

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Красноярский государственный педагогический университет им. В.П. Астафьева»
«Красноярский государственный медицинский университет имени профессора
В.Ф.Войно-Ясенецкого»
Министерства здравоохранения Российской Федерации

А.А. Баранов, Е.Ю. Екимова

ВИДЫ-ДВОЙНИКИ ПТИЦ РОДА *ANTHUS* ЮЖНОЙ ЧАСТИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Монография

Красноярск
2015

ББК 28.6
Б 241

Рецензенты:

А.П. Савченко, доктор биологических наук, профессор
Н.А. Жиленко, кандидат биологических наук, доцент

Баранов А.А., Екимова Е.Ю.

Б 241 Виды-двойники птиц рода *Anthus* южной части Средней Сибири: монография / Краснояр. гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева. – Красноярск, 2015. - 136 с.: ил.

ISBN 978-5-85981-949-2

Рассматриваются различные аспекты формирования механизмов репродуктивной изоляции симпатрических популяций пяти близкородственных видов птиц рода *Anthus*, обитающих на территории южной части Средней Сибири. Дан анализ распространения и пространственно-временной изоляции, трофических связей, особенностей брачной вокализации, морфологических и биохимических различий видов-двойников в зоне совместного существования.

Книга предназначена для зоологов, экологов, биогеографов, преподавателей, аспирантов, магистрантов и студентов биологических и географических специальностей.

ISBN 978-5-85981-949-2

Издаётся при финансовой поддержке проекта 12/12 «Инновационный подход в профессиональной подготовке педагогических кадров по предметам естественнонаучного цикла» Программы стратегического развития КГПУ им. В.П. Астафьева на 2012 – 2016 годы.

© Красноярский государственный
педагогический университет им. В.П. Астафьева, 2015
© Баранов А.А., Екимова Е.Ю., 2015

Введение	4
ГЛАВА 1. РАЙОНЫ ИССЛЕДОВАНИЙ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	6
ГЛАВА 2. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ПРОСТРАНСТВЕННО- ВРЕМЕННАЯ ИЗОЛЯЦИЯ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ РОДА ANTHUS.....	16
2.1. Современное распространение видов-двойников рода <i>Anthus</i>	16
2.2. Вероятные пути формирования современных ареалов и зон симпатрического распространения видов-двойников рода <i>Anthus</i>	24
ГЛАВА 3. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ПРОЦЕССА ДИВЕРГЕНЦИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА ANTHUS.....	37
3.1. История определения таксономического статуса исследуемых видов	38
3.2. Морфометрические особенности близкородственных видов птиц рода <i>Anthus</i>	40
3.2.1. Изменчивость размеров основных морфоструктур	46
3.2.2. Окраска оперения взрослых птиц	48
3.2.3. Окраска оперения гнездовых птенцов и молодых птиц	53
3.2.4. Ооморфологические характеристики и изменчивость яиц	55
3.2.5. Окраска яиц	59
ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ БРАЧНОЙ ВОКАЛИЗАЦИИ И БИОХИМИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ – РЕЗУЛЬТАТ ДИВЕРГЕНЦИИ РОДА ANTHUS.....	64
4.1. Сравнительный анализ брачной вокализации близких видов птиц рода <i>Anthus</i>	64
4.2. Электрофоретическая подвижность сывороточных белков.	74
ГЛАВА 5. СОВМЕСТНОЕ СУЩЕСТВОВАНИЕ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ РОДА ANTHUS В ОБЛАСТИ СИМПАТРИЧЕСКОГО ОБИТАНИЯ.....	80
5.1. Биотопическая дифференциация и пространственные контакты популяций близких видов птиц рода <i>Anthus</i>	80
5.2. Анализ трофических связей птиц рода <i>Anthus</i> в условиях контакта популяций	89
5.3. Фенологический аспект в репродуктивном цикле близкородственных видов рода <i>Anthus</i>	94
Заключение	100
Библиографический список	102

Введение

Актуальность исследований. Настоящая монография посвящена исследованию экологических аспектов сосуществования близкородственных видов птиц в области их симпатрического распространения.

В качестве объектов исследований выбраны пять близких видов рода *Anthus*: *A. richardi*, *A. campestris*, *A. godlewskii*, *A. trivialis* и *A. hodgsoni*, ареалы которых, будучи в целом аллопатричными, образуют довольно крупные и протяженные зоны вторичной симпатрии, расположенные отчасти на территории Среднесибирского региона. Особый интерес они представляют еще и потому, что входят в многочисленный таксон родового уровня (около 40 видов), охватывающий в своем распространении все континенты, кроме Антарктиды, но сохранивший при этом общий морфологический облик. Более того, ряд видов из-за высокой степени морфологического сходства вызывает проблемы с идентификацией даже при работе с коллекционными материалами. В течение длительного периода времени таксономические статусы некоторых форм рода *Anthus* оставались спорными (Леонивич и др., 1997), в связи с чем некоторые его представители включены в категории видов-двойников (Степанян, 1983).

Центральное место в работе, на котором сосредоточен основной интерес, заключается в исследовании механизмов изоляции, препятствующих скрещиванию близкородственных видов, а также снижающих конкурентное напряжение во взаимоотношениях симпатрических популяций. Первоначально в качестве основной рабочей гипотезы принималось действие между близкими видами так называемой «биотопической аллопатрии», то есть стремление каждого из них к гнездованию в различающихся биотопах (Доржиев, 1997). Однако нельзя оставить без внимания и другие вероятные факторы – морфологические различия и брачное поведение, которые также могли вносить вклад в репродуктивную изоляцию и таким образом прямо или косвенно способствовать успешному сосуществованию этих видов.

Специфика работы, а именно рассмотрение взаимоотношений в области пространственного контакта популяций хотя и близких, но вполне обособленных видов предполагает выяснение причинности современных ареалов и механизмов возникновения областей симпатрического обитания некогда аллопатрических форм. В связи с этим существенная часть работы посвящена именно анализу ареалогических данных. Зоогеографическая, на первый взгляд, проблематика этого вопроса на самом деле имеет под собой экологическую основу. Дело в том, что в основе формирования современных видов лежит дивергентная адаптация к различающимся условиям обитания на фоне дифференциации природных зон и высокой мозаичности ландшафтов, которые были обусловлены климатическими изменениями в Северной Евразии и, в частности, на территории Средней Сибири.

Принимая во внимание вышесказанное, решение и реализация поставленных в настоящей работе задач вносит определённый вклад в исследование проблем, имеющих, с одной стороны, общебиологическую, а с другой, – экологическую специфику, но при этом тесно взаимосвязанных между собой.

Благодарности. Авторы благодарны за неоценимую помощь при работе над монографией научному сотруднику лаборатории техногенных лесных экосистем Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН Екимову Е.В., который принял непосредственное участие в коллекционных сборах и обработке материалов с помощью статистических методов и методов ГИС-анализа. Также авторы признательны и благодарны всем коллегам, добровольным и бескорыстным помощникам, без которых невозможно было бы выполнить и обработать такой обширный объем разнообразных исследований, – Елсуковой Е.И., Мельниковой В.И., Балацкому Н.Н., Гурову А.В., Воинкову В.В., Степанову А.М.

• ГЛАВА 1. РАЙОНЫ ИССЛЕДОВАНИЙ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые исследования осуществлялись с 2002 по 2008 гг. на стационарных участках в Красноярском крае, Хакасии и Туве. Территории подбирались по возможности так, чтобы в районе обитали два и более исследуемых вида. Стационарные работы проводились на территории Тувы в Эрзинском и Тес-Хемском районах, Хакасии – в междуречье Белого и Черного Июса, Красноярском крае – в бассейне Маны. Кратковременные наблюдения проводились во многих частях региона (цветная вкладка рис.1).

Современное распространение исследуемых видов изучено на основе ведущих орнитологических и систематических сводок [Дементьев, Gladkov, 1954; Степанян, 1990]. Для уточнения границ распространения в регионе выполнен ряд маршрутных исследований с использованием автотранспорта.

Карты современных ареалов изготовлены с использованием пакета программного обеспечения Arc GIS 9.0. С помощью этого же средства совмещены контуры ареалов, природной зональности, областей распространения покровных и других видов оледенений, а также распространение водоемов ледникового происхождения в период с начала миоцена по окончание плейстоцена. При этом все картографические данные, которые получены из атласов и опубликованных научных работ, объединялись в одном проекте, при необходимости трансформировались в одну проекцию и координатную систему посредством полиномиального преобразования 2-го порядка.

Сведения о палеоклимате и геохронологии получены при анализе современных опубликованных данных о геологическом строении земной коры, распространении, периодичности и хронологии оледенений [Ахметьев, 1999; 2004; Геологические...,

1996; 1998; Изменение климата..., 1999]. Кроме этого, обработана информация о палеонтологических находках птиц семейства трясогузковых [Основы палеонтологии, 1964].

Исследования морфологических параметров базируются на результатах обработки коллекционных материалов Зоологического музея КГПУ им. В.П. Астафьева (n=253), Зоологического музея Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск) (n=216), Новосибирского областного краеведческого музея (n=46) и личных сборах Н.Н. Балацкого (n=85). Основная часть данных о морфологии получена в ходе сбора коллекционных материалов, общий объем которых составил 212 птиц всех пяти видов. Исследовались типовые морфоструктуры: длина клюва, измеренная от вершины до края ноздри, а также до угла ротовой складки; длина цевки, 4-го пальца и его когтя, длина хвоста, а также длина крыла от кистевого сгиба до вершины самого длинного махового пера. Измерения осуществлялись с помощью штангенциркуля с величиной ошибки 0,1 мм. Оценивались пределы, средние величины, а также степень изменчивости каждого вида, для чего рассчитывались выборочные дисперсии [Лакин, 1990].

Для сопоставления морфологического сходства по комплексу признаков использовалась процедура кластерного анализа. При этом классификация проводилась в двух вариантах – для отдельных особей на основе индивидуальных морфологических показателей, а также для видов в целом. В последнем случае использованы средние выборочные показатели. Построение дендрограмм основано на расчете Евклидова расстояния между парными взвешенными групповыми средними [Боровиков, 1998]. Аналогичным способом оценивались дистанции по ооморфологическим показателям. В качестве признаков были использованы средние величины наибольшей длины, наибольшего диаметра и дисперсий этих показателей [Костин, 1977].

Достоверность различий между средними показателями и дисперсиями оценивали с помощью параметрических методов

статистики путем их парного сравнения [Плохинский, 1975; 1980; Лакин, 1990].

Для описания окраски птиц использована терминология описания окрасочных признаков, предложенная Е.А. Кобликом [2006].

Для биохимической оценки филогенетической близости использовали сравнительный анализ подвижности белков сыворотки крови. Забор крови производился сразу же после отлова птиц путем декапитации. Кровь собирали без антикоагулянта и в течение 10 – 12 ч хранили при комнатной температуре. Для лучшего отделения сыворотки стеклянную палочку обводили по стенке пробирки вокруг тромба и оставляли пробы еще на 6 – 10 ч в холодильнике при 10–12 °С. Сыворотку получали путем центрифугирования при 3000 об/мин и до использования хранили в замороженном состоянии. Образцы сыворотки со следами гемолиза отбраковывались. Перед исследованием образцы сыворотки в течение ночи диализовали против 5 мМоль/л Трис HCl рН=7,4. Концентрацию белка в пробах определяли по методу Lowry [1951].

