализа и вероятностных методов филогенетических реконструкций, а также основанных на них сравнительно-филогенетических методов. Приведены примеры удачных исследований по филогении птиц, основанных на морфологических признаках. Отмечена важность филогенетического подхода при изучении эволюционных закономерностей.

Птицы как относительно легко доступные для изучения объекты на протяжении столетий привлекали повышенное внимание исследователей, в результате чего многие открытия и обобщения из различных областей биологической науки были впервые установлены именно при исследовании птиц. Так, трудно переоценить вклад орнитологических исследований в создание фундамента синтетической теории эволюции, в преобразованном виде господствующей и в настоящее время. Немаловажно, что первая крупная филогения отдельно взятой группы животных также была выполнена именно на птицах (Sibley, Ahlquist, 1990). В то же время повышенный интерес научного сообщества к вопросам эволюции животных, характерный для последних десятилетий, приводит к постоянному развитию методологии эволюционных исследований, которые теперь уже вторично «проникают»