ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал

2008
XVII

ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК

394

EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издается с 1992 года

Том XVII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2008 № 394

СОДЕРЖАНИЕ

3-20 Краткий очерк теории филогенетической систематики Вили Хеннига. В.А.ТРЯПИЦЫН

21-23 Хищничество хохотуньи *Larus cachinnans* на Алаколь-Сасыккольской системе озёр. Н.Н.БЕРЕЗОВИКОВ

23-25 Групповое поселение крачек и куликов на искусственной насыпи в пойме Нижней Оби. С.П.ПАСХАЛЬНЫЙ

25-27 Новые данные по воробьиным птицам Архангельского севера. В.Я.ПАРОВЩИКОВ

27-30 О воздушной охоте чеглока *Falco subbuteo* на насекомых. А.Г.РЕЗАНОВ

31 О гнездовании дербника *Falco columbarius* в Санкт-Петербурге. Д.Н.ФЁДОРОВ

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

© Русский орнитологический журнал, 2008
Дата опубликования: 3 января 2008

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XVII
Express-issue

2008 № 394

CONTENTS

3-20 A short review of the theory of phylogenetic systematics of Willi Hennig. V.A.TRJAPITZIN

21-23 Predatory activity of *Larus cachinnans* in the Alakol-Sasykkol lake system. N.N.BEREZOVIKOV

23-25 Group breeding settlement of terns and waders on embankment in Lower Ob. S.P.PASKHALNY

25-27 New data on passerine birds from the Archangelsk region. V.Ya.PAROVSHCHIKOV

27-30 Ariel insect-hunting of the hobby *Falco subbuteo*. A.G.REZANOV

31 On breeding of the merlin *Falco columbarius* in the St.-Petersburg City. D.N.FEDOROV

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

© The Russian Journal of Ornithology, 2008

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск **394**: 3-20*

Краткий очерк теории филогенетической систематики Вилли Хеннига

В.А.Тряпицын

*Второе издание. Первая публикация в 1989**

С начала 1960-х годов в зарубежной биологической литературе широко обсуждается «теория филогенетической систематики» немецкого зоолога Вилли Хеннига (1913–1976). Основные положения этой теории её создатель сформулировал в монографии, опубликованной на немецком языке (Hennig 1950) и поэтому не получившей тогда значительного отклика в англоязычном научном мире.

Только через 15 лет Хенниг напечатал краткий очерк своей теории в известном ежегоднике «Annual Review of Entomology», издаваемом в США (Hennig 1965). Годом позднее в Чикаго вышел в свет английский перевод книги Хеннига, сделанный с рукописи, полностью переработанной автором (Hennig 1966). Книга эта стала научной сенсацией. Она вызвала оживлённую дискуссию среди ведущих теоретиков систематики (Майр, Дарлингтон и др.) и явилась побудительным толчком для развития нового направления в систематике – современного кладизма. Имеется её второе английское издание (Hennig 1979). Принципы своей теории Хенниг изложил также в двух кратких, но интересных очерках (Hennig 1975; Hennig, Schlee |978). Первый из них был ответом на возражения Э.Майра, второй был опубликован уже после преждевременной смерти автора.

Основной специальностью Хеннига была энтомология, а именно – систематика двукрылых. Он был одним из крупнейших диптерологов нашего времени, опубликовавшим более 150 работ, среди которых много больших монографических исследований. Хенниг изучал двукрылых в объёме всей их мировой фауны, много внимания уделяя личинкам, а также ископаемым формам. Кроме того, он был автором ряда герпетологических исследований, нескольких учебников по зоологии беспозвоночных и монографии, посвящённой филогении хордовых (Hennig 1989). Список публикаций и портрет В.Хеннига опубликованы в журнале «Beiträge zur Entomologie» (Anonym 1978).

В практике систематики таксонов надродового ранга Хенниг применил свои принципы по отношению ко всему классу насекомых (Henning 1969, 1981, 1982), а также к хордовым (Hennig 1989). В настоящее

* Тряпицын В.А. 1989. Краткий очерк теории филогенетической систематики Вилли Хеннига // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **206**: 133-151.

время во многих странах увлечение теорией филогенетической систематики среди молодого поколения систематиков и специалистов по теории филогении и классификации приняло характер повальной моды. В нашей стране, к сожалению, в ряде случаев это увлечение проявляется только в употреблении терминов «плезиоморфный» и «апоморфный» вместо «архаичный» и «продвинутый», хотя эти пары терминов по своему смыслу не идентичны. Такая поверхностность подхода к серьёзной научной теории объясняется прежде всего тем обстоятельством, что многие систематики-практики в нашей стране знакомы не с авторским изложением теории филогенетической систематики, а с различными её интерпретациями. В настоящее время теорию филогенетической систематики принято называть «кладизмом», что не совсем верно, ибо смысл последнего термина значительно более широк, и он лишь частично характеризует изначальные принципы Хеннига.

Интерес к теории филогенетической систематики во всем мире и в СССР неуклонно и стремительно возрастает, особенно в последнее время. В 1980 г. в США по инициативе зоологов ряда стран было основано международное научное общество В.Хеннига, которое объединяет последователей Хеннига среди биологов (зоологов и ботаников). С 1985 г. это общество издаёт в Англии журнал «Cladistics». Принципы и методы построения филогенетических схем, предложенные Хеннигом и его последователями, оказались (в силу их формализованности) весьма удобными для компьютерной интерпретации, что, в соответствии с веяниями нашего времени, естественно, усилило представление об их ценности и во многих случаях привело к их абсолютизации. Иногда во имя идей Хеннига напрасно отбрасывают многое из богатого научного наследия филогенетики, ставя ему в заслугу принципы и положения, давно высказанные и применяемые в теории и практике систематики. Вместе с тем уже появилось значительное число монографических сводок, в которых детально анализируются идеи этого выдающегося теоретика. Эти идеи глубоко пронизали не только зоологию, но затронули и некоторые смежные области, например биохимию, точнее биохимическую систематику (Ferguson 1980). Терминология, предложенная Хеннигом, оказала большое влияние на сам язык и стиль исследований по филогенетике и систематике. Систематики 1930-1940-х годов, впервые столкнувшись с современной терминологией, используемой в этих исследованиях, оказались бы в затруднительном положении даже при чтении самого их текста.

Итак, теория филогенетической систематики, переросшая в современный кладизм, явилась важным событием в развитии современной науки, требующим глубокого осмысления с позиций философии и эволюционной биологии. Возможно, что эта теория окажет (или уже оказала) влияние на общую теорию классификации (объектов, процессов и

идей); не исключено, например, её влияние на общее и историческое языкознание. Изучение принципов и методов филогенетической систематики Хеннига необходимо нашим зоологам также и для того, чтобы избежать потери общего языка с мировым сообществом учёных. История нашей биологии знает, к несчастью, немало примеров, когда потеря такого общего языка приводила к самым печальным последствиям.

Какова же ситуация, сложившаяся в СССР с осведомлённостью широкого круга биологов в отношении теории филогенетической систематики и современного кладизма? Следует признать, что она не соответствует тому значению, которое приобрело это научное направление за рубежом: у нас нет ни одного издания трудов Хеннига на русском языке; некоторые книги Хеннига отсутствуют в центральных биологических библиотеках СССР; число отечественных публикаций о теории филогенетической систематики и современном кладизме незначительно. В нашей литературе современный кладизм наиболее полно освещён в фундаментальной сводке А.И.Шаталкина «Биологическая систематика» (1988), где дана также обширная библиография, в том числе и небольшая русская, например, публикации А.Г.Пономаренко и А.П.Расницына (1971), О.А.Скарлато и Я.И.Старобогатова (1974), А.П.Расницына (1983) и Л.П.Татаринова (1977, 1984).

В 1969-1970 годах автор настоящей статьи осуществил полный перевод на русский язык текста английского издания книги Хеннига «Филогенетическая систематика» (Hennig 1966). С этим переводом в течение многих лет имели возможность знакомиться все заинтересованные сотрудники Зоологического института АН СССР. В общем и целом осведомленность сотрудников института в отношении основных идей Хеннига довольно высока, а некоторые из них глубоко разрабатывают это направление. Тем не менее, учитывая широкое распространение идей Хеннига и их воздействие на теорию и практику систематики, представляется совершенно необходимым произвести всестороннее изучение и оценку теории филогенетической систематики и современного кладизма. Огромное количество зарубежных (часто мало доступных) публикаций по этим проблемам позволят выполнить эту задачу только лишь постепенно, в несколько этапов. Такими этапами могут быть: 1) срочное опубликование обзоров основных теоретических трудов Хеннига; 2) перевод на русский язык и издание книг Хеннига, кроме чисто таксономических работ; 3) анализ современного кладизма и оценка перспектив его развития.

Настоящая статья имеет целью только обзор содержания книги Хеннига «Филогенетическая систематика» (Hennig 1966) с краткими комментариями. По существу она источниковедческая. Рассмотрение

современного кладизма не входит в задачу автора, его обзоры читатель найдет в книгах Акса (Ax 1984) и Вайли (Wiley 1981).

Основное содержание теории Хеннига

Монография Хеннига, в которой последовательно и детально изложены его идеи (Hennig 1966), состоит из четырёх глав: 1) положение систематики среди биологических наук; 2) задачи и методы таксономии; 3) проблемы, задачи и методы филогенетики; 4) заключительные замечания. Кроме того, она содержит обширную библиографию (303 названия)*.