Разделение белков с помощью ДДС-ПААГ электрофореза проводили в пластинах геля толщиной 1,5 мм по методу Laemmly (1970). Для наилучшего разрешения электрофореграмм использовали градиентный гель с концентрацией акриламида от 5 до 20%. При этом концентрирующий гель имел пятипроцентную концентрацию акриламида. Разделяющий гель готовили на 375 мМоль/л Трис-HCl буфере, рН 8,8; буфер концентрирующего геля представлял 125 мМоль/л Трис-HCl рН 6,8. Концентрация додецилсульфата Na⁺ в обоих гелях и электродном 25 мМоль/л Трис-глициновом буфере рН 8,3 составила 0,1%.

Пробы обрабатывали стандартно. Ингредиенты доводились до следующих конечных концентраций: Трис-HCl рН 6,8 – 0,025 ммоль/л, меркаптоэтанол – 5%, ДДС – 2,5%. Для достижения максимального денатурирующего эффекта пробы кипятили в течение 5 мин. Аналогично обрабатывали пробу с маркерными белками. В качестве маркеров использовали смесь бычьего сы-

вороточного альбумина (67кДа), яичного альбумина (45 кДа) и ингибитора трипсина (кДа).

Содержание белка на треке в разных сериях эксперимента варьировалось от 30 до 100 мкг, а для маркеров эта величина составила не более 5 – 10 мкг. Электрофорез проводили при постоянной силе тока – 3 мА/см² при комнатной температуре. Продолжительность разделения обычно составляла 3,5 – 4 ч.

После завершения электрофореза белки на геле фиксировали и окрашивали Кумасси G250 в 3,5%-й хлорной кислоте в течение 1,5 ч. Отмывание от краски проводили в растворе 7% CH₃COOH. Гели с окрашенными полосами белков (электрофореграммы) фотографировали и для количественного анализа использовали электронные фотографии.

Количественный анализ электрофореграмм включал определение количества белков в смеси, их молекулярные массы, примерную оценку содержания интересующего белка в смеси. Молекулярные массы белков оценивались по калибровочному графику зависимости логарифма молекулярной массы белков-маркеров от их подвижности. Подвижность определяется положением белка на геле, и тем оно выше, чем дальше от старта находится белковая полоса. Содержание белка пропорционально площади и интенсивности окраски белковой полосы. Количественному анализу этих параметров предшествует денситометрия электрофореграмм.

Денситометрию электронных фотографий электрофореграмм, определение количества белковых полос, их относительной площади и положения проводили с помощью компьютерной программы, разработанной Китаевым В.А. (Институт вычислительного моделирования СО РАН).

Первый этап обработки – получение графика распределения плотности на всем треке (рис. 2). Плотность изображения определяется по сумме яркости красного, зелёного и синего цветов пикселей изображения на экране. Это даёт возможность использовать как чёрно-белые, так и цветные изображения электрофореграмм. Для снижения возможных ошибок от неоднородностей на изображении яркость усредняется вдоль горизонтальной линии пикселей, расположенной между маркерными линиями.

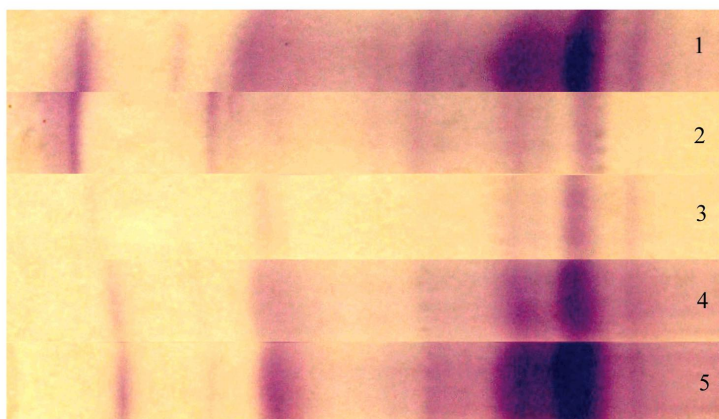


Рис. 2. Электрофореграммы белков сыворотки крови исследуемых видов коньков:

1. *A. richardi*; 2. *A. campestris*; 3. *A. godlewskii*; 4. *A. trivialis*; 5. *A. hodgsoni*

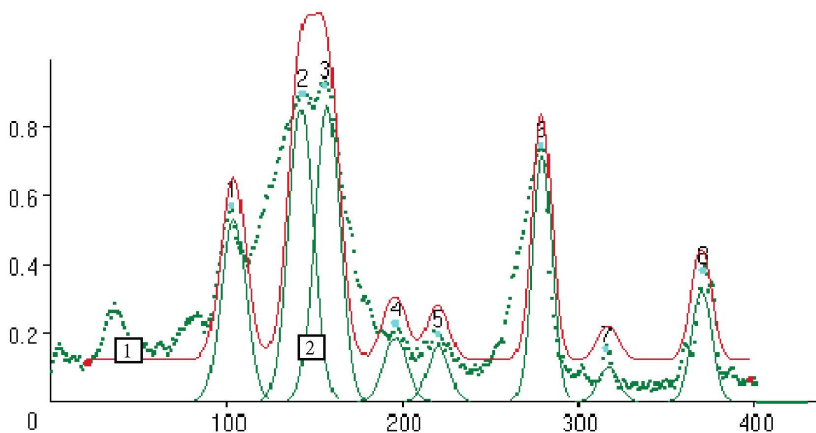


Рис. 3. Результаты компьютерного анализа денситограммы (*A. trivialis*).

Линия 1 – аппроксимация графика плотности денситограммы пиками гауссовой формы и постоянным фоном. Тонкие (линия 2), опирающиеся непосредственно на ось абсцисс, получаются из кривой (линия 1) после вычета фона. Справа в колонках цифр представлены номер полосы, ее площадь (S), высота (A) и электрофоретическая подвижность (X) в условных единицах

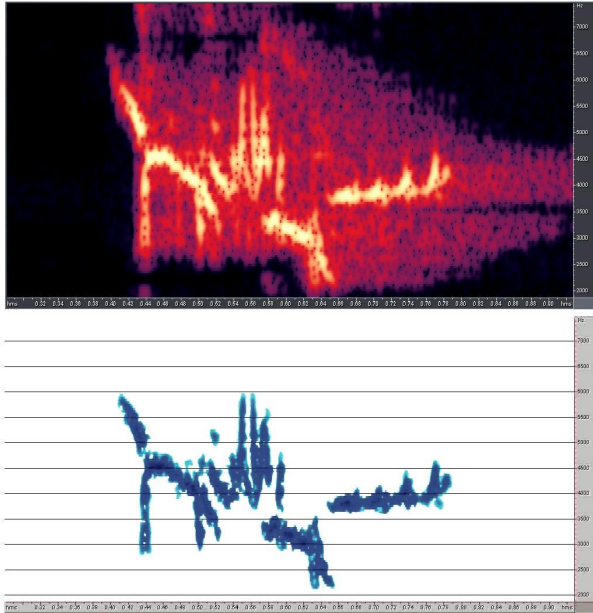


Рис. 4. Первоначальный и конечный варианты визуализации базового элемента песни *A. campestris* в программной среде Adobe Audition 1.0

Непосредственно анализ денситограммы основан на представлении графика плотности суммой пиков гауссовой формы и постоянного в пределах анализируемой области фона (рис. 3). Интенсивность фона, амплитуда, ширина и положение каждого пика подбираются по методу наименьших квадратов. Результаты – относительная площадь, амплитуда и положение центра каждого пика – записываются в специальный файл.

Сопоставление сходства-различия белковых спектров осуществлялось на основе показателей подвижности одних и тех же фракций у разных видов, для чего использовался кластерный анализ. Таким образом, этот показатель послужил в качестве комплексной оценки межвидовых дистанций по составу белков с различной молекулярной массой.

В работе использованы результаты анализа последовательности нуклеотидов митохондриальной ДНК гена цитохрома b

семейства трясогузковых, опубликованных еще до начала представляемой работы [Outlaw, Voelker, 2006]. В настоящее время на основе этого метода строится так называемая «молекулярная систематика» многих таксонов животных, и этот метод считается наиболее современным в решении вопросов филогении [Dietzen, 1995; Wink, 2000; Wink, Heidrich, 2000].

Ключевые особенности поведения – брачно-территориальная вокализация – исследована по образцам аудиозаписей самцов, собранных на территории Тувы и Хакасии. Образцы песни (более 150 фонограмм) были записаны на магнитофонную пленку, трансформированы в цифровой формат с помощью программы Adobe Audition 1.0. С помощью этой же программы, позволяющей визуализировать акустические сигналы, были получены изображения с временными и частотными координатами звуковых сигналов (рис. 4). Это позволило детально рассмотреть продолжительность частотного диапазона и структуру сигналов, из которых строится песня разных видов. Для улучшения изображений они инвертировались и очищались от фонового шума и других посторонних звуков в графических редакторах.

В отечественной орнитологической среде имеет место довольно широкая практика исследования брачно-акустической вокализации воробьиных птиц [Рыжановский, 1972; Иваницкий, 1982; 1983; 1985; 1986; 1991; Иваницкий, Прялкина, 1993; 1997; Лиховид, 1996; 1997; Горецкая, Корбут, 1997; 1998; Гамова, 1998, 2000; Корбут, Горецкая, 1997; 1998; Панов, 2004; 2006; Иваницкий, Бочкарева, 2008]. Несмотря на это, более или менее универсальная терминология до настоящего времени не разработана. В связи с этим в настоящей работе, как и в других публикациях, использована собственная терминология, которая, однако, отличается от других только названиями составляющих, но принципиально не противоречит ранее разработанным подходам.

Песня коньков состоит из акустических элементов, которые мы называем базовыми. Они дискретны, так как разделены перерывами и при этом отличаются между собой продолжитель-

ностью, частотным диапазоном, направленностью частотной модуляции. В терминологии В.В. Иваницкого эти составные части именуется нотами, а В.В. Панова – также элементами. Имеются и другие варианты названий, однако в задачи настоящей работы входит лишь демонстрация и анализ сходств – различий поведения, в связи с чем в работе будут представлены только используемые обозначения элементов. Эти дискретные во времени измерения элементы могут группироваться, образуя сочетания разной сложности. Наиболее простой вариант группировки – последовательное исполнение отдельных элементов с более или менее равными перерывами между собой. Более сложный вариант песни – группировка однотипных элементов в компактные партии. При этом интервалы между элементами на порядок короче, чем между партиями. В еще более усложненном варианте партии группируются во «фразы», состоящие из партий объединенных элементов разного типа. Наконец имеются варианты, в которых типичная по продолжительности партия – иерархически менее сложный элемент, чем «фраза», – состоит из чередования совершенно разных базовых элементов.

Местообитания изучались на основе геоботанических описаний и оценки плотности населения популяций отдельных видов. Методика учета в рамках настоящей работы сводилась к следующему. В ходе стационарных и маршрутных работ места находок гнезд фиксировались при помощи GPS-приемника с точностью $\pm 4\text{--}10$ м. Аналогичным способом помечались места вокализации поющих самцов (каждый самец впоследствии считался за пару). Полученные координаты в программной среде Arc GIS 9.0 наносились на космический снимок Landsat – 7 разрешением 14,2 м/пиксель, имеющим географическую привязку (цветная вкладка, рис. 5). После этого для исследованной территории осуществляли идентификацию и оконтуривание различных местообитаний как с использованием прошлого опыта «натурных» работ, так и посредством дешифрирования космических снимков в лаборатории. Применение программного обеспечения ГИС позволило гораздо точнее оценить площади,

чем в случаях проведения маршрутных учетов, и избежать визуальной оценки размеров площадей, которые, очевидно, в наибольшей степени влияют на ошибочность и разброс показателей. В связи с этим сведения о плотности населения коньков, опубликованные в литературе, в анализы не включались и использовались как ориентировочные. Причина этого заключается в очень широком разбросе показателей, опубликованных разными авторами. Конечно, причинность этой широкой вариации заключается и в разнокачественности местообитаний. Однако в подавляющем большинстве публикаций отсутствуют сведения о способах и объемах учетов, а в некоторых не оговариваются даже сроки работ, что не позволяет судить о причинности этих различий [Гагина, 1958, 1961; Сыроечковский, 1960; Рогачева, 1962, 1988; Реймерс, 1966; Зонов и др., 1971; Владышевский, Шапарев, 1974; Владышевский, 1975, 1980; Владышевский, Шапарев, 1976; Гынгазов, Миловидов, 1977; Ким, 1977; Рогачева и др., 1978; Бурский, 1983; Равкин и др., 1983; Равкин, 1984; Вахрушев, Вахрушева, 1987; Москвитин, Дубровин, Гордт, 1987; Прокофьев, 1987, 1988; Рогачева, Сыроечковский, Черменов, 1987; Сыроечковский и др., 1987; Сыроечковский, Безбородов, 1987; Равкин и др., 1988; Богородский, 1989; Баранов, 1991; Кустов, 1991; Гаврилов, 1996; Вартапетов, 1998; Цыбулин, 1999; Супранкова, Никонова, 2000; Баранов, 2000; Юдкин, 2000, 2002; Сазонов, 2004; Равкин, Равкин, 2005; Жуков, 2006; Жуков и др., 2006; Малеев, Попов, 2007; Торопов, 2008].

Трофические связи исследовались путем анализа содержимого желудков добытых птиц. Определение останков насекомых осуществлялось с использованием определителей насекомых [Мамаев, 1976]. Достоверность различий между пищевыми спектрами оценивалась с помощью непараметрического теста χ^2 . Сведения о трофических связях *A. trivialis* и *A. hodgsoni* получены из двух районов. Первый из них расположен в долине реки Белый Июс (Ширинский район, республика Хакасия). Второй – в горных лесах Кутурчинского белогорья (северо-западная часть Восточного Саяна). Объем данных представлен следую-

щими количествами. В Хакасии исследовано содержимое 23 желудков *A. trivialis* и 12 – *A. hodgsoni*. В горных лесах Кутурчинского Белогорья – по 12 желудков каждого вида. Питание *A. richardi*, *A. godlewskii* и *A. campestris* исследовано на основе анализа пищевых объектов, собранных от 20 особей каждого вида. Понятно, что столь небольшой объем данных не может в достаточно полной мере характеризовать питание каждого вида даже в региональных масштабах. Однако основной задачей этой части работы было разрешение вопроса о перекрывании пищевых ниш исследуемых видов в районах пространственного контакта популяций.

Разнообразие пищевых связей оценивалось путем расчета индексов разнообразия по общеизвестной формуле Симпсона [Мэггаран, 1994]. Оценку достоверности различий между пищевыми спектрами осуществляли с помощью непараметрического теста χ^2 для 5%-го порога значимости.

В настоящей работе названия видов, подвидов и их систематическое положение приведены по Л.С. Степаняну [1978; 1983; 1990; 2003].

• ГЛАВА 2. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ИЗОЛЯЦИЯ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ РОДА *ANTHUS*

2.1. Современное распространение видов-двойников рода *Anthus*.

Понимание вопросов, связанных с изолирующими механизмами, невозможно без анализа современных сведений о распространении, которые дают достаточно обоснованное представление о возможных путях формирования ареалов и в особенности современных зон симпатрии у исследуемых видов коньков. Последнее обстоятельство имеет принципиальное значение для решения поставленных в работе задач, поскольку именно в зонах симпатрии возможны различного рода межвидовые контакты популяций близких форм. Изолирующие механизмы здесь уже не являются потенциальными, а выступают как реальные факторы, предотвращающие гибридизацию и снижающие конкурентное напряжение между популяциями близких видов, занимающих близкие экологические ниши в экосистеме.

Считается общепризнанным, что в качестве первичной изоляции популяций исходных (предковых) форм у птиц выступает пространственное разобщение, связанное с различными причинами [Майр, 1968, 1974; Степанян, 1983]. Наиболее часто рассматриваемые сценарии видообразования в таких случаях – возникновение островных изолятов, а также ледниковые дизъюнкции ареалов предковых форм [Гептнер, 1960; Матюшкин, 1976; Баранов, 2007]. Последний сценарий детально рассматривался в работе, посвященной циклическим вымираниям и расселению целых орнитофаун [Назаренко, 1992].

Судя по тому, что ареалы четырех из пяти исследуемых видов в целом аллопатричны, а граница между ними пролегает в мери-

диональном направлении, можно сделать заключение о том, что в основе их дивергенции лежит именно географический барьер. Однако анализ данных зоогеографических, экологических исследований, а также оценка различий по морфологическим и этологическим параметрам показывает, что вероятен сценарий, при котором происходит освоение разных местообитаний в пределах области симпатрического распространения, с последующей специализацией и в конечном итоге закрепления репродуктивной изоляции между ветвями исходной формы. Эта причина наиболее вероятна при дивергенции исходной формы *A. richardi* и *A. godlewskii*, поскольку их ареалы полностью перекрываются. Наконец вполне возможным вариантом является освоение краевыми популяциями смежных или переходных экотонов, к которым относятся лесостепи и лесотундры с последующей разнонаправленной адаптацией.

Какой из этих сценариев привел к возникновению относительно слабо дифференцированных в морфологическом отношении, но достаточно хорошо изолированных в репродуктивном отношении видов? Почему наиболее распространенная среди птиц дивергенция морфологических особенностей, сопутствующая микроэволюционным процессам, не имеет первостепенного значения в эволюции рода *Anthus*? В настоящее время известны три возможных гипотетических пути, которые могут приводить к возникновению фенотипически сходных видов, два из которых предложены Л.С. Степаняном [1972, 1983] – в «гипотезе возвратного изоморфизма». Третий вариант предложен Ц.З. Доржиевым [1997] как путь «сохранения дивергировавшими видами морфологических признаков предковой формы». Получение ответов на эти вопросы наиболее целесообразно начать с рассмотрения каждого из обозначенных выше вариантов дивергенции в отношении представителей рода.

Прежде чем приступить к рассмотрению возможных сценариев возникновения ареалов и зон симпатрии исследуемых видов, следует привести обобщенные современные данные, касающиеся распространения этих видов.

Ареал *A. campestris* охватывает Северную оконечность Африки и западную Евразию – от Атлантического побережья до западного подножия Восточного Саяна, восточной окраины Тувинской котловины, восточной части Монгольского Алтая и Заалтайской Гоби (рис. 6).



Рис. 6. Распространения в период гнездования и зимовки *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii* (Дементьев, Гладков, 1954; Гаврилов, 1962; Козлова, 1970; Степанин, 1990)

Северная граница распространения с продвижением от Европейской части ареала на восток косо спускается к югу. Если у атлантического побережья этот вид достигает южной Швеции, Финского залива, то в Казахстане, Западной Сибири северная граница распространения проходит по 56 параллели. В Средней Сибири вопреки опубликованным сведениям [Дементьев,

Гладков, 1954; Степанян, 1990] северная граница проходит примерно по 53 – 54 параллели. Южные части ареала охватывают Ближний Восток, Среднюю Азию, Казахстан – к югу до северного подножия Тянь-Шаня, степных районов Алтая и северо-западной Монголии. В Приенисейской Сибири полевой конек гнездится у восточной границы распространения, причем популяции Минусинской и Чулымо-Енисейской котловин изолированы от основного ареала с запада Кузнецким Алатау, а с юга – достаточно протяженными лесными массивами Западного Саяна и Северо-Восточного Алтая.

Наиболее западные находки гнездящихся *A. richardi* расположены в Зайсанской котловине [Гаврилов, 1970] (см. рис. 6). Оттуда западная граница проходит на север, огибая с запада Кулундинскую степь, пересекая Иртыш около оз. Чаны. От него граница, становясь северной, поворачивает на восток, проходит около Томска, пересекает Енисей несколько севернее Енисейска, Нижнюю Тунгуску около Подволочной и выходит по р. Лена к устью Алдана (63°30' с. ш.). Восточная граница идет побережьями Охотского моря и Татарского пролива, огибает с востока и юга Корею и доходит в Китае до Фуцзяни, Сычуаньской впадины и предгорий Тибета. Оттуда на север она идет к верховьям Или, захватывая Цайдамскую котловину, и включает в себя Восточный Тянь-Шань.

A. godlewskii, как указано выше, является эндемиком Центральной Азии [Степанян, 1983, 1990] (см. рис. 6). Северная граница его ареала проходит от Восточного Алтая и восточного склона Монгольского Алтая к востоку по южным склонам Танну-Ола и Сенгилена до большого Хингана. Восточнее Сенгилена к северу предположительно до 50-й параллели, в Забайкалье до 53-й параллели. По Большому Хингану, имеющему почти меридиональное расположение, восточная граница протягивается к юго-западу и плавно переходит в южную на широте северных отрогов Тибета. Отсюда она переходит в западную, замыкаясь на южной окраине Монгольского Алтая.

Ареалы *A. richardi* и *A. campestris* в целом аллопатричны и перекрываются на сравнительно небольшой территории, составляющей примерно 3–5 % от общей области распространения двух видов. Это перекрывание обусловлено в основном взаимным проникновением заселяемых близкими формами местообитаний в пограничных областях их ареалов. При этом следует отметить, что они имеют как бы одну общую границу на севере, которая экологически обусловлена распространением соответствующих для этих видов местообитаний. Для *A. campestris* – это плакоры зональных степей и полупустынь, а для *A. richardi* – местообитания интразональных элементов ландшафта: поймы рек, приозерные понижения в основном в той же степной зоне. Проникновение *A. richardi* в более северные области в сравнении с *A. campestris* обусловлено развитием луговой растительности в широких речных долинах уже в лесной зоне и в переходной лесостепной полосе. Аналогичным образом совпадает общая южная граница, по крайней мере, в зоне интерградации этих видов, однако широтно-географический диапазон распространения *A. richardi* в целом не менее чем в полтора раза больше, чем у *A. campestris*, за счет выступа в юго-восточной части ареала. Этот выступ, как и на севере распространения, предопределен связью *A. richardi* с интразональными местообитаниями. Область распространения *A. godlewskii* полностью перекрывается ареалом *A. richardi*, и лишь в северо-западной части этот вид симпатричен с *A. campestris*, а площадь перекрывания составляет менее 1 % от общей территории, занимаемой этими двумя видами.