Первая глава включает три раздела: 1) общее понятие о систематике; 2) специальные задачи биологической систематики; 3) филогенетическая система и её положение среди возможных и необходимых систем в биологии.

Хенниг определяет науку как «систематическую ориентацию человека в окружающей его среде». Систематику он относит к числу наук, а не отраслей знания, граничащих с искусством. Систематизирование включает, кроме процесса описания, также процессы объяснения и осмысливания явлений. Общая задача систематики (включая небиологическую систематику) – определение положения частного как элемента упорядоченного целого. Если обозначить главные направления разнообразия живых тел как измерения, то совокупность живых тел представляется «многомерным множеством». В зависимости от измерений, отношения которых подвергаются исследованию, возможны различные системы. Конечным элементом биологической системы не является ни индивидуум, ни вид, а индивидуум в определённый момент времени. Этот элемент всей биологической систематики Хенниг называет семафоронтом – носителем признака. Время существования семафоронта зависит от скорости изменения признаков индивидуума. Совокупность всех характеристик семафоронта, которая может рассматриваться в качестве многомерной конструкции, Хенниг называет голоморфией; особенности, отличающие какой-либо семафоронт (или группу семафоронтов) от других семафоронтов, он называет признаками. По Хеннигу, используя понятие семафоронта в качестве элемента, идентичного в различных системах, можно сравнивать эти системы; однако необходимо сравнение различных систем (в том числе и неиерархических) с какой-то одной системой; создание такой системы и представляет задачу систематики. Именно такой системой является, по Хеннигу, филогенетическая, которая отражает не отношения сходства, а отношения родства, т.е. генеалогические отношения; адекват-

* В этом списке приводятся работы лишь немногих наших отечественных исследователей, а именно П.И.Бахметьева, А.В.Благовещенского, Н.И.Вавилова, С.Я.Парамонова, И.А.Рубцова, А.Н.Северцова и Е.С.Смирнова.

ной формой представления филогенетических отношений является иерархическая система, отождествляемая с родословным древом. Основное преимущество филогенетической системы перед другими заключается в том, что через неё могут быть представлены отношения с другими возможными системами, так как генеалогия отражается на всех отношениях между организмами. Элементами филогенетической системы являются, по Хеннигу, виды. Следует отметить, что в отношении критериев вида Хенниг полностью держится концепции Майра. Критерием истины в работе систематика служит для Хеннига следующее положение: укладываются ли полученные результаты в систему уже познанных закономерностей и могут ли они быть использованы для обнаружения новых закономерностей (критерий прогностичности).

Таковы в общих чертах гносеологические основы теории филогенетической систематики.

Вторая глава включает два раздела: 1) задачи таксономии в сфере низших* категорий, 2) задачи таксономии в сфере высших† групповых категорий. Первый раздел состоит из следующих подразделов: сравнительная голоморфология как вспомогательная наука для таксономии; алломорфизм видов; хорологические отношения и их значение для таксономии низших групповых категорий; категория вида во временном измерении и концепция вида в палеонтологии; резюме. Второй раздел состоит из двух подразделов: способ образования высших таксонов и вопрос об их реальном существовании; таксономические методы изучения высших групповых категорий.

Высокая степень надёжности при изучении низших систематических категорий обеспечивается, по Хеннигу, возможностью прямого наблюдения онтогенетических отношений и отношений воспроизводства, однако при изучении низших категорий таксономия часто пользуется и вспомогательными методами. Одним из таких методов является исследование сравнительной голоморфологии, т.е. совокупности морфологических, физиологических и психологических (а также этологических) признаков. Рассматривая ряд критериев, при помощи которых голоморфологические различия могут быть связаны с определёнными категориями генетических отношений, Хенниг приходит к выводу, что абсолютной корреляции между сходством формы и природой генетических отношений нет, хотя такие корреляции могут быть установлены для отдельных конкретных групп организмов эмпирическим путём. В определенных пределах сравнительная голоморфология может быть использована для решения специальных проблем систематики низших категорий. Таким образом, отрицание морфологического

---

* Под низшими категориями Хенниг понимает категории группы вида.

† Под высшими категориями Хенниг понимает категории группы рода и выше.

определения вида* не означает, что в практике систематики можно обойтись без морфологических методов идентификации видов.

В определение вида Хенниг считает совершенно необходимым включить хорологические (пространственные) отношения; «пространство» (в математическом смысле) он понимает как многомерную конструкцию, географическое пространство – как 2-3-мерную среду.

Рассматривая положение вида во временно́м измерении, Хенниг определяет его границы двумя процессами видообразования. В результате одного из них вид возникает как репродуктивное сообщество, в результате другого потомки начальной популяции прекращают существование в качестве гомогенного репродуктивного сообщества. Этими двумя процессами и определяется продолжительность существования вида.

Второй раздел данной главы монографии, посвящённый таксономическим задачам и методам изучения высших групповых категорий, представляет собой квинтэссенцию воззрений Хеннига. Он постулирует, что филогенетическая система является иерархией деления, а время деления должно рассматриваться в качестве масштаба для соподчинения таксонов в системе этой иерархии. Группы филогенетической системы должны быть строго монофилетическими. Далее автор даёт следующее определение филогенетического родства: таксон *B* ближе к таксону *C*, чем к таксону *A*, если (и только если) он имеет, по меньшей мере, один предковый вид, общий с *C*, который не является также предковым видом *A*. Между прочим, Хенниг считает, что отношения морфологического сходства также можно представить в виде иерархической системы, но эта иерархия не будет иерархией деления, а всего лишь методом отображения морфологических корреляций. Чёткой связи между степенью морфологического сходства и их филогенетического родства, по Хеннигу, не существует, следовательно, эти понятия должны строго разграничиваться, и комбинирование систем, основанных на столь различных принципах, недопустимо.

От этих общих положений Хенниг переходит к детальному изложению методов изучения высших групповых таксонов. Указывая, что иерархическая система слагается из монофилетических групп, он постулирует, что эти группы соподчинены в соответствии со временем их происхождения, чем и определяется относительный ранг таксономических категорий. Своей задачей он ставит разработку методов определения относительного ранга групповых категорий и принципов установления их абсолютного ранга. Обсуждая методы разграничения высших групповых категорий и определения их относительного ранга,

* По Майру (Mayr 1968b), вид – это группа действительно или потенциально скрещивающихся естественных популяций, репродуктивно изолированных от других таких групп.

Хенниг признаёт, что центральное положение в филогенетической таксономии занимает сравнительно-голоморфологический метод. Основной проблемой здесь он справедливо считает определение отношения абсолютной степени сходства и степени филогенетического родства. Простейшую формулу «чем больше сходство, тем больше филогенетическое родство» Хенниг совершенно справедливо считает неправомочной, поскольку не существует общепринятых, приводящих к истине оценок сходства, несмотря на попытки точного количественного анализа (нумерическая таксономия)*. Ввиду того, что абсолютная величина различий формы не является надёжной мерой филогенетического родства, для филогенетической систематики не имеет особого значения совершенствование методов измерения величин общего сходства.

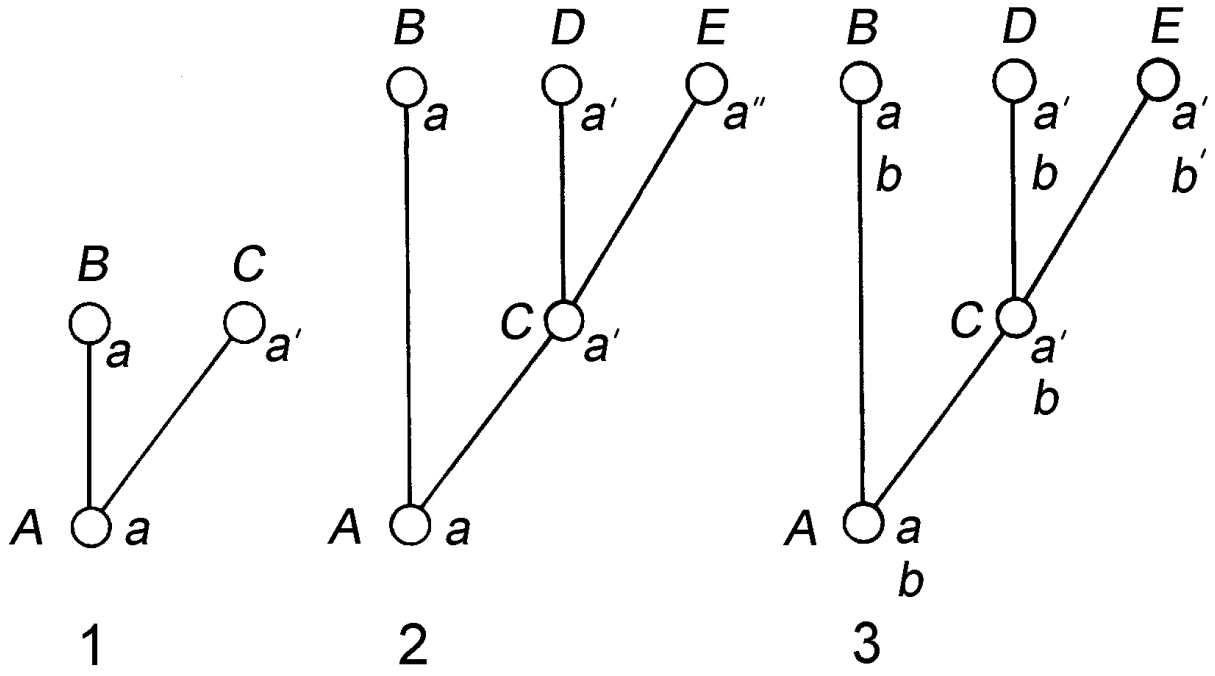

Рис. 1. Видообразование и трансформация признаков (по: Henning 1966).
Объяснения в тексте.