Географическое распространение *A. trivialis* и *A. hodgsoni* напоминает общую картину взаимного расположения ареалов *A. campestris* и *A. richardi*. Их ареалы также в целом аллопатричны, однако зона симпатрического обитания более протяженная и составляет около 20 % от общей площади областей распространения этих видов (рис. 7).



Рис. 7. Распространения в период размножения и зимовки *A. trivialis* и *A. hodgsoni*. (Дементьев, Гладков, 1954; Степанян, 1990)

A. trivialis относится к западно-палеарктическим формам, распространяясь от атлантического побережья на западе до юго-западного склона Верхоянского хребта на востоке. Северная граница ареала обуславливается распространением типичных местообитаний, сочетающих такие элементы, как древесно-кустарниковая растительность и открытые пространства – пойменные луга, вырубки, гари, болота. Наиболее северное положение отмечено в Скандинавии, где он встречается до 70-й параллели. По мере продвижения на восток северная граница сдвигается к югу – в долине Печоры до 65-й параллели, в Западной Сибири – до 64-й параллели, в долине Енисея – до 62-й параллели, восточнее к северу – примерно до 64-й параллели [Степанян, 1990]. Следует отметить, что эти цифры указывают на наиболее северные находки, тогда как в полной мере обычным этот вид становится значительно южнее, часто на

200 – 300 километров. В Европе *A. trivialis* распространен почти повсеместно, кроме Испании, где встречается только на зимовках. В Малую Азию и в Северо-Западный Иран, которые расположены в зоне пустынь, этот вид проникает по горным лесам. В связи с этим к востоку граница распространения располагается практически меридионально по западному побережью Каспийского моря и уходит на север до южного подножья Урала, где, поворачивая на восток, огибает почти всю территорию Казахстана, после чего спускается к северному подножью Тянь-Шаня и Памиро-Алтайской системы. В Центральной Азии распространение лесного конька охватывает северо-западные Гималаи с запада, юга и с северо-востока, однако следует заметить, что здесь встречается специфичный подвид *A. trivialis harringtoni*, характерный только для этой области (Дементьев, Гладков, 1954; Степанян, 1990). Восточнее Тянь-Шаня южная граница ареала проходит по южной части Монгольского Алтая, Хангая, Кентея. Западное побережье Байкала, долина Селенги и Кентей представляют собой восточные пределы распространения вида на этих широтах. Восточнее Байкала южная граница ареала может быть очерчена по линии, соединяющей северную оконечность Байкала и южную оконечность Верхоянского хребта.

A. hodgsoni населяет Евразию от тихоокеанского побережья к западу до восточного побережья Белого моря. Северная граница ареала во многом совпадает с таковой у *A. trivialis*, однако в восточной части ареала этот вид заходит в значительно более высокие широты, включая южную и среднюю тайгу и в некоторых местах выходя за северный полярный круг. Восточная граница от Колымского хребта (67° с.ш.) спускается к Татарскому заливу Охотского моря, переходит на Камчатку, затем включает Курильские острова, Сахалин, Японию, Корею, юго-восточный Китай от восточного побережья до восточных предгорий Тибета и Гималаев. Далее начинается западная граница распространения, которая продвигается на север по Большому Хингану и выходит к южным пределам распространения лесной растительности в Забайкалье, Саянах и на Алатае. От юго-восточного

Алтая южная граница распространения поднимается к Белому морю, огибая при этом степную зону и лесостепную полосу.

Выше представленные ареалогические данные показывают, что пять исследуемых видов подразделяются на западные и восточные формы, условные центры распространения которых располагаются в разных частях Евразии. Если *A. campestris* и *A. trivialis* распространены преимущественно в западной Палеарктике, то *A. richardi* и *A. hodgsoni* – в восточной. *A. godlewskii* на фоне распространения этих четырех видов относится к узкоареальным эндемичным видам Центральной Азии. Это свидетельствует в пользу того, что возникновение современных западных палеарктических коньков – *A. trivialis* и *A. campestris* связано с западной частью Евразии, передней Азией и северной Африкой и напротив – становление *A. richardi*, *A. godlewskii* и *A. hodgsoni* происходило в Центральной и Юго-Восточной Азии.

Не менее весомое доказательство, подтверждающее это заключение, содержится в сведениях о распространении исследуемых видов в зимний период. В целом аллопатрическое взаиморасположение ареалов *A. richardi* и *A. campestris* сохраняется и вне периода размножения. Если *A. campestris* зимует в северной Африке, на Аравийском полуострове и отчасти в северных районах Ирака, Ирана, Афганистана, то в области зимовок *A. richardi* располагаются в юго-восточной Азии, включая Индию и южные области Китая. Зимовки *A. campestris*, таким образом, оказываются связанными с пустынями и полупустынями юго-запада Палеарктики и отчасти Африки, а *A. richardi* вне периода гнездования населяет тропические области Юго-Восточной Азии. Что касается *A. godlewskii*, то, как и в период гнездования, область зимнего распространения этого вида в территориальном отношении почти полностью покрывается зимним ареалом *A. richardi*.

Аналогичная картина наблюдается для *A. trivialis* и *A. hodgsoni*. Области зимнего обитания этих видов также разделяются, перекрываясь только на территории полуострова Индостан. Основная область зимовок *A. trivialis* включает в себя территорию Африканского континента, на котором распространены ландшафты саванного типа – наиболее северные его части и

обширная приэкваториальная область. *A. hodgsoni* зимует исключительно в Юго-Восточной Азии – на полуострове Индостан и в юго-восточном Китае. Перекрытие зимовочной части ареалов вероятнее всего связано с нахождением здесь лесного конька, относящегося к подвиду *A. trivialis harringtoni*, который является оседлым обитателем этой области.

Анализ распространения в гнездовой период позволяет сделать и еще одно, пожалуй, не менее важное заключение. В ареалах явно прорисовывается связь исследуемых видов с природной зональностью. Так, общая область распространения *A. trivialis* и *A. hodgsoni* охватывает преимущественно современную лесную зону с лесостепными экотонами, а также горными массивами центральной и южной Азии, на которых распространена древесно-кустарниковая растительность. Общая же область распространения *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii*, напротив, расположена в пустынной и степной зонах.

Из всего этого следует, что формирование современных ареалов происходило под воздействием, по крайней мере, двух факторов, один из которых определил связь с природно-климатическими зонами, а другой – разделил их в меридиональном направлении.

Наконец из рассмотренных географических данных видно, что в настоящее время ареалы исследуемых видов в целом остаются аллопатричными. Тем не менее обстановка и природно-климатические условия сложились таким образом, что области распространения оказываются смежными и в некоторой степени перекрываются. При этом зона географической симпатрии *A. trivialis* и *A. hodgsoni* оказывается значительно большей по протяженности, чем у *A. richardi*, *A. godlewskii* и *A. campestris*.

2.2. Вероятные пути формирования современных ареалов и зон симпатрического распространения видов-двойников рода *Anthus*.

Формирование адаптаций к природно-климатическим факторам – достаточно длительный процесс. Поэтому устойчивая связь в современном распространении с природной зонально-

стью может быть обусловлена только длительным обитанием в условиях, более или менее сходных с современными. Из этого следует, что первичная дивергенция предковой формы всех исследованных видов должна быть связана с дифференциацией природных зон. Разделение же в меридиональном направлении на западные и восточные формы, таким образом, должно было происходить лишь после возникновения предков, имеющих зональное распространение, и сопровождаться другими процессами. В подтверждение этому следует упомянуть о закономерности географического распространения других видов палеарктических коньков – *A. cervinus*, *A. pratensis* и *A. gustavi*, ареалы которых достаточно хорошо проявляют связь с тундровой зоной и лесотундровыми экотонами. При этом условный центр распространения *A. pratensis* расположен в западной Палеарктике, а *A. gustavi* – в восточной, а зона симпатрии занимает обширную область на севере Центральной Сибири. Два подвида *A. cervinus*, ареал которого близок к циркумполярному, контактируют в пространственном смысле в этой же области. Точно так же ареалы южных форм, распространенных в современной аридной зоне: *A. similis*, *A. rufulus*, *A. richardi*, *A. campestris*, *A. godlewskii* и *A. leucophrys* – территориально распределяются в соответствии с широтной природно-климатической зональностью. В качестве факторов изоляции между ними выступают как пространственно-географические барьеры, так и градиенты экологических условий. Существенно, что подавляющее большинство африканских и южно-азиатских видов коньков, кроме *A. godlewskii* и *A. campestris*, в отличие от северных палеарктических форм, преимущественно связано интразональными местообитаниями, что, вероятнее всего, обусловлено именно их происхождением в аридной зоне в условиях засушливого климата.

Отдавая себе отчет в том, что восстановление в деталях процессов дивергенции рода в рамках настоящей работы вряд ли возможно, мы тем не менее обязаны хотя бы вкратце проанали-

зировать палеоклиматические условия и их динамику в областях современного распространения видов, а также сопоставить их с палеонтологическими данными. Это позволяет выявить связь или констатировать ее отсутствие между современной биотопической приуроченностью исследуемых видов и известной на период их возникновения динамикой природно-климатических условий.

Как справедливо отмечается в орнитологической литературе, палеонтологические сведения о птицах и до настоящего времени остаются достаточно скудными [Животный мир СССР, 1937; Основы палеонтологии, 1964; Назаренко, 1992]. Тем не менее достаточно твердо установлено, что в раннее третичное время уже четко наметились современные отряды, а в середине третичного времени – современные семейства и, по-видимому, даже некоторые роды. Близкого к современному состоянию разнообразия птицы достигли к концу неогена [Основы палеонтологии, 1964]. Наиболее древние находки представителей трясогузковых датируются олигоценовой эпохой третичного периода [Животный мир СССР, 1937]. Одна из них приурочена к территории современной Франции (*Anthus sp.*), а другая находка коньков (*Anthus sp.*) обнаружена в нижнеплиоценовых отложениях южной Италии [Основы палеонтологии, 1964]. Исходя из этих более чем скудных сведений, с достаточной уверенностью можно только утверждать, что трясогузковые в олигоцене уже существовали и их возникновение следует связывать с несколько более ранней эпохой, а именно с эоценом. Таким образом, палеоклиматические особенности Евразии и Северной Африки в контексте решения поставленных задач следует рассматривать именно с этой эпохи.

Климат эоцена был значительно более теплым и влажным, чем современный, а система природных зон отличалась меньшей дифференциацией [Макулбеков, 1972; Ахметьев, 2004]. В Европе и Азии имела место тропическая и субтропическая

флора, которая в начале кайнозоя достигала в своем распространении побережья современного Северного ледовитого океана [Дорофеев, 1972; Фрадкина и др., 1979; Буданцев, 1983; Палеоген..., 1989; Шпуль, 2005; Никитин, 2007], еще связанного с древним океаном Тетис. Однако уже с начала кайнозоя наметилась тенденция к аридизации и охлаждению климата, которая, постепенно усиливаясь, прогрессировала на протяжении всего третичного периода [Ахметьев, 2004]. Ее основной причиной был дрейф континентов, который приблизительно в середине эоцена привел к началу формирования Альпийской складчатости [Геологические..., 1996, 1998]. Отделение Антарктиды и установление циркумантарктического течения стали причиной оледенения этого материка, что в свою очередь вызвало глобальную регрессию океана [Изменение климата..., 1999]. В связи с последним процессом уже к началу эоцена произошло существенное сокращение моря Тетис. К началу олигоцена было утрачено его сообщение с Северным ледовитым океаном, а к окончанию – очертания стали близки к современным в виде внутренних водоемов Европы и Средней Азии. Поднятие гор Центральной Азии привело к перекрытию переноса теплых воздушных масс из экваториального пояса в континентальные части Евразии. Это наряду с перекрытием меридионального переноса тепла морскими течениями Тетиса способствовало увеличению темпов аридизации и охлаждения климата. Таким образом, на рубеже эоцена и олигоцена произошел достаточно быстрый в геологическом масштабе времени (3–5 млн. лет) переход от «тёплой» (парниковой) к «холодной» (криогенной) биосфере [Берг, 1927; Ахметьев, 2004].

Что касается природной зональности, то к середине эоцена в Северном полушарии произошло окончательное оформление аридной зоны, протянувшейся от Каспийского моря на западе до Желтого и Восточно-Китайского морей на востоке (рис. 8).



Рис. 8. Схема природной зональности Палеарктики и Африки в олигоцене – миоцене. (Геологические..., 1996, 1998; Ахметьев, 1999; Изменение климата..., 1999)

Северная граница этой зоны проходила через Северную Туркмению, Южный Казахстан, Южную Монголию, а также районы современных Таримской и Цайдамской впадин внутренних районов Китая [Ахметьев, 1999; Изменение..., 1999]. К морскому побережью она выходила южнее Шандунского полуострова с юга распространяясь в северной Африке, передней Азии – территории занятой современными Гималаями, Тибетом. В миоцене этот процесс захватил территории всего Казахстана и Русской равнины, Монголии и северного Китая. В то же время в умеренных и приполярных широтах существовала гумидная субтропическая флора. Эти сведения хорошо согласуются с современными ареалогическими данными, при анализе которых современные виды коньков, распространенные в Евразии и Африке, совершенно четко подразделяются на палеарктические и палеотропические виды. Таким образом, можно с достаточным основанием говорить о возникновении

к этому времени не менее двух предковых форм, населявших «лесную» и «аридную» зоны.

Дальнейшая аридизация климата южной части Евразии, охлаждение климата северных побережий Европы и Азии сопровождались сдвигом тропической зоны к югу [Мильков, Гвоздецкий, 1975]. Одновременно гумидная флора умеренных и высоких широт на значительной части северной Евразии сменилась листопадными лесами, которые потенциально уже подходили для обитания таких форм, как современный *A. hodgsoni*. Таким образом, период, на который приходится формирование предковых форм современных «лесных» и «степных» видов, следует датировать серединой эоцена – началом олигоцена. По крайней мере условия, необходимые для существования этих гипотетических форм, уже существовали.

Исходя из современного распространения, общего морфооблика и биотопических предпочтений, предковая форма *A. trivialis* и *A. hodgsoni* населяла лесную зону Евразии. Ее первичная дивергенция, вероятнее всего, связана с дальнейшей дифференциацией природных зон, темпы которой резко повысились после исчезновения связи Тетиса с Северным ледовитым океаном [Мильков, Гвоздецкий, 1975]. Аридизация климата привела к сокращению лесной зоны на юге и широкому распространению лесостепных экотонов. Эти события, вероятно, и привели к освоению новой среды обитания краевыми популяциями гипотетической «лесной предковой формы». На это указывает современная достаточно устойчивая связь *A. trivialis* с ландшафтами «лесостепного типа». С другой стороны, современный ареал этого вида достаточно четко совпадает с распространением лесостепных ландшафтов.

«Зональный тип» первичной дифференциации предковой формы *A. trivialis* и *A. hodgsoni* подтверждается и связью близких к ним видов *A. gustavi*, *A. pratensis*, *A. cervinus* – с современными тундровыми и лесотундровыми ландшафтами. Так, *A. cervinus* распространен «циркумполярно», при этом его ареал четко совпадает с границами тундровой зоны. Ареал *A. gustavi*

также четко накладывается на зону тундровых редколесий восточной половины Евразии. Наконец, область распространения *A. pratensis* покрывает лесотундровую подзону Западной Евразии. Последние два вида, таким образом, состоят в викарирующих взаимоотношениях, основой которых является замещение как в географическом, так и в экологическом отношении.

Следует отметить, что тундровые ландшафты являются самыми молодыми из ныне существующих [Бобринский, 1967; Мильков, Гвоздецкий, 1975], в связи с чем формирование «тундровых» видов, вероятнее всего, происходило значительно позже, чем *A. trivialis* и *A. hodgsoni*, не говоря о видах, связанных с палеотропической областью.

Отдельный и заключительный этап в изоляции и дальнейшей дивергенции исследуемых видов составляет цепь четвертичных оледенений. Наступление этого периода, сопровождавшегося резкими изменениями климатических условий, привело к формированию резко континентального климата с низким уровнем средних температур на территории Западной и Центральной Сибири. Развитие покровных ледников вызвало смещение сложившихся к тому времени природных зон и трансформацию облика растительных сообществ. Леса исчезали в большей части территории Северной Евразии в периоды похолоданий, частично возобновляясь в межледниковые потепления в виде лиственных, редкостойных темнохвойных лесов на ограниченных участках (Серебряный, 1980). На значительной части Восточной и Центральной Сибири их сменили так называемые тундростепи, которые граничили непосредственно с аридной зоной (Еськов, 2004). Западная Сибирь, в свою очередь, подверглась значительному обводнению за счет периодически возникавшего частичного перекрытия стока Оби и Енисея в зимние периоды и таяния ледников в летние месяцы [Животный мир СССР, 1937]. На это указывает широкое распространение озерно-речных отложений в южной части Западно-Сибирской равнины [Бадюков и др., 2005]. Более того, существуют предположения о том, что развитие ледников в устьях крупных рек – Енисея, Оби – вызва-

ло перекрытие их стока, что привело к образованию обширного ледникового водоема (цветная вкладка, рис. 9) и перенаправлению его в Балтийское и Средиземное моря [Милановский, 1989].

В ряде источников имеется указание на то, что на Западно-Сибирской равнине в периоды оледенений происходило накопление аллювиальных и, что особенно важно, озерно-аллювиальных отложений, мощность которых достигает местами десятков метров (География России). Все это указывает на высокую вероятность предложенного сценария. Независимо от того, какой из сценариев имел место на самом деле, ясно, что на территории Западной и Центральной Сибири возникла обширная область с переувлажненным режимом и высокой степенью обводненности, условия обитания на которой оказались на длительный период непригодными для обитания как *A. trivialis*, так и *A. hodgsoni*. Если леса Центральной и Восточной Сибири сменились тундро-степными ландшафтами, то лесостепи западной части Евразии, как минимум, сменились озерно-ледниковыми ландшафтами, если не были полностью покрыты обширными водоемами ледниково-подпрудного происхождения.

По этой причине ареалы формирующихся *A. trivialis* и *A. hodgsoni* оказались не только разорваны в меридиональном направлении, но и сдвинутыми к приморским юго-западным (*A. trivialis*) и юго-восточным областям (*A. hodgsoni*), где сохранялись сравнительно небольшие рефугиумы лесной и лесостепной растительности [Галушко, 1974; Назаренко, 1992]. На Дальнем Востоке сохранялся так называемый «дальневосточно-корейский» рефугиум лесной растительности, с которым связано существование *A. hodgsoni*. А в западной части континента лесостепные ландшафты сохранились в небольшом количестве в Средиземноморском регионе [Назаренко, 1992]. В пользу этого свидетельствуют также географические данные о зимнем распространении исследуемых видов. Вообще, миграции в меридиональном направлении, связанные с сезонностью природно-климатических условий, как видно из выше представленных

палеоклиматических сведений, могли возникнуть только в результате охлаждения климата. По географическому положению дальневосточно-корейский лесной рефугиум расположен непосредственно к северу от современных областей зимовок *A. hodgsoni*, тогда как средиземноморский рефугиум лесной и лесостепной растительности находится к северу от зимовочного ареала *A. trivialis*.

Что касается зоны симпатрического распространения, то можно утверждать, что современная зона перекрывания ареалов этих видов есть результат их расселения, происходившего уже в голоцене, после восстановления среды обитания на огромных территориях, подверженных прямому и косвенному воздействию четвертичных оледенений. Более того, проникновение *A. trivialis* в лесную зону в настоящее время усугубляется ее антропогенной трансформацией, которая обусловлена интенсивными лесозаготовками и пожарами, приводящими, в свою очередь, к смене лесов открытыми пространствами и вторичными хвойно-мелколиственными сообществами.

Таксономическая дифференциация *A. campestris*, а также *A. richardi* и *A. godlewskii* происходили в течение более длительного периода. Косвенным доказательством в пользу этого является значительно меньшая по протяженности область симпатрии между *A. campestris*, с одной стороны, а также *A. richardi* и *A. godlewskii* – с другой, чем у «лесных» *A. trivialis* и *A. hodgsoni*. Если у последних видов окончание ледникового периода и восстановление первоначальных условий среды обитания в умеренных широтах Евразии вызвало интенсивное расселение и перекрывание ареалов на обширных территориях, то среди «пустынно-степных» видов широкой симпатрии в настоящее время не наблюдается. Это свидетельствует о большей исторической и экологической устойчивости связей степных видов со специфическими условиями обитания в сравнении с *A. trivialis* и *A. hodgsoni*.

Что касается специфичности условий обитания *A. campestris*, *A. richardi* и *A. godlewskii*, то при рассмотрении современных

биотопических предпочтений они демонстрируют явные различия [Степанян, 1983; Леонович и др., 1997; Доржиев, 1997; Екимова, 2002, 2006]. Все было бы просто, если бы не ряд родственных видов, обитающих на территории Евразии и Африки, у которых биотопическая приуроченность в целом сходна с *A. richardi*. Наиболее сходные в морфологическом отношении с *A. richardi* – *A. similis*, *A. rufulus* и *A. cinanomeus* – заселяют сходные интразональные биотопы, которые располагаются в аридных областях [Козлова, 1930]. Ключ к пониманию здесь дает совмещение ареалов с современной природной зональностью. Оказывается, что при сходстве в биотопической приуроченности родственных видов их ареалы оказываются аллопатрическими и лежат в пустынно-степных зонах разных климатических поясов (цветная вкладка, рис. 10). Так, *A. similis* распространен в полупустынях и пустынях субэкваториального пояса Африки и Аравийского полуострова, *A. cinanomeus* и *A. leucophris* – в зоне саванн и редколесий того же пояса Африканского континента, *A. rufulus* – в зоне саванн и редколесий, но на Индостанском и Индокитайском полуострове. При этом между *A. cinanomeus* и *A. leucophris* существуют чёткие различия в биотопических предпочтениях.