* Основные положения нумерической таксономии (Sokal 1967, 1968; Sokal, Sneath 1963; Sneath, Sokal 1973) могут быть сформулированы следующим образом (по: Вайнштейн 1968): 1) Идеальна таксономия, содержащая наибольшую информацию и основанная на максимально достижимом для учёта количестве признаков. 2) Все признаки имеют равное значение в построении таксонов. 3) Общее сходство (или близость) между любыми двумя единицами есть функция сходства между множеством признаков, по которым производится сравнение. 4) Отдельные таксоны оцениваются на основе различий в корреляциях признаков исследуемых групп. 5) Сходство оценивается независимо от филогенетических соображений. 6) Таксономия понимается как строго эмпирическая наука. 7) Нумерическая таксономия строит систему, основанную на числе сходных признаков у сравниваемых объектов.

В качестве альтернативы Хенниг предлагает следующие правила оценки морфологических признаков как индикаторов степени филогенетического родства, иллюстрируя их довольно простыми схемами (рис. 1). Если вид *A* расщепляется на два вида – *B* и *C* (рис. 1, 1), то всегда имеет место трансформация, по меньшей мере, одного признака предкового вида у одного из двух дочерних видов. В этом простейшем случае у родительского вида и у одного дочернего вида будет иметься один признак в состоянии *a*, который у другого вида будет присутствовать в преобразованном состоянии *a´*.

Для филогенетической систематики это положение становится важным, если дочерний вид *C*, носитель видоизменённого признака *a´*, снова расщепляется на два вида – *D* и *E*. В этом случае имеются две возможности: *a´* может быть далее преобразован в *a´´* у одного из двух новых видов (рис. 1, 2, вид *E*); *a´* может оставаться неизменным у обоих новых видов (*D* и *E*), тогда как у одного из них (*E* на рис. 1, 3) другой признак *b* преобразовался в состояние *b´*. Принимается, что в третьем случае (см. рис. 1, 3) признак *b* уже имелся у предкового вида *A* и остался неизменным при его первом расщеплении на виды *B* и *C*. Следовательно, он будет присутствовать в состоянии *b* у рецентных видов *B* и *D*, но в преобразованном состоянии *b´* у вида *E*.

Эти «признаки» (*a*, *a´*, *a´´*) являются по существу только состояниями признака, которые дал процесс эволюции путём преобразования первоначального состояния.

Признаки или состояния признака, от которых началось преобразование *(a*, *b)* в монофилетической группе, Хенниг называет плезиоморфными, а преобразованные состояния *(a´*, *a´´*, *b´*, *b´´)* – апоморфными. Это относительные понятия: признаки *a´* и *a´´* апоморфны по отношению к *a*, но *a´* плезиоморфен по отношению к *a´´*.

Присутствие общих плезиоморфных признаков у различных видов называется симплезиоморфией, присутствие общих апоморфных признаков – синапоморфией, при условии, что сравниваемые признаки принадлежат к одному и тому же трансформационному ряду.

На третьей схеме (см. рис. 1, 3) виды *B* и *D* симплезиоморфны по признаку *b*, а виды *D* и *E* синапоморфны по признаку *a´* или (рис. 1, 2) по группе признаков *a´*, *a´´*.

Виды образуют монофилетическую группу только в том случае, если их соответствие основано на синапоморфии (безразлично, будет ли эта синапоморфия обусловлена присутствием *a´* или одновременно *a´* и *a´´*). Это правило базируется на допущении, что эти апоморфные признаки были получены от предкового вида, с которым только они их и делят и который обладал ими до первого расщепления.

Обладание плезиоморфными признаками (симплезиоморфия) не оправдывает вывода, что носители этих признаков образуют монофи-

летическую группу, так как они могли получить эти признаки от общего предкового вида (см. рис. 1, 3): виды *B* и *D* получили плезиоморфный признак *b* от предкового вида *A*. Однако этот предковый вид *(A)* не обязательно является общим только для них – от него могли произойти и другие виды, являющиеся носителями апоморфных состояний того же самого трансформационного ряда: *b*, *b´*, … (рис. 1, 3, вид *E)*.

Необходимость включения общей предковой формы в состав какой-либо филогенетически единой группы видов (условие для монофилетической группы) может быть доказана только наличием синапоморфных признаков. Апоморфные признаки, характерные для частной монофилетической группы (которыми обладает только она), называются аутапоморфными*; эти признаки можно игнорировать при обсуждении её связей с другими группами. Чем больше может быть установлено аутапоморфных признаков, тем сильнее уверенность в том, что группа монофилетична.

Этот метод, основанный на установлении рядов трансформации признаков, в корне отличается от метода абсолютных измерений структурных различий. При разграничении различных состояний какого-либо признака как плезиоморфных и относительно апоморфных величина различий между этими состояниями во внимание не принимается. Однако при использовании этих, как будто простых, правил могут возникать трудности, которые сам Хенниг сгруппировал вокруг следующих вопросов:

1. Как определить, какие признаки различных видов должны рассматриваться в качестве состояний трансформации (*a, a´, a´´*…) одного и того же признака (гомология)?

2. Как определить начальное и конечное состояние трансформационного ряда (*a, a´, a´´*…) (филогения признака)?

3. Должна ли эволюция какого-либо признака всегда происходить в одном и том же направлении, или же признак может возвращаться к своему исходному состоянию (*a*, *a´ a´´*, *a´*, *a*) (обратимость)?

4. Могут ли некоторые трансформационные состояния одного признака достигаться путём трансформации другого признака (*a*, *a´*, *a´´* и *b*, *b´*, *b´´*) (конвергенция)?

5. Должно ли какое-либо конкретное видоизменённое состояние всегда достигаться только один раз, или это же самое состояние может быть достигнуто несколько раз, исходя из одного и того же первоначального состояния (параллелизм)?

---

* Такое написание уже принято в русской литературе, хотя воэможно и написание «автапоморфный». Последнее более соответствовало бы смыслу слова и правилам написания.

Хенниг детально обсуждает все эти трудности, являющиеся ограничениями метода; в частности, он подробно рассматривает вспомогательные критерии гомологии (по Ремане), косвенные правила определения направления трансформационного ряда (геологическое предшествование, хорологическая прогрессия, онтогенетическое предшествование, корреляция серий трансформаций, учёт аллометрии, кариосистематика, использование неморфологических признаков – методов трансплантации и гибридизации, химических и биохимических признаков, паразитологических методов, этологических признаков), закон Мейрика-Долло (необратимость эволюции), учёт конвергенций и параллелизмов.

Имея в виду все эти трудности, Хенниг выдвигает требование, что трансформационные ряды каких-либо признаков нельзя рассматривать изолированно по отношению к рядам других признаков, но необходимо привести в соответствие взаимоотношения нескольких рядов признаков, пользуясь методом «проверки, исправления и перепроверки».

Таким образом, по Хеннигу, путь мышления и работа систематика в этой сфере распадается на следующие этапы: 1) выяснение, принадлежат ли признаки различных видов к одному и тому же ряду филогенетических трансформаций, и, если это так, то – 2) следует ли рассматривать эти признаки как плезиоморфные или апоморфные, и, если доказана вероятность апоморфии, то – 3) следует ли рассматривать эти признаки как синапоморфии, параллелизмы или конвергенции?

Простых и надёжных критериев синапоморфии, полагает Хенниг, не существует; напротив, установление синапоморфии – это сложный путь умозаключений, причём в каждом отдельном случае необходимо доказать, что синапоморфия является наиболее вероятным допущением. Эти попытки реконструкции филогении, исходя из современного состояния признаков и их предполагаемого первоначального состояния, носят характер интеграции, сходной с методами интегрирования в математике. Критерием истины здесь, как и в других науках, является взаимосвязанность и плодотворность результатов, т.е. прогностичность теоретических построений.

Позднее (по: Henning 1981) Хенниг детально рассмотрел понятие конститутивного признака, пояснив его на примере сестринских групп чешуекрылых Lepidoptera и ручейников Trichoptera. Присутствие чешуек на крыльях является одним из конститутивных признаков чешуекрылых. У ручейников крылья волосистые. Волоски на крыльях не являются, однако, одним из конститутивных признаков ручейников, потому что волоски – предшественники чешуек, и общие предки чешуекрылых и ручейников также должны были иметь волосистые крылья. Тем не менее, крыловые волоски важны как диагностический

признак современных ручейников, они используются, чтобы отличать ручейников от чешуекрылых. Однако дело обстоит сложнее с диагностикой ископаемых остатков: ископаемое, у которого признаки жилкования и волосистости крыльев совпадают с признаками современных ручейников, может равным образом (если неизвестны другие признаки) принадлежать как к Trichoptera, так и к предковой группе Amphiesmenoptera (Trichoptera + Lepidoptera).

Третья глава книги Хеннига делится на два раздела: общий и носящий название «Филогенез и пространство». Общий раздел содержит следующие подразделы: понятия эволюции и филогенеза; монофилия и радиация; эксплозивная радиация, типогенез и сходные понятия.

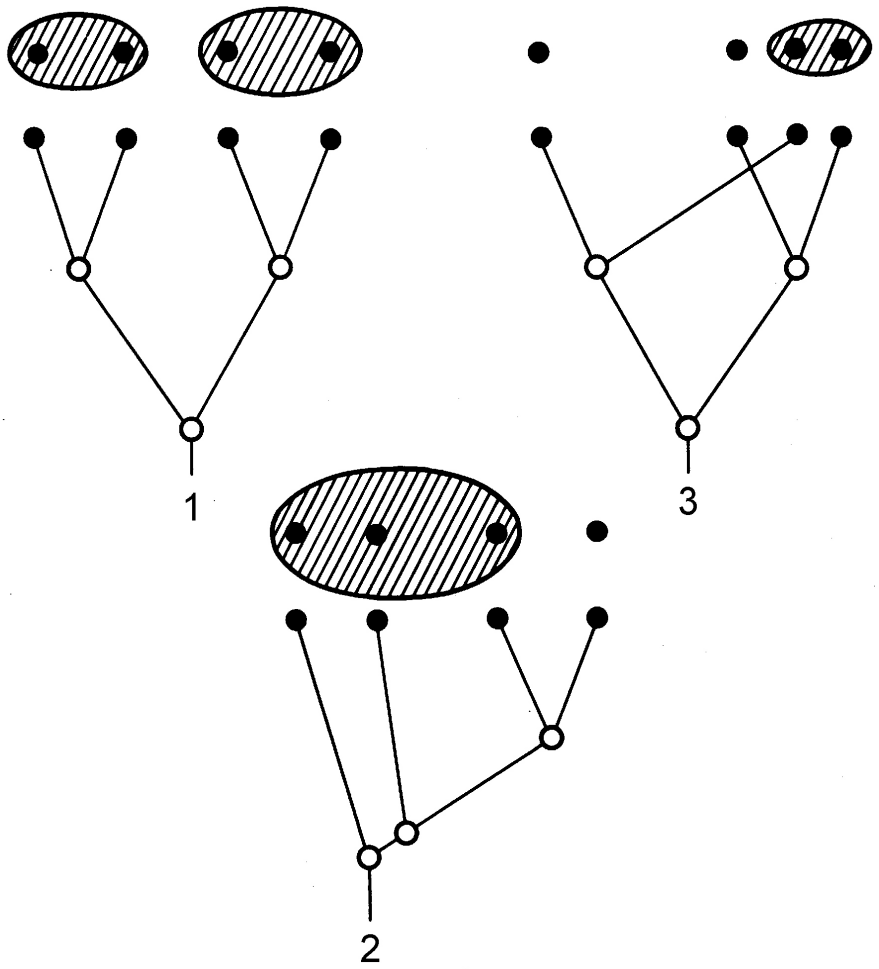

Рис. 2. Монофилия (1), парафилия (2) и полифилия (3) (по: Hennig 1981).

Весьма показательно, как Хенниг характеризует «типологическую систематику»* в сравнении с «филогенетической систематикой».

Типологическая систематика. Признаки делятся на «существенные» и на «несущественные» или «менее существенные». Однако масштаб оценки признаков весьма различен, и в конце концов

* Эта трактовка расходится с пониманием Майра (Mayr 1968b).

вопрос о том, что является «существенным результатом» эволюции, не может быть решён объективно. Все попытки сделать «результаты» эволюции основой классификации находятся в остром противоречии с филогенетической систематикой. Системы, основанные на морфологическом сходстве, могут оказаться либо монофилетическими (рис. 2, 1) (если сходство основано на синапоморфии), либо парафилетическими (рис. 2, 2) (если сходство основано на симплезиоморфии), либо полифилетическими (рис. 2, 3) (если сходство основано на конвергенции). Парафилетические (так же, как и полифилетические) группы отличаются от монофилетических групп по существу тем, что они не имеют независимой истории и не обладают ни реальностью, ни индивидуальностью. Они не имеют присущего только им общего предка и присущей только им точки происхождения во времени. При использовании системы, включающей как монофилетические, так и парафилетические группы, вряд ли можно избежать ошибочных заключений*.

Ф и л о г е н е т и ч е с к а я с и с т е м а т и к а. Вопрос о том, является ли сходство и различие (как количественное, так и качественное) существенным выражением результатов эволюции, для филогенетической систематики безразличен. Определяющее значение имеет для неё только положение признаков в трансформационных рядах. Филогенетическая систематика, пользуясь различными косвенными методами, рассматривает вероятность, с которой носители признаков могут рассматриваться как члены монофилетической группы. Надёжность результатов увеличивается при этом с увеличением числа признаков, включаемых в трансформационные ряды.

Особое значение в филогенетической систематике имеет понятие о «сестринских группах». Этим термином обозначают группы видов, которые произошли от предкового вида монофилетической группы в ходе одного и того же процесса расщепления. Между сестринскими группами часто существуют отношения географического викариирования. Задачи филогенетической систематики не исчерпываются построением системы, содержащей только монофилетические группы, но включают также поиски сестринской группы для каждой из известных групп. Эти сестринские группы должны иметь одинаковый абсолютный систематический ранг, который не определяется ни степенью морфологического сходства†, ни морфологической дифференциацией, ни географическим распространением, ни положением в окружающей среде. В филогенетической системе, по Хеннигу, координация и сопод-

* Обзор проблемы моно- и полифилии дан Л.Я.Боркиным (1983).

† В принципе Хенниг – не противник определения абсолютного ранга таксонов по степени морфологического сходства, но он выдвигает при этом жёсткое требование, чтобы соответствующие заключения делались в соответствии с принципами филогенетической систематики.

чинение групп определяются относительным возрастом их возникновения, поэтому абсолютный ранг таксона должен зависеть от возраста группы.

Основное возражение, выдвигаемое различными авторами против придания сестринским группам одинакового систематического ранга, исходит из факта существования неодинаковых темпов эволюции. Каким образом Хенниг преодолевает это противоречие? По-видимому, вступая в противоречие с самим собой, т.е. позволяя (несмотря на свои принципы) рассматривать конкретную степень морфологической дивергенции как выражение определенной скорости эволюции и предлагая при этом следующий практический выход: если темп эволюции какой-либо группы значительно выше нормы, то следует установить для этой группы более низкий абсолютный систематический ранг.

По Хеннигу, для установления абсолютного систематического ранга таксонов в связи с их возрастом, история Земли может быть разделена на несколько периодов, границы которых не обязательно должны совпадать с границами геологических эпох и периодов. Эти «периоды Хеннига» приняты им в связи с определёнными периодами усиленного вымирания видов или усиленного видообразования. Так, Хенниг различает периоды образования классов, затем периоды образования отрядов и т.д., обосновывая этот подход тем обстоятельством, что для большинства групп животных определённые периоды эволюционной активности имеют тенденцию к совпадению. Например, его условный период, начинающийся с кембрия и кончающийся девоном (включительно), назван периодом становления классов или близких таксономических категорий; период с конца девона до конца перми – периодом становления отрядов; период с начала триаса до конца раннего мела – периодом становления семейств, а период возникновения триб – с начала позднего мела до конца олигоцена.

Эта позиция Хеннига находится в противоречии с традиционными представлениями систематиков. По Хеннигу, так называемые «отряды» плацентарных млекопитающих, возникшие в позднем мелу и, таким образом, сравнимые с семействами круглошовных мух Cyclorrhapha, должны бы быть названы трибами; сумчатые и плацентарные млекопитающие – низведены до ранга семейств, а все млекопитающие должны были бы называться отрядом. Следуя своему жёсткому принципу ещё далее, Хенниг пишет, что было бы логичным считать, «так называемые роды» ракообразных Ostracoda (достоверно известные из ордовика) классами. Однако, как признаёт сам Хенниг, такие изменения ранга таксонов покажутся большинству зоологов делом неосуществимым и абсурдным, поскольку они находятся в плену типологического мышления. По его мнению, любой систематик, решивший держаться филогенетической системы, не должен отвергать принципы

филогенетической систематики даже в отдельных случаях, иначе его действия будут непоследовательны. Тем не менее, уступая традиционным чувствам систематиков, которые никогда не соглашаются на уменьшение ранга изучаемых ими групп животных, Хенниг допускает возможность предварительного компромисса с ними. Для этого он предлагает принять различные масштабы времени для разных групп животных. Так, например, период становления отрядов предлагается установить для млекопитающих с позднего мела до олигоцена, а для насекомых – с конца девона до конца перми. По мнению Хеннига, такой компромисс позволил бы сохранить существующую систему рангов большинства групп животных, а для сравнимости этих групп следовало бы ввести своего рода переводную таблицу рангов; этот компромисс имел бы недостатки любого компромисса, но тем не менее создавал бы основу для сравнения эквивалентных категорий в разных группах животных.