Из этого следует, что формирование перечисленных видов происходило в условиях аллопатрии. Это подтверждается результатами анализа ареалогических данных. Области распространения чётко совпадают со схемой природной зональности [Географический Атлас, 1983; Степанян, 1990].

Механизм первичной дивергенции в этом случае сводился к следующему. Аридизация климата, начавшаяся еще в начале кайнозоя, существенно ускорилась именно в середине эоцена, когда активизировались процессы образования Альпийской складчатости [Мильков, Гвоздецкий, 1975]. По мере развития этого процесса климатические условия приобретали все большие различия к западу и востоку от ныне единого комплекса высокогорных систем: Гималаев, Тибета, Памира, Тянь-Шаня и Алтае-Саянской горной страны. Если западная часть перво-

начально испытывала влияние океана Тетис, а затем теплого Индийского океана, то в восточной части формировался континентальный климат. Ясно, что по мере поднятия гор их изолирующая роль усиливалась, однако также понятно, что для птиц сами по себе они не являются достаточным препятствием для широкого расселения. Из этого следует, что непосредственной причиной таксономической дифференциации, как и в первом случае, является контраст природно-климатических условий, обусловивший формирование различных сред обитания и адаптацию к ним первично разделенных форм одного вида.

Следует сделать оговорку, что первичная дифференциация гипотетической предковой формы, от которой произошли *A. richardi*, *A. godlewskii* и *A. campestris*, конечно, не ограничивается возникновением только исследуемых форм. Эта ветвь в пределах рода включает в себя еще ряд современных видов, населяющих Африку и Юго-Восточную Азию. При этом сопоставление ареалогических сведений о ближайших родственниках по отношению к исследуемым конькам видах показывает, что ареалы этих форм как раз разделяются с горными системами. Более того, можно говорить о том, что дивергенция предковой формы этих видов началась еще до горообразования путем одновременного освоения интразональных и плакорных местообитаний в аридной зоне Евразии и Африки.

В настоящее время ряд видов остаются связанными по крайней мере с плакорной растительностью степей и пустынь как в Евразии, так и в Африке. При этом обстоятельстве наиболее вероятной причиной дивергенции является аридизация климата. На первых этапах она привела к постепенной адаптации к обитанию в условиях, все более приближающихся к сухим степям и полупустыням (*A. campestris*, *A. godlewskii*), и широкому распространению этой формы на двух континентах. Часть форм при этом адаптировалась к интразональным условиям, которые оказались более или менее сходными в пределах южной Евразии (*A. richardi*, *A. rufulus*) и Северной Африки (*A. similis*, *A. cinanomeus*). В пользу этого сценария свидетельствует также

то, что формы жестко связанные именно с увлажненными местообитаниями, расположенными в интразональных понижениях, и ныне распространены именно в аридной зоне с недостатком влаги. В северной же части Евразии в пределах рода *Anthus* таких форм нет, а те виды, которые не связаны с зональными местообитаниями лесной и тундровой зоны, обитают в горных тундрах *A. spinoletta* и *A. rubescens* и являются постледниковыми реликтами, освоившими обитание в горных областях.

Особо следует отметить биотопические предпочтения *A. godlewskii*, который, как справедливо указывается в ранее опубликованных работах, в Туве и Северной Монголии связан с горными склонами [Доржиев, 1997; Леонович и др., 1997; Степанян, 1983 Мункуева, 2006]. Связь эта, однако, обусловлена именно распространением в современности специфичной растительности – настоящих злаково-полынных степей и их производных именно на горных склонах южного Алтая, южной Тувы и Северной Монголии, тогда как на плакорах распространяются преимущественно полупустыни.

Из всего вышеизложенного следует: предложенные сценарии дивергенции не могут претендовать на высокую точность датировок и географических местоположений границ природной зональности и ареалов исходных форм. Однако в целом они хорошо согласуются с палеоклиматическими и ареалогическими данными, а также с биотопическими приференциями современных форм; как показало вышеизложенное, обе группы исследуемых видов происходят от двух разных предков в составе двух ветвей родственных видов в пределах рода *Anthus*. Один из предков населял лесные ландшафты Северной Евразии, а второй – безлесные области Северной Африки и Южной Евразии.

В основе дивергенции предковой формы *A. trivialis*, *A. hodgsoni* лежит освоение краевыми популяциями переходных лесостепных экотонов – в сущности симпатрический процесс, который в плиоцен-плейстоценовую эпоху, сопровождавшуюся катастрофическими изменениями климата и ландшафтов, ус-

губился разрывом некогда единого ареала в меридиональном направлении.

Дивергенция *A. richardi*, *A. godlewskii*, *A. campestris* в составе группы родственных форм началась значительно раньше, чем у предковой формы современных лесных и тундровых видов. Она происходила путем становления аллопатрических взаимоотношений с одновременным освоением плакорных и интразональных местообитаний аридной зоны разными географическими популяциями одной предковой формы. Основной причиной пространственной дифференциации ее ареала явилось поднятие гор Центральной Азии, которому сопутствовали становление и усиление контраста природно-климатических условий по обе стороны от единого комплекса горных систем.

Таким образом, в основе происхождения исследуемых видов лежит дивергентная адаптация, основанная на освоении различных условий обитания, происходившая в первом случае на фоне симпатрии, а в другом – на фоне географической изоляции.

Возникновение зоны вторичной симпатрии между *A. trivialis* и *A. hodgsoni* – событие голоцена, которое является следствием отступления ледников, общего потепления климата и расселения исследуемых видов в области, где некогда обитали лишь их не столь дивергировавшие предковые формы.

Что касается зоны симпатрического распространения *A. richardi*, *A. godlewskii* и *A. campestris*, то ее существование обязательно смежному географическому взаиморасположению ареалов *A. richardi* и *A. godlewskii* с одной стороны и *A. campestris* – с другой. Формирование специфических мозаичных условий, где места обитания всех трех видов сосредоточены на сравнительно небольшой территории, обусловлено географическим положением Алтае-Саянской горной страны, находящейся на стыке трех природных зон, что предопределяет тесный контакт резко различающихся ландшафтов. Более того, интразональные и азональные включения создают возможность взаимопроникновения и близкого пространственного контакта видов, связанных с различными местообитаниями.

• ГЛАВА 3. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ПРОЦЕССА ДИВЕРГЕНЦИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *ANTHUS*

В предыдущей главе рассмотрены вероятные механизмы первичной изоляции предковых форм современных видов-двойников рода *Anthus*. Основной задачей настоящего раздела является констатация сформировавшихся между ними различий, а также их количественная и статистическая оценка. Эти различия интересны тем, что они представляют собой результаты действия дивергентной адаптации на протяжении более или менее точно известного периода времени. Накопление подобного рода данных может стать основой для количественной оценки темпов микроэволюции птиц. Количественная же оценка различий позволяет сопоставить их с длительностью изоляции и тем самым подтвердить или опровергнуть результаты анализа, представленные в предыдущей главе.

С другой стороны, возникшие расхождения морфологического, этологического и биохимического характера выступают в качестве изолирующих факторов, препятствующих межвидовой гибридизации при вторичной интерградации некогда пространственно разобщенных предковых форм. Какие из перечисленных факторов имеют наибольшее значение для репродуктивной изоляции в целом – остается вопросом спорным. В рассматриваемом случае при высокой степени морфологического сходства этот критерий, видимо, имеет второстепенное значение. Комплексный анализ разных параметров позволяет ответить на этот вопрос и выявить факторы, имеющие большое значение.

3.1. История определения таксономического статуса исследуемых видов.

Современная систематика базируется именно на морфологическом критерии вида, который до сих пор составляет основу для определения таксономического статуса и во многих случаях является основой для установления филогенетических связей между таксонами. Морфологическое сходство исследованных видов коньков таково, что в свое время вызвало немало споров о таксономической принадлежности некоторых из них. Однако не всегда простое рассмотрение внешних критериев позволяет судить о видовой самостоятельности отдельных морфотипов, в особенности когда речь идет о морфологически близких формах и о видах-двойниках [Кэйн, 1958; Завадский, 1961; Майр, 1974; Степанян, 1983, 1990 и др.].

Таксономическая разобщенность *A. campestris* и *A. richardi* не вызывала спорных суждений. Статус третьего представителя этого надвидового комплекса длительное время трактовался неверно [Степанян, 1983]. Столь сложное положение было результатом двух причин – значительного морфологического сходства указанных форм и ограниченности географических и экологических сведений о *A. godlewskii*. Этот вид первоначально был описан Л. Тачановским [Taczanowski, 1876] из южной Даурии как *Agrodroma godlewskii*. Однако впоследствии в течение длительного времени устойчиво существовали несколько мнений по поводу таксономической принадлежности этой формы. Сторонники первой точки зрения рассматривали *A. godlewskii* как самостоятельный вид [Сушкин, 1914; Vaurie, 1954, 1959]. Вторая точка зрения заключалась в конспецифичности *A. richardi* и *A. godlewskii*, когда их разделяли только до подвидового уровня [Hartert, 1910]. Наконец, третья группа исследователей считала *A. godlewskii* и *A. campestris* викарирующими подвидами [Тугаринов, 1929; Stegman, 1929], и это мнение оказалось наиболее распространенным в начале XX столетия [Леонович и др., 1997]. Окончательное решение по поводу видовой самостоятельности

A. godlewskii было принято лишь после 1972 года [Piechocki, Bolod, 1972; Степанян, 1983].

Не менее запутанной была история определения таксономического статуса *A. richardi* и родственных ему *A. cinanomeus*, *A. rufulus*, *A. novaeseelandiae*. Так, с 1905 года орнитологи разных стран стали обращать внимание на сходство в рисунке и окраске оперения «степных коньков», принадлежавших к фаунам разных континентов и носивших в то время самостоятельные видовые названия [Козлова, 1975]. На основании этого сходства в один вид были объединены *A. richardi* и *A. rufulus* из Индо-Австралийской области. Затем к ним присоединили еще и форму «*A. rufulus*», распространенную в Африке (впоследствии *A. cinanomeus*), которую считали подвидом восточного *A. rufulus*. Наконец, все четыре вида, которые первоначально признавались как самостоятельные, были объединены под одним видовым названием *A. novaeseelandiae* Gm.

Определение видового статуса *A. hodgsoni* претерпело ряд коллизий, обусловленных морфологическим сходством с *A. trivialis*. За пределами России *A. hodgsoni* описан в 1907 году Ричмондом [Степанян, 1990]. Однако в России в начале XX века некоторыми авторами *A. trivialis* и *A. hodgsoni* трактовались как два викарирующих подвида – *Anthus trivialis trivialis* и *Anthus trivialis makulatus* [Тугаринов, Бутурлин, 1911; Тугаринов, 1915, 1913; Залесский, 1921]. В качестве диагностического использовался такой ненадежный признак, как сравнение степени развития 4-го махового пера, которое, как считалось, у *A. t. makulatus* почти доходит до вершины крыла, а у *A. t. trivialis* – значительно короче.