Итак, в том смысле и в той форме, как это было представлено в рассматриваемой монографии (Henning 1966), принципы Хеннига сводятся в основном к следующему:

1. Классификация последовательно отождествляется с филогенией, точнее даже, с генеалогией.

2. Система представляется как иерархия дихотомического деления групп, которые должны быть строго монофилетическими.

3. Порядок соподчинения групп, т.е. их относительный ранг, определяется только временем их возникновения.

4. Абсолютные величины различий и сходства не имеют значения при построении филогенетической системы, однако морфологические и прочие признаки могут быть косвенными индикаторами филогенетического родства.

5. Каждая монофилетическая группа может иметь только одну сестринскую группу, возникшую одновременно с ней в процессе одного и того же деления.

6. Сестринские группы должны иметь одинаковый абсолютный систематический ранг, определяемый временем их возникновения.

7. Задача филогенетической систематики – не отображение результатов эволюции, а лишь представление филогенетических связей на основе последовательности возникновения сестринских групп.

Отзывы Майра и Дарлингтона о теории филогенетической систематики

Э.Майр, один из создателей современной теории эволюционной систематики, рассмотрел принципы Хеннига в нескольких важных работах (Mayr 1965, 1968a, 1974). Отмечая обострение дискуссии вокруг проблем биологической классификации, он перечисляет пять основ-

ных теорий биологической классификации: 1) эссенциализм (с типологизмом); 2) номинализм (с фенетизмом и нумерической систематикой); 3) эмпиризм; 4) кладизм и 5) эволюционную классификацию. Хеннига Майр называет одним из самых ярких представителей кладизма. По мнению Майра, Хенниг необоснованно приписал своему направлению право называться «филогенетической систематикой», так как ветвление является только одним из процессов филогении; например, степень последующего расхождения ветвей столь же важна, как и ветвление. Майр критикует Хеннига за приравнивание степени генеалогического родства к степени генетического родства и отмечает абсурдность принципа установления абсолютного ранга таксонов по времени их возникновения. Вместе с тем Майр признаёт, что предлагаемые Хеннигом методы установления филогенетического родства имеют много достоинств.

Ответ Хеннига Майру (Henning 1975) отмечен чертами формальной логики и в значительной мере посвящён обсуждению терминов. Хенниг обвиняет Майра в логически нечётком формулировании постулатов и характеризует его систему взглядов как додарвиновскую, даже аристотелевскую. Он критикует Майра за то, что им принимается во внимание при построении системы не только филогенетическая («кладистическая») информация, но и информация о «результатах эволюции» (адаптиогенетическая и экофункциональная). При этом Хенниг отмечает невозможность точной оценки «результатов эволюции». По мнению Хеннига, некорректность Майра отчётливо проявляется в его желании строить «эволюционную систему» методом «синтеза» в соответствии с двумя различными точками зрения: филогенетической, с одной стороны, и адаптиогенетической (экофункциональной), с другой. Хенниг полагает, что, имея дело с системами, построенными в соответствии с принципами Майра, пользователи никогда не смогут установить, обоснована ли какая-либо группа (таксон) филогенетически или адаптиогенетически (экофункционально), поэтому подход Майра снижает информационное содержание системы.

Майр и Дарлингтон критиковали Хеннига также за абсолютизацию принципа дихотомии, отмечая, что в природе может иметь место множественное расщепление или радиация. Отвечая на эту критику, Хенниг указывает, что если строго дихотомическое ветвление филогенетического древа не может быть продемонстрировано, то при этом никогда нельзя доказать, что имело место множественное расщепление. Он подчёркивает, что принцип «только одной сестринской группы», хотя и недоказуемый строго эмпирически, имеет большую эвристическую ценность, ибо заставляет исследователя тщательно изучить каждый случай, где дихотомия ещё не установлена. В качестве примеров Хенниг приводит два принципа классификации пресмыкающихся

и птиц (традиционный и поддерживаемый Хеннигом принцип таксономического сближения птиц с крокодилами), а также различные схемы классификации первичнобескрылых насекомых по отношению к крылатым.

П.Дарлингтон, крупный зоогеограф и эволюционист, откликнулся на книгу Хеннига обширной рецензией (Darlington 1970). Он отметил, что концепция Хеннига – не филогенетическая систематика, а кладизм, и что центральный тезис кладизма заключается в понимании монофилии в особом, жёстком смысле и в определении ранга таксонов только по времени их возникновения. Дарлингтон критикует Хеннига за слишком безоговорочное сведение систематики (таксономии) к филогении, даже более того, к генеалогии и отмечает чрезмерную схематизацию и примитивизацию Хеннигом многих процессов. По мнению Дарлингтона, Хенниг придаёт дихотомии слишком большое значение, что является слишком упрощённой идеализацией сложного эволюционного процесса видообразования. Кроме того, как указывает Дарлингтон, Хенниг различает «признаки» и «носители признаков», но при дальнейшем изложении часто забывает об этом, что приводит к ряду недоразумений. Особенно интересно следующее наблюдение Дарлингтона. Всех инакомыслящих Хенниг трактует как «типологистов», несмотря на различия в их взглядах, причем «типологизм» стал уже как бы бранным словом. Это слово применялось первоначально по отношению к тем древнегреческим философам, которые старались рассматривать всё разнообразие природы с точки зрения идеализированных «типов». Так как кладисты стремятся представить реальные эволюционные процессы как чрезмерно упрощённые и идеализированные схемы, то именно кладисты и представляются Дарлингтону истинными «типологистами». Но ещё худшими «типологистами» Дарлингтон называет тех специалистов, кто разрабатывает математические модели эволюционных процессов, а затем поступает так, как будто эти модели являются реальностью, и природа должна в них укладываться*.

Заключение

Итак, теория филогенетической систематики и современный кладизм явились выдающимся событием в истории биологии двадцатого столетия. Можно ожидать, что под знаменем кладизма будет происходить развитие систематики и в начале века грядущего, хотя не исключена и вероятность разочарования. Хенниг заставил систематиков вновь задуматься над некоторыми проблемами, которые казались им

* Математические модели являются важным инструментом, но лишь инструментом познания природы.

либо решёнными, либо незначительными. Существование таких крайних точек зрения, как кладизм, с одной стороны, и нумерическая систематика, с другой стороны, несомненно, будет полезным для установления степени компромисса, который бы правильно отражал и генеалогию, и результаты эволюции. Кладизм и фенетика – направления полярные и пока преимущественно аналитические, но следующим этапом развития систематики неизбежно и закономерно будет этап синтеза. Каким явится этот синтез, покажет будущее. Хотелось бы надеяться, что это будет эволюционная систематика* с учётом наиболее ценного и здравого, что дал или еще даст кладизм, а также некоторых достижений фенетики. Система взглядов Хеннига – это произведение сильного ума, оказавшее глубокое влияние на мышление биологов. Она – яркий результат воздействия логической (даже формально-логической) систематики на биологическую, и поскольку предмет биологической систематики гораздо шире только генеалогии, то нельзя, к сожалению, не высказать опасений, что кладизм Хеннига уже в своей сущности носит черты логического (рационалистического) редукционизма†. В то же время это направление с его методами стало одним из мощных инструментов познания в систематике и филогенетике и вошло в систему и стиль взглядов современной «эпохи информации». Формализованный характер методологии филогенетической систематики и её современной модификации в виде кладизма оказался весьма приемлемым для компьютерной интерпретации. Однако, как и всякая односторонняя, хотя и логически чёткая система взглядов, эта теория вряд ли вполне адекватно отражает все сложные процессы эволюции организмов в реальной живой природе.

Литература

Боркин Л.Я. 1983. Проблема моно- и полифилии в эволюционной теории // *Развитие эволюционной теории в СССР (1917-1970-е годы)*. Л.: 405-421.

Вайнштейн Б.А. 1968. О числовой таксономии // *Журн. общ. биол.* **29**, 2: 153-167.

Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1971. О фенетической и филогенетической системах // *Зоол. журн.* **50**, 1: 5-14.

Расницын А.П. 1983. Филогения и систематика // *Теоретические проблемы современной биологии*. Пущино: 41-49.

Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. 1974. Филогенетика и принципы построения естественной системы // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **53**: 30-43.

Татаринов Л.П. 1977. Классификация и филогения // *Журн. общ. биол.* **38**: 676-689.

Татаринов Л.П. 1984. Кладистический анализ и филогенетика // *Палеонтол. журн.* 3: 3-16.

---

* В более широком смысле, чем только направление, развиваемое Э.Майром и его последователями (Майр 1971).

† Сведения сложных явлений к более простым.

Шаталкин А.И. 1988. *Биологическая систематика*. М.: 1-184.
Anonym 1978. Willi Henning (20.4.1913–5.11.1976) // *Beitr. Entomol.* **28**, 1: 169-177.
Ax P. 1984. *Das phylogenetische System, Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese*. Stuttgart; New York: 1-349.
Darlington P.J., Jr. 1970. A practical criticism of Hennig-Brundin «phylogenetic systematics» and Antarctic biogeography // *Syst. Zool.* **19**, 1: 1-18.
Ferguson A. 1980. *Biochemical Systematics and Evolution*. Blackie; Glasgow; London: 1-194.
Hennig W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetische Systematik*. Berlin: 1-370.
Hennig W. 1965. Phylogenetic systematics // *Ann. Rev. Entomol.* **10**: 97-116.
Hennig W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana, Chicago, London: 1-263.
Hennig W. 1969. *Die Stammesgeschichte der Insekten*. Frankfurt am Main: 1-436.
Hennig W. 1975. «Cladistic analysis or cladistic classification?» A reply to Ernst Mayr // *Syst. Zool.* **24**, 2: 244-256.
Hennig W. 1979. *Phylogenetic systematics*. Shampaign: 1-280.
Hennig W. 1981. *Insect Phylogeny*. Chichester: 1-514.
Hennig W. 1982. *Phylogenetische Systematik*. Berlin; Hamburg: 1-246.
Hennig W. 1983. *Stammesgeschichte der Chordaten*. Hamburg; Berlin: 1-208.
Hennig W., Schlee D. 1978. Abriss der phylogenetischen Systematik // *Stuttgarter Beitr. Naturkunde*. Ser. A (Biol.) **319**: 1-11.
Mayr E. 1965. Classification and phylogeny // *Amer. Zool.* **5**, 1: 165-174.
Mayr E. 1968a. Theory of biological classification // *Nature* **220**, 5167: 545-548.
(Mayr E.) Майр Э. 1968b. *Зоологический вид и эволюция*. М.: 1-597.
(Mayr E.) Майр Э. 1971. *Принципы зоологической систематики*. М.: 1-454.
Mayr E. 1974. Cladistic analysis or cladistic classification? // *Zeitschr. Zool. Systematik u. Evolutionsforsch.* **12**, 2: 94-128.
Sneath P.H.A., Sokal R.R. 1973. *Numerical Taxonomy. The Principles and Practice of Numerical Classification*. San Francisco: I-XVI, 1-573.
(Sokal R.R.) Сокэл Р.Р. 1967. Современные представления о теории систематики // *Журн. общ. биол.* **28**, 6: 658-674.
(Sokal R.R.) Сокэл Р.Р. 1968. Нумерическая таксономия: методы и современное развитие // *Журн. общ. биол.* **29**, 3: 297-315.
Sokal R.R., Sneath P.H.A. 1963. *Principles of Numerical Taxonomy*. San Francisco; London: 1-359.
Wiley E. 1981. *Phylogenetocs: the Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. New York: 1-439.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск **394**: 21-23*

Хищничество хохотуньи *Larus cachinnans* на Алаколь-Сасыккольской системе озёр

Н.Н.Березовиков

Лаборатория орнитологии, Институт зоологии Центра биологических исследований Министерства образования и науки Республики Казахстан, проспект Аль-Фараби, 93, Академгородок, Алматы, 050060, Казахстан. E-mail: InstZoo@nursat.kz

Поступила в редакцию 14 ноября 2007

Во время обследования 5-22 июля 2007 дельты реки Тентек (южное побережье оз. Сасыкколь) на мониторинговых озёрах Карамойын (46° 28´ с.ш., 80°54´ в.д.) и Байбала (46°27´ с.ш., 80°57´ в.д.) впервые с 1999 года отмечена крайне низкая численность водоплавающих и околоводных птиц, а также почти полное отсутствие выводков у речных и нырковых уток (см. таблицу), хотя в предыдущие годы эти водоёмы изобиловали водяными птицами.

При выяснении причин этого явления было установлено, что из-за низкого уровня воды (при недостаточном поступления воды летом и осенью) зимой 2005/06 и 2006/07 в этих озёрах произошли заморные явления, вызвавшие гибель рыбы и озёрных лягушек *Rana ridibunda*. Вследствие этого же на озёрах почти не нерестилась рыба, что ухудшило кормовые условия для рыбоядных птиц.

В результате этого гнездившиеся здесь хохотуньи *Larus cachinnans* из-за недостатка кормов переключились на добычу пуховых птенцов поганок, уток, речных *Sterna hirundo* и чёрных *Chlidonias nigra* крачек, почти полностью истребив имевшиеся выводки. Это же подтверждают инспектора охраны Алакольского заповедника. Лишь в одном из обнаруженных выводков серой утки *Anas strepera* осталось 2 крупных пуховых птенца, а в 5 выводках чомги *Podiceps cristatus* сохранилось по 1 птенцу. У красноносых *Netta rufuna* и белоглазых *Aythya nyroca* нырков взрослые вообще держались без молодняка. В колониях речных и чёрных крачек птенцы встречались единично. Сравнительно мало лётных молодых, ещё опекаемых и подкармливаемых взрослыми, было и среди самих хохотуний.

На других обследованных водоёмах дельты Тентека, где численность хохотуньи была низкой, выводки уток встречались чаще. На южном побережье озера Сасыкколь, в заливе у мыса Чагырлы (46° 29´ с.ш., 80°58´ в.д.), 5 июля 2007 замечена самка красноносого нырка, выплывшая из зарослей тростников с выводком из 6 пуховых птенцов в возрасте 5-7 сут. Вскоре появилась взрослая хохотунья и дважды спикировала на неё. Самка, хлопая крыльями по воде и издавая бес-

покойные скрипучие крики, попыталась увернуться от нападений. В это время к нападавшей чайке присоединилось ещё 6 летавших поблизости хохотуний. Поочерёдно пикируя на утку, чайки отвлекли её внимание и стали схватывать одного за другим утят, отлетая с ними в сторону. В течение 4-5 мин все птенцы были переловлены, унесены и съедены.

Численность водоплавающих и околоводных птиц
на озере Карамойын 7 и 8 июля 2007
(протяжённость учётного маршрута
на охотничьей байдарке 18.7 км)

Виды птиц	Учтено особей:	
	взрослых	птенцов
Podiceps grisegena	1	0
Podiceps cristatus	42	5
Pelecanus crispus	82	29
Phalacrocorax carbo	12	0
Ardea cinerea	17	0
Egretta alba	8	0
Cygnus olor	5	0
Anas strepera	18	2
Netta rufuna	42	0
Aythya nyroca	11	0
Oxyura leucocephala	1	0
Fulica atra	28	0
Gallinula chloropus	6	0
Larus cachinnans	25	10
Strena hirundo	95	5
Chlidonias niger	23	2
Chlidonias hybrida	18	0
Всего	434	53

В другом случае, 7 июня 2004, во время сплава на лодке по полноводной протоке Туюксу был замечен плывущий выводок кряквы *Anas platyrhynchos* с 6 пуховичками. В это время слетелось 10 хохотуний, которые сразу же принялись пикировать на выводок. Птенцы пытались спастись ныряя, а самка, хлопая крыльями по воде, отбивалась от нападавших чаек, но безуспешно. Двух пуховичков хохотуньям сразу же удалось схватить, при этом они с жадностью заглатывали их в полёте, не присаживаясь на воду. Только вмешательство людей, подплывших на лодке и поднявших шум, спасло остальных птенцов от гибели и позволило им скрыться в ближайших зарослях рогоза.

Попавшаяся однажды в сеть взрослая хохотунья отрыгнула пухового птенца утки и пуховичка лысухи *Fulica atra* (А.И.Великотский,

устн. сообщ.). На озере Байбала 8 июля 2004 наблюдались случаи ловли хохотуньями пуховых птенцов чёрной крачки, а на озере Карамойын 17 мая 2005 чайка поймала и съела пуховичка чомги. Примечательно, что на этих озёрах в радиусе 200 м от гнёзд хохотуний практически не бывает гнёзд других птиц.

Наши наблюдения за кормовым поведением хохотуньи на Алаколь-Сасыккольской системе озёр как в этом, так и в предыдущих годах свидетельствуют, что эта чайка регулярно занимается хищничеством, а при недостатке кормов может специализироваться на добыче птенцов водоплавающих и околоводных птиц, значительно снижая успешность их размножения. На отдельных водоёмах они уничтожают до 50-80% птенцов в выводках водоплавающих птиц.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск **394**: 23-25*

Групповое поселение крачек и куликов на искусственной насыпи в пойме Нижней Оби

С.П.Пасхальный

Экологический научно-исследовательский стационар Института экологии растений и животных УрО РАН. ул. Зеленая горка, 21, г. Лабытнанги, Ямало-Ненецкий автономный округ, 629400, Россия. E-mail: spas2006@yandex.ru

Поступила в редакцию 19 октября 2007

Около города Лабытнанги (66°40´ с.ш., 66°30´ в.д.) в пойме реки Оби находится производственная территория, где расположен речной порт с системой подъездных путей, складские базы и вспомогательные сооружения. Железнодорожные пути и автодороги проложены здесь по искусственным насыпям из глинистой и песчано-гравийной смеси и щебня. В одном из мест отсыпка из мелкого щебня простирается на некотором удалении от самой железнодорожной насыпи, примыкает к озеру и представляет собой систему своеобразных «островков», соединённых узкими перемычками, и полуостровов. Растительности у дороги нет, а на «островках» есть разреженный покров из лишайников, мхов, травянистых растений и мелких кустиков ивы. Местами территория завалена различным мусором.

Здесь в июле 2007 г. на участке размером 70×200 м мы обнаружили групповое поселение речных крачек *Sterna hirundo* и куликов: мородунок *Xenus cinereus*, галстучника *Charadrius hiaticula*, малого зуйка

Ch. dubius и белохвостого песочника *Calidris temminckii*. В августе здесь же держалась самка турухтана *Philomachus pugnax*, но признаков беспокойства (у гнезда или выводка) не проявляла.