В 1916 г. А.Я. Тугаринов придерживается старых видовых названий, в то время как П.П. Сушкин [1914] описывает эти формы как два вида – *A. trivialis* и *A. makulatus*. И.И. Иоганзен [1929] пишет о «сибирском лесном коньке» (*Anthus trivialis sibiricus*), ссылаясь на П.П. Сушкина и подразумевая лесного конька.

3.2. Морфометрические особенности близкородственных видов птиц рода *Anthus*.

Результаты классификации исследованных особей *A. campestris*, *A. richardi* и *A. godlewskii* по комплексу исследованных признаков показали следующее. Практически все *A. richardi* отделились в один общий кластер, и лишь одна самая мелкая особь образовала парный кластер с самым крупным из выборки *A. godlewskii*. Две чётко обособленные группировки образовали *A. campestris* и *A. godlewskii*, однако часть особей обоих видов объединилась, образовав смешанную группу, в которой, по всей видимости, признаки достаточно сильно перекрываются (рис. 2). Кроме этого обстоятельства, указывающего на большое морфометрическое сходство между *A. campestris* и *A. godlewskii*, заметно, что четко дифференцированные группировки этих видов также проявляют большую связь между собой, чем каждая из них с группой *A. richardi*.

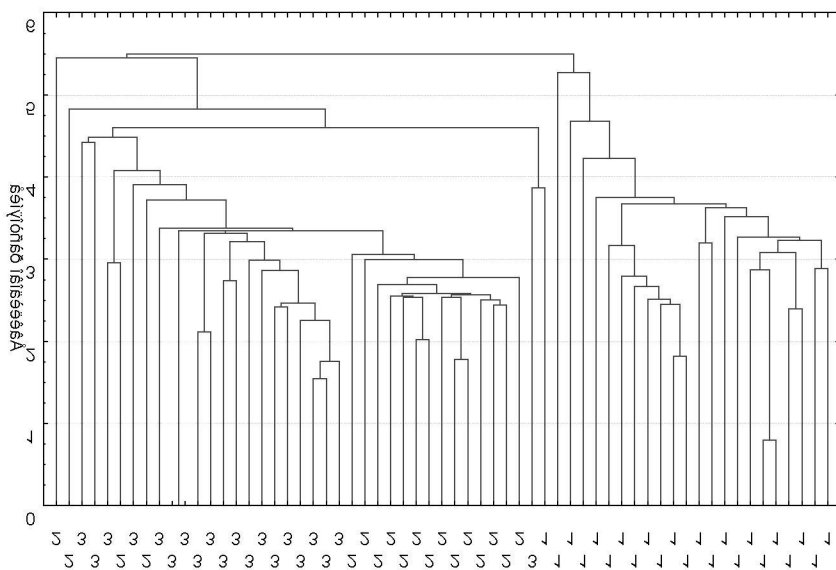


Рис. 11. Дендрограмма сходства отдельных особей *A. richardi* (1), *A. campestris* (2) и *A. godlewskii* (3) по комплексу метрических признаков

Статистическая оценка отмеченных различий, осуществлявшаяся на основе сравнения средних показателей, показала, что значимые различия по всем исследованным признакам имеются между *A. richardi* и *A. campestris*, а также между *A. richardi* и *A. godlewskii* (при $p < 0,01 - 0,001$). Исключение составила длина клюва, измеренная от края ноздри до вершины. У *A. richardi* и *A. campestris* этот признак оказался очень близким (табл. 1).

Среди видов первой тройки *A. richardi* явно выделяется более крупными размерами, о чем упоминается, пожалуй, во всех орнитологических сводках и определителях [Дементьев, Гладков, 1954; Степанян, 1983]. Птицы этого вида превосходят по большинству средних показателей как *A. campestris*, так и *A. godlewskii* (табл. 1).

Что касается размеров *A. godlewskii* и *A. campestris*, то опубликованных данных по этому поводу не было, вероятно, потому, что размеры тела *A. godlewskii* визуальным представляются близкими к размерам *A. campestris*. Имеется лишь указание Н.А. Гладкова [1954] на то, что «подвид *A. campestris godlewskii*» крупнее других подвидов этого вида.

Таблица 1

Пределы и средние величины морфоструктур *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii*

Вид	<i>A. richardi</i>		<i>A. campestris</i>		<i>A. godlewskii</i>	
	lim	М	lim	М	lim	М
Длина клюва (1)	9,3-11,5	10,4	9,2-11,5	10,3	9,2-10,6	9,8
Длина клюва (2)	18,9-22,1	20,7	17,9-20,4	19,5	18,4-20,7	19,2
Длина цевки	28,8-33,0	30,2	24,0-26,0	24,9	24,9-28,3	26,8
Длина 4-го пальца	12,0-15,3	13,9	8,2-9,7	9,1	10,3-12,8	11,3
Длина когтя 4-го пальца	14,6-19,4	17,2	7,1-9,4	8,4	10,0-14,5	12,0
Длина крыла	89-99	96	80-96	89	86-94	90
Длина хвоста	72-80	76	63-75	71	65-72	69
Масса тела	27,1-32,8	30,9	20,8-24,8	22,7	21,7-28,0	25,2

A. godlewskii действительно отличается по большинству параметров от *A. campestris*, и размеры всех морфоструктур этого вида больше, чем у *A. campestris*, но меньше, чем у *A. richardi*

(табл. 1). При сравнении исследованных признаков достоверные различия между *A. campestris* и *A. godlewskii* обнаружены между средними значениями длины цевки, четвертого пальца и его когтя, крыла, а также массы тела (при $p < 0,01 - 0,001$).

Результаты обследования собственных данных незначительно отличаются от результатов исследований объединенной выборки, состоящей из наших материалов и коллекционных сборов, собранных другими исследователями. Большинство морфоструктур имели очень близкие средние значения. В тех случаях, когда между средними величинами в нашей и объединенной выборке имелись различия, они были обусловлены включением в расчеты молодых птиц в возрасте 3 – 4 месяцев, за счет чего средние показатели в объединенной выборке снизились, а размах вариации увеличился за счет снижения минимального предела.

Таким образом, анализ морфометрических данных, полученных на собственных материалах, показывает, что все три вида морфологически достаточно хорошо обособлены, а дивергенция по этим признакам между ними зашла достаточно далеко.

Резко выделяющиеся крупные размеры цевки, четвертого пальца и его когтя у *A. richardi* явно обусловлены адаптацией этого вида к различного рода увлажненным местообитаниям. При сравнении строения конечностей просматривается конвергентное сходство с пастушковыми, а также со специализированными околородными обитателями – куликами. Удлинению конечностей, по всей видимости, сопутствовали увеличение массы тела и пропорциональный рост других частей. Другие близкие виды к *A. richardi*, населяющие увлажненные местообитания Индонезии, Австралии, Новой Зеландии и Африки, также имеют удлиненные конечности при сходстве других размеров тела с этим видом (Козлова, 1975). Размеры и пропорции тела *A. campestris* и *A. godlewskii* сходны с типичными видами из рода и отряда воробьинообразных, передвигающимися и собирающими корм на земле. Обращает на себя внимание спрямленная форма когтей на пальцах, как это характерно для жаворонков, что, несомненно, связано с полностью наземным образом жизни.

Морфологическое сходство между *A. trivialis* и *A. hodgsoni* проявляется в значительно большей степени, чем между *A. campestris* и *A. godlewskii*. Если у последних видов перекрывание морфологических признаков отмечалось лишь у некоторой части особей, то у *A. trivialis* и *A. hodgsoni* не отмечено никакой закономерности, основанной на видоспецифичных морфометрических особенностях (рис. 12). Это значительно большее сходство, по всей видимости, можно объяснить только существенно меньшей продолжительностью первичной изоляции на фоне экологической близости местообитаний предка лесного и пятнистого коньков в разьединенных частях ареала.

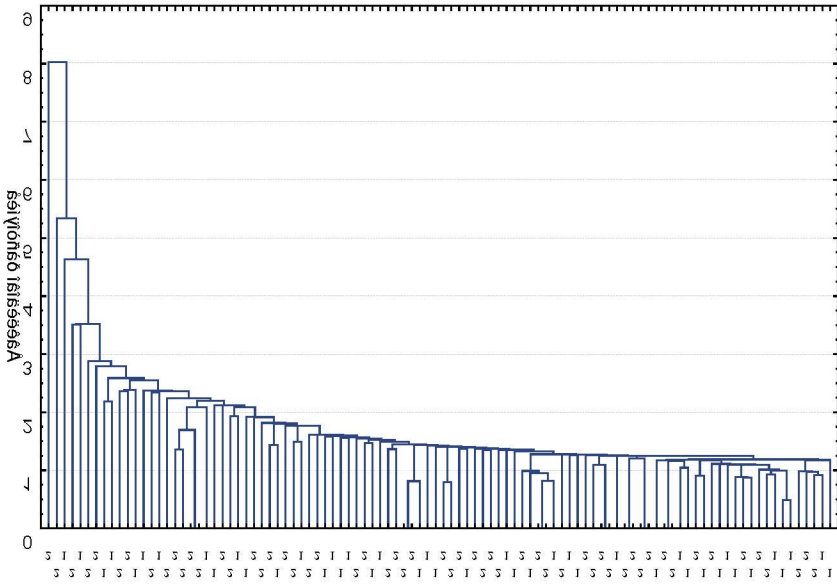


Рис. 2. Дендрограмма сходства отдельных особей *A.trivialis* (1) и *A.hodgsoni* (2) по комплексу метрических признаков

Результаты исследования параметров типовых морфоструктур по большинству признаков показали почти полную идентичность лесного и пятнистого коньков (табл. 2).

Таблица 2

Пределы и средние величины морфоструктур
A. trivialis и *A. hodgsoni*

Морфоструктура параметр	<i>A. trivialis</i>		<i>A. hodgsoni</i>	
	lim	M	lim	M
Длина клюва (1)	7,7-11,1	8,7	8,8-10,0	8,4
Длина клюва (2)	12,9-18,0	16,0	17,2-18,0	16,3
Длина цевки	16,0-23,1	20,6	19,3-25,0	22,6
Длина 4-го пальца	7,3-10,0	8,9	7,6-11,3	9,3
Длина когтя 4-го пальца	6,0-8,9	7,3	6,9-8,3	8,0
Длина крыла	81,0-85,0	83	81,0-86	83
Длина хвоста	54-67	61	55-64	60
Масса тела	17,1-26,3	21,3	20,5-25	21,6

Сходство имеет место как при рассмотрении только наших материалов, так и при включении в анализ результатов исследований коллекционных экспонатов разных музеев. Некоторые отличия обнаружены при сравнении длины цевки и четвертого пальца. Однако если между выборками, полученными в ходе собственных исследований, различие по цевке составляет 2 мм, то при сравнении объединенных данных разница снизилась до 0,7 мм, что, очевидно, малозначимо. Различия между средними величинами четвертого пальца сохраняются в обоих вариантах сравнения на уровне 0,4 – 0,5 мм. У пятнистого конька эта морфоструктура больше, что, пожалуй, связано с более «древесным» образом жизни. Оценка достоверности различий выявила их незначительность. Все исследованные морфоструктуры и масса тела обоих видов очень близки, а также имеют сходный характер распределения. Это указывает на отсутствие дивергенции лесного и пятнистого конька по размерным признакам или на ее крайне малые масштабы.