В состав поселения входили 3 пары крачек, 5 пар мородунок и по одной паре галстучников, малых зуйков и песочников. Ещё одна пара мородунок позднее была обнаружена к западу от этого поселения, примерно в 200 м от его центра, возле другой ветки железной дороги.

Два гнезда мородунок располагались по одну сторону железной дороги на захламлённой глинистой площадке, и два – по другую, среди камней у основания насыпи и в 5 м от неё под прикрытием доски. Расстояния между гнёздами составляли 10-20 м. Пятое гнездо мородунки находилось по другую сторону залива на островке из мелкого щебня с разреженной растительностью, в 30-50 м от остальных.

На соседнем щебенчатом островке, не далее 30 м от ближайших гнёзд мородунок, размещались гнёзда речной крачки и галстучника, расстояние между которыми составляло 3 м. 12 июля в гнезде крачки было 2 яйца, в гнезде галстучника – 4.

В 50 м к западу от этих гнёзд на щебенчатой площадке с мусором активно беспокоилась пара малых зуйков, однако их гнездо найдено не было. В 20 м севернее при первом посещении участка держалась пара белохвостых песочников, но позднее они исчезли.

Гнёзда остальных пар речных крачек не найдены, судя по всему, у них уже прошло вылупление птенцов.

Размножение части птиц оказалось неуспешным. Четыре из пяти гнёзд мородунки были разорены (3 до 5 июля, 1 – до 16-го). В единственном уцелевшем гнезде 22 июля из 4 яиц успешно вылупились 3 птенца, но и они, очевидно, погибли, т.к. при последующих посещениях беспокоившихся птиц здесь не встречали. Пара мородунок, которую мы нашли в 200 м западнее этого поселения, 15 августа активно беспокоилась.

В гнёздах речной крачки и галстучника 16 июля яиц уже не было. Галстучник продолжал держаться в этом месте и проявлять беспокойство до 23 июля, а малый зуек и три пары крачек – до 15 августа.

Следует отметить, что в 2007 году уровень залития поймы был очень высоким, высокая вода держалась до сентября, и площадь биотопов, пригодных для гнездования птиц, сильно сократилась. Это может быть одной из причин формирования группового поселения, поскольку, например, для мородунки колониальное гнездование в регионе не характерно, а для речной крачки является факультативным. Так как наиболее высокие уровни местообитаний в этой части поймы созданы искусственно, но площадь тех из них, где птицы могут гнездиться, сравнительно невелика, именно в антропогенном ландшафте стало возможным возникновение такой многовидовой агрегации. Эта

же причина может объяснять активное проникновение мородунки и речной крачки в антропогенный ландшафт.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск **394**: 25-27*

Новые данные по воробьиным птицам Архангельского севера

В.Я.Паровщиков

*Второе издание. Первая публикация в 1959**

Многолетние наблюдения, проводящиеся круглогодично в одном и том же пункте, позволяют уловить такие детали в изменении состава фауны, которые ускользают при кратковременных сезонных исследованиях. Именно такими возможностями обладал автор, проводивший орнитологические наблюдения в Архангельской области, преимущественно на территории Слободского бобрового заказника (в 40 км к югу от Архангельска), с 1930 года по настоящее время (1959 г.).

В данном сообщении приводятся наиболее интересные сведения, не вошедшие в сводку «Птицы Советского Союза» (1951-1954), позволяющие судить об изменениях орнитофауны воробьиных птиц этого района. По своему характеру эти изменения могут быть разделены на три группы:

I. Проникновение к северу распространённых южнее видов птиц, обусловленное расширением культурного ландшафта

Примером этого рода изменений орнитофауны может служить появление под Архангельском коноплянки *Acanthis cannabina*, которая с 1949 г. стала здесь обычной, встречаясь вдоль линии железной дороги и в долине Северной Двины. Последние годы коноплянка стала гнездиться также в небольших участках культурного ландшафта, окружённых лесными массивами.

Несколько позднее удалось подметить проникновение к нам другого вида – лесного жаворонка *Lullula arborea*, который наблюдался и добыт 3 мая 1953 в 40 км к югу от Архангельска. Птица держалась в стайке обычных в наших местах полевых жаворонков *Alauda arvensis*.

* Паровщиков В.Я. 1959. Новые данные по воробьиным птицам Архангельского севера // *Орнитология* **2**: 102-103.

Последние два года пение юлы неоднократно слышалось под Архангельском, однако точных доказательств гнездования пока нет.

В дополнение можно указать на более далёкое, чем ранее было известно, распространение к северу ещё одного вида, непосредственно не связанного с культурным ландшафтом – малой мухоловки *Ficedula parva*. Эта птичка в Архангельской области дошла до южных берегов Белого моря, а к востоку встречается между низовьями Вычегды и рекой Пинегой. Местообитания малой мухоловки на Архангельском севере – сухие высокоствольные ельники, близ осветлённых мест.

II. Изменения орнитофауны, связанные с пролётом птиц, гнездящихся в горах Кольского полуострова

Сюда относится пока единственный случай встречи в Архангельской области европейских горных чечёток *Acanthis flavirostris flavirostris* (Linnaeus, 1758). Самец этого вида добыт из стайки 25-30 штук 13 апреля 1956 на Караваевском болоте, близ озера Слободское.

Аналогичное явление представляет, без сомнения, пролёт скандинавского горного конька *Anthus spinoletta littoralis* C.L.Brehm, 1823. До 1950 года этот вид встречался под Архангельском осенью – в августе и сентябре. Однако за последние 6 лет мы наблюдаем его не только на осеннем, но и на весеннем пролёте. В гнездовое время эта птица ни разу не отмечена.

Сюда же относится находка белозобого дрозда *Turdus torquatus torquatus* Linnaeus, 1758, ближайшее гнездовье которого расположено на Кольском полуострове. Одиночный самец этого вида добыт 11 апреля 1953 на картофельном поле неподалеку от озера Слободское. Вес птицы 90 г, семенники 2.8×2.0 мм, в желудке найдены остатки жужелицы, гусениц, сороконожек, а также ягоды брусники и шиповника.

III. Изменения орнитофауны, связанные с продвижением сибирских птиц на запад

До последнего времени крайней западной точкой распространения восточной желтоголовой трясогузки *Motacilla citreola citreola* Pallas, 1776 была Мезень, где она обнаружена нами летом 1944 г. Однако в последние годы эта птица продвинулась дальше на запад: в 1953-1955 годах *M. citreola* гнездились под Архангельском, где они выбирали для своего местообитания обширные кочковатые болота.

Другим примером движения к западу сибирских птиц служат единичные случаи гнездования под Архангельском пятнистого конька *Anthus hodgsoni hodgsoni* Richmond, 1907. 9 июля 1939 на моховых болотах у реки Слобозерки и близ озера Вакушье нами найдены на гнездовье 2 пары этого вида; из них добыто по 1 экз.

Иное значение имеют осенние налёты кедровок, связанные с неурожаем кормов в их гнездовой области. За время с 1930 по 1956 год нами отмечено 5 налётов кедровок. Однако в первых 3 случаях (1931, 1938, 1950) к нам залетали близко гнездящиеся европейские кедровки *Nucifraga caryocatactes caryocatactes* (Linnaeus, 1758). Но в 1951 и 1954 годах в Архангельскую область в большом количестве налетели сибирские кедровки *N. c. macrorhynchos* C.L.Brehm, 1823, выселившиеся из далеко расположенной гнездовой области. В 1951 г. сибирские кедровки держались под Архангельском долго (с 13 августа по 5 октября). В 1954 г. они появились на Пинеге (Карпогорский р-н) в начале октября и держались там до 15-20 октября; под Архангельском отмечены с 17 по 28 октября, а на западе области (по среднему и нижнему течению Онеги) – с 20 по 30 октября. Всюду кедровки держались парами: на 20-километровом маршруте мы насчитывали 3-7 пар.

Как видно, изменения орнитофауны воробьиных птиц Архангельской области за последние годы носят различный характер и вызываются различными причинами.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск **394**: 27-30*

О воздушной охоте чеглока *Falco subbuteo* на насекомых

А.Г.Резанов

Кафедра биологии животных и растений, Московский городской педагогический университет, ул. Чечулина 1, Москва, 119004, Россия. E-mail: RezanovAG@cbf.mgpu.ru

Поступила в редакцию 21 декабря 2007

Чеглок *Falco subbuteo* – вид, специализировавшийся на добывании птиц и насекомых в воздухе. Воздушная охота за насекомыми характерна для чеглока на всём пространстве его ареала, о чём прямо или косвенно сообщается в многочисленных публикациях (Холодковский, Силантьев 1901; Дементьев 1951; Корелов 1962; Ковшарь 1966, 1988; Птушенко, Иноземцев 1968; Захидов, Мекленбурцев 1969; Панов 1973; Данилов 1976; Григорьев и др. 1977; Cramp, Simmons 1982; Мальчевский, Пукинский 1983; Резанов 1983; Митропольский и др. 1987; Milsom 1987; Шепель 1992; Березовиков и др. 2000; Мельников 2000; Андреев 2003; Васильченко 2004; и др.). При наличии скоплений насекомых в воздухе чеглоки могут охотиться группами (Natorp 1951;

Simson 1966; Reynolds 1973 – цит. по: Cramp, Simmons 1982). По-видимому, лишь Н.А.Холодковский, А.А.Силантьев (1901) сообщали, что чеглоки могут схватывать насекомых в воздухе при помощи клюва. Все другие авторы, описывая охоту этих соколов, указывают, что они на схватывают насекомых только лапами (Дементьев 1951; Ковшарь 1966; Захидов, Мекленбурцев 1969; Панов 1973; Cramp, Simmons 1982; Резанов 1983). В подавляющем большинстве публикаций сама воздушная охота чеглоков за насекомыми подробно не описывается – констатируется лишь сам факт добывания летающих стрекоз и крупных жуков.

Вечером 27 сентября 2007 в районе Якорной щели (Краснодарский край) над лесистой котловиной между берегом Чёрного моря и склоном горы пролётные чеглоки (до 2-5 птиц одновременно) на высоте 40-100 м охотились на летающих насекомых (зарегистрировано добывание крупной стрекозы). Здесь же за насекомыми охотились 3-4 чайки-хохотуньи *Larus cachinnans*. (Назвать действия птиц совместной охотой нельзя, поскольку никаких кооперативных взаимодействий между ними не наблюдалось). В этот же день одиночный чеглок охотился за насекомыми над садами на высоте 15-20 м.

Наличие кормовых попыток я фиксировал по «выбрасыванию» соколами лап для схватывания добычи. Число кормовых попыток подсчитывал у различных особей, прослеживая за их охотой в течение 30-60 с. Для расчёта интенсивности охоты число попыток экстраполировалось. Интенсивность охоты составила 8.87 ± 1.91 попыток в 1 мин ($S.D.$ = 2.54; lim 4-13; P = 0.001; n = 24). Эффективность охоты проследить было сложно, но иногда удалось отметить, как соколы после «выбрасывания» ног с целью схватить добычу подносили лапы к клюву. Добыча поедалась сразу же, в полёте.

Чеглоки брали добычу, используя подлёты снизу («свечки»), а также схватывали насекомых под собой, догоняя их по прямой в горизонтальной плоскости или «переваливаясь» на крыло, чтобы схватить добычу, находящуюся сбоку от траектории полёта.

Во время охоты у соколов отмечено чередование типов и режимов полёта. При разыскивании воздушных насекомых и выходе на дистанцию атаки чеглоки летали кругами (облавливая скопление насекомых), чередуя машущий полёт и скольжение. Во время атаки, которую чеглоки обычно начинали после скольжения, птицы использовали машущий полёт в форсированном режиме.

На основе наблюдений автора в 1978 году в Московской области и в Дагестане (Резанов 1983), а также в Краснодарском крае (Якорная щель, сентябрь 2007), выделены следующие кормовые методы, используемые чеглоком во время воздушной охоты на насекомых:

1) *Поисковый полёт и атака с подлётом к добыче снизу («свечка»).*

Место наблюдения: Якорная щель (Краснодарский край), сентябрь 2007 г. Комментарии: При массовом скоплении насекомых птицы обычно используют круговой полёт, облетая скопление. Поисковый полёт обычно осуществляется в одной горизонтальной плоскости (возможно пологое снижение или набор высоты). Атака обнаруженной добычи – короткий бросок-подлёт («свечка») и взятие добычи лапами.

2) *Поисковый полёт и атака в угон в горизонтальной плоскости. Взятие добычи под собой или сбоку от себя при помощи лап*. Место наблюдения: Московская обл., Озерки, июнь 1978 г.; Якорная щель (Краснодарский край), сентябрь 2007 г.

3) *Поисковый полёт и схватывание лапами под собой летящей навстречу добычи*. Место наблюдения: Московская обл., Озерки, июнь 1978 г. Комментарии: Самая неэффективная охота в результате высокой относительной скорости летящих навстречу друг другу объектов.

4) *Поисковый полёт и атака со снижением высоты (пологое пикирование)*. Место наблюдения: Московская обл., Озерки, июнь 1978 г.

5) *Низкий «вспугивающий» полёт над травой и броски за взлетающими насекомыми*. Место наблюдения: Московская обл., Озерки, июнь 1978 г.

6) *Поисковый полёт и атака в порхающем полёте, повторяющем движения добычи*. Место наблюдения: Дагестан, август 1978. Комментарии: Преследование в течение минуты крупной бабочки.

7) *Воздушное сопровождение движущихся объектов, вспугивающих добычу* (по: Зарудный 1888). Место наблюдения: Оренбургский край. Комментарии: «Часто в предвечернюю пору [чеглоки – *А.Р.*] следуют около едущего экипажа и ловят птичек, которых лошади сгоняют с дороги. Молодые птицы, которым охота удаётся с трудом, следуют за экипажем иногда целую версту» (Зарудный 1888, стр. 199).

Несмотря на ограниченность информации по особенностям воздушной охоты чеглока за насекомыми, можно отметить определённые различия в кормовых методах этого вида в разных регионах. В частности, в Якорной щели (Краснодарский край) охотящиеся чеглоки использовали «свечки», а в Озерках (Московская обл.) – пикирования; причём обращал на себя внимание факт отсутствия «свечек» (Резанов 1983). Возможно, наблюдающиеся различия в деталях кормового поведения чеглоков связаны с их принадлежностью к определённым локальным популяциям.

Литература

Андреев В.А. 2003. О редких птицах окрестностей Казани // *Рус. орнитол. журн.* **12** (224): 605-606.

Берёзовиков Н.Н., Самусев И.Ф., Хроков В.В. 2000. Материалы к орнитофауне поймы Иртыша // *Рус. орнитол. журн.* **9** (93): 3-20.

Васильченко А.А. 2004. *Птицы Кемеровской области*. Кемерово: 1-487.

Григорьев Н.Д., Попов В.А., Попов Ю.К. 1977. Отряд соколообразные (дневные хищные птицы) Falconiformes // *Птицы Волжско-Камского края: Неворобьиные*. М.: 76-117.

Данилов О.Н. 1976. *Хищные птицы и совы Барабы и Северной Кулунды*. Новосибирск: 1-159.

Дементьев Г.П. 1951. Хищные птицы // *Птицы Советского союза*. М., **1**: 70-341.

Зарудный Н.А. 1888. Орнитологическая фауна Оренбургского края // *Зап. Акад. наук* **57**, прил. 1: 1-338.

Захидов Т.З., Мекленбурцев Р.Н. 1969. *Природа и животный мир Средней Азии: Позвоночные животные*. Ташкент, **1**: 1-427.

Ковшарь А.Ф. 1966. *Птицы Таласского Алатау*. Алма-Ата: 1-435.

Ковшарь А.Ф. 1988. *Мир птиц Казахстана*. Алма-Ата: 1-272.

Корелов М.Н. 1962. Отряд хищные птицы – Falconiformes // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, **2**: 488-707.

Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 1983. *Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана*. Л., **1**: 1-480.

Мельников Ю.И. 2000. К авифауне бассейна Нижней Тунгуски в пределах Иркутской области // *Рус. орнитол. журн.* **9** (89): 10-16.

Митропольский О.В., Фоттелер Э.Р., Третьяков Г.П. 1987. Отряд Соколообразные Falconiformes // *Птицы Узбекистана*. Ташкент, **1**: 123-246.

Панов Е.Н. 1973. *Птицы Южного Приморья (фауна, биология и поведение)*. Новосибирск: 1-376.

Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. 1968. *Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий*. М.: 1-461.

Резанов А.Г. 1983. К поведению чеглока при добывании насекомых // *Экология хищных птиц*. М.: 92-93.

Холодковский Н.А., Силантьев А.А. 1901. *Птицы Европы*. СПб.: 1-636.

Шепель А.И. 1992. *Хищные птицы и совы Пермского Прикамья*. Иркутск: 1-296.

Cramp S., Simmons K.E.L. 1982. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol.II. Hawks to Bustards*. Oxford Univ. Press.: 1-695.

Milsom T.P. 1987. Aerial insect-hunting be Hobbies *Falco subbuteo* in relation to weather // *Birds Study* **34**, 3: 179-184.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск **394**: 31*

О гнездовании дербника *Falco columbarius* в Санкт-Петербурге

Д.Н.Фёдоров

Кафедра зоологии позвоночных, биолого-почвенный факультет, Санкт-Петербургский университет, Университетская набережная, 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

Поступила в редакцию 25 декабря 2007

В последние десятилетия дербник *Falco columbarius* всё больше осваивает территорию Санкт-Петербурга и с 1990-х годов регулярно гнездится в городе (Храбрый, Шишкин 2006).

В 2006 году пара дербников загнездилась у станции метро Звёздная. Соколы заняли старое гнездо вороны *Corvus cornix* на вершине старого высокого тополя. В апреле самец дербника токовал и активно охранял гнездо и его окрестности от ворон. При осмотре гнезда 16 июня 2006 в нём обнаружены 4 пуховых птенца в возрасте 7-9 сут. Во время осмотра гнезда дербники беспрерывно атаковали наблюдателя, причём самец, пикируя, каждый раз бил меня лапами по голове, нанося очень чувствительные удары.

В этом же гнезде дербники гнездились и в 2007 году.

Литература

Храбрый В.М., Шишкин А.А. 2006. Материалы по распространению хищных птиц на территории Санкт-Петербурга // *Рус. орнитол. журн.* **15** (326): 711-720.