Дополнительная классификация с помощью процедуры кластерного анализа по средним показателям типичных морфологических параметров показала, что морфологическая дистанция между *A. trivialis* и *A. hodgsoni* значительно короче, чем

даже между *A. campestris* и *A. godlewskii* (рис. 13), не говоря уже об *A. richardi*. Это согласуется с менее длительными сроками первичной изоляции предковой формы этих видов. В целом же *A. campestris* и *A. godlewskii* объединяются в один общий кластер, а *A. trivialis* и *A. hodgsoni* – в другой. *A. richardi* разделяется наибольшей дистанцией со всеми видами, однако при этом примыкает к *A. campestris* и *A. godlewskii*. Основной вклад в дистанцию между *A. richardi* – с одной стороны, а также *A. campestris* и *A. godlewskii* – с другой вносят отличия в размерах конечности и ее частей, а также массы тела. Эти резкие различия, как показано выше, связаны со специфичностью среды обитания *A. richardi*.

При учете того, что ареалы *A. richardi* и *A. godlewskii* в современности оказываются симпатричными, дивергенция по морфологическим признакам, вероятнее всего, была обусловлена адаптациями к разным биотопическим условиям. Наиболее вероятный сценарий при этом – освоение плакорных степных (*A. godlewskii*) и интразональных околородных местообитаний (*A. richardi*).

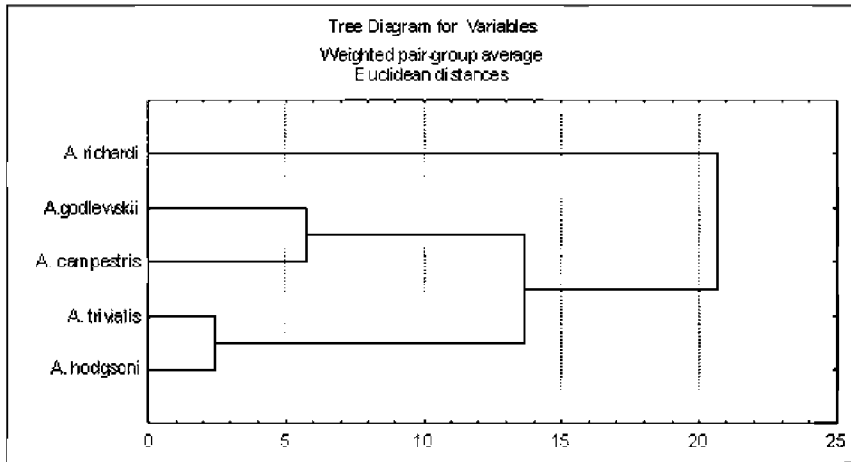


Рис. 13. Дендрограмма сходства исследуемых видов коньков по средним величинам метрических признаков

3.2.1. Изменчивость размеров основных морфоструктур

Вариабельность в размерах тела обследованных особей проявилась следующим образом. Наибольший диапазон изменчивости по большинству исследованных параметров отмечен у *A. richardi* [Екимова, 2006]. У птиц этого вида получены наибольшие в тройке значения дисперсий шести обследованных показателей из восьми, в то время как у *A. campestris* наибольшие показатели дисперсий отмечены только для крыла и хвоста. Четыре морфоструктуры *A. campestris* имели минимальные значения дисперсий, и две характеризовались промежуточными показателями. У *A. godlewskii* половина морфоструктур имела минимальные значения и вторая половина – промежуточные (табл. 3).

Достоверные различия между выборочными дисперсиями получены для четырех (из восьми) исследованных параметров при сравнении морфоструктур *A. richardi* и *A. campestris*. В то же время достоверные различия между *A. campestris* и *A. godlewskii* отмечены для шести морфоструктур. Наконец у *A. richardi* и *A. godlewskii* достоверно отличались только дисперсии клюва, измеренного от угла ротовой складки до вершины. При этом *A. godlewskii* по пяти обследованным параметрам имели значения выборочной дисперсии, значительно более близкие к дисперсиям *A. richardi*, чем к *A. campestris*. И лишь в одном случае – действительно близкое к промежуточному или скорее к среднему значению.

Таблица 3

**Показатели вариабельности морфоструктур
A. richardi, *A. campestris* и *A. godlewskii*
и результаты статистической проверки различий между
ними (F – критерий Фишера) (по данным авторов)**

Длина	<i>A. richardi</i> (1)	F _(1,2)	<i>A. campestris</i> (2)	F _(2,3)	<i>A. godlewskii</i> (3)	F _(1,3)
1	2	3	4	5	6	7
	Sx ²		Sx ²		Sx ²	
Клюва (1)	0,44	1,26	0,35	1,67	0,21	2,10
Клюва (2)	0,92	2,09	0,44	2,2	0,20	4,60
Цевки	<u>1,07</u>	3,34	0,32	2,75	0,88	1,22

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5	6	7
4-го пальца	0,94	3,92	0,24	2,21	0,53	1,77
4-го когтя	<u>1,69</u>	3,9	0,43	3,63	<u>1,56</u>	1,08
Крыла	6,90	1,89	13,07	2,99	<u>4,37</u>	1,56
Хвоста	<u>5,24</u>	1,40	7,31	1,55	<u>4,73</u>	1,11
Масса тела	<u>2,42</u>	2,33	1,04	2,17	<u>2,26</u>	1,07

Примечание: значения критерия Фишера, превосходящие табличные (при P не более 0,05 – 0,01), выделены жирным шрифтом. Подчеркнуты сравнительно близкие значения дисперсий у *A. richardi* и *A. godlewskii*.

Расчеты показателей вариабельности на объединенной выборке дали более противоречивые результаты именно из-за включения в анализ молодых птиц *A. richardi* и *A. campestris*, что существенно увеличило дисперсии для большинства морфоструктур этих видов. Эти противоречия слабо поддаются каким-либо объяснениям, в связи с чем мы руководствуемся только собственными данными, основанными на измерениях исключительно взрослых птиц.

Вышеизложенные данные прямо указывают на большее сходство по диапазону изменчивости между *A. richardi* и *A. godlewskii*, чем каждого из них по отношению к *A. campestris*.

Сравнение показателей вариации основных морфоструктур *A. trivialis* и *A. hodgsoni*, полученных как на собственных материалах, так и на объединенных данных, выявило некоторые различия. Большинство морфоструктур *A. trivialis* обнаружили большую степень вариабельности, чем у *A. hodgsoni*, однако при анализе собственных материалов в большинстве случаев они оказались статистически недостоверными (табл. 4). При увеличении выборок за счет включения в анализ музейных коллекционных материалов общая тенденция сохранилась, и различия оказались статистически значимыми по четырем параметрам. Большой диапазон изменчивости, вероятно, обусловлен значительно большей экологической валентностью *A. trivialis*, который заселяет самые разнообразные местообитания в сравнении с *A. hodgsoni*, специализированным в этом отношении. В подтверждение этому следует отметить, что из видов пер-

вой тройки наибольшие параметры изменчивости отмечены у *A. richardi*, для которого характерен наибольший градиент населенных им местообитаний в меридиональном направлении.

Таблица 4

**Показатели вариабельности морфоструктур
A. trivialis и *A. hodgsoni* и результаты статистической
проверки различий (F – критерий Фишера)**

Морфоструктуры	<i>A. trivialis</i>	F	<i>A. hodgsoni</i>
	Sx ²		Sx ²
Клюв (1)	0,83	1,84	0,45
Клюв (2)	1,02	1,60	0,65
Цевка	1,82	1,31	2,38
4-ый палец	0,38	1,84	0,70
4-ый коготь	0,49	2,23	0,22
Крыло	5,44	1,04	5,23
Хвост	8,28	1,31	6,31
Масса тела	3,26	1,54	2,12

3.2.2. Окраска оперения взрослых птиц

Принято считать, что окраска птиц представляет собой непосредственную адаптацию к среде обитания, указывая, прежде всего, на ее криптическую роль [Котт, 1950]. Покровительственная окраска в теории делает ее обладателей менее заметными в местах обитания и является формой пассивной защиты от хищников или приспособлением к скрытому перемещению и добыче корма. Такая окраска (в сочетании с определенным поведением особи) наиболее важна как способ защиты на ранних стадиях онтогенеза или в период наибольшей уязвимости, например, при насиживании кладки. Поскольку все коньки гнездятся исключительно на земле, эта особенность морфологии очень важна для каждого из видов. Половой диморфизм в окрасочных признаках не выражен. Отличить самцов и самок по внешнему виду невозможно. Хотя кладку, как и у большинства воробьи-

нообразных, насиживают самки, самцы же принимают активное участие в выкармливании птенцов и кормят самок во время инкубации. В связи с этим криптическая окраска самцов имеет значение для выживания не меньше, чем покровительственная окраска самок.

Учитывая расхождения в географическом распространении, разные биотопические предпочтения и вообще довольно длительную дивергенцию рассматриваемых видов, следовало бы ожидать существенные различия во внешней морфологии. Однако, как и в случае с метрическими признаками, элементы окраски у разных видов на первый взгляд вызывают скорее впечатление сходства, чем различия. Это обусловлено явной успешностью морфологического типа «коньковой» окраски, элементы которой встречаются у всех представителей рода. Более того, «двухцветный фон» и продольно-пестрый рисунок на бледном фоне встречается у современных видов овсянковых, мухоловковых, жаворонков, куликов и многих других видов птиц.

Несмотря на явное сходство, взрослые особи *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii* по комплексу окрасочных и метрических признаков идентифицируются сравнительно легко. Значительно сложнее иногда различить *A. trivialis* и *A. hodgsoni* даже в дефинитивном наряде. Молодые же особи этих видов различимы с большим трудом.

Наиболее заметные отличия в окраске среди всех исследуемых видов имеет *A. campestris* (цветная вкладка, рис.14). Для него характерна полная или почти полная редукция рисунка на вентральной стороне тела, присущего абсолютному большинству представителей рода *Anthus*.

Сходство в окраске между *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii* проявляется в расцветке вентральной стороны, окрашенной в желтовато-белесый цвет, с желтоватым налетом на груди (цветная вкладка, рис.14). Окраска лап телесно-желтого цвета. Нижняя часть клюва такого же цвета, более темная к вершине. Надклювье черно-бурое. У *A. richardi* и *A. godlewskii* в дефинитивном состоянии развиты так называемые «усы». У этих

же видов в дефинитивном состоянии хорошо развит продольно-пестрый рисунок в виде пестрин черновато-бурого оттенка. У некоторых взрослых особей *A. campestris* рисунок на груди имеется в виде одиночных крапин, расположенных на боковых сторонах тела, однако он никогда не бывает развит в такой степени, как у *A. richardi* и *A. godlewskii*.

Основной тон оперения на дорзальной стороне тела всех трех видов светлый песочно-бурый, у степного конька – более насыщенный с болотным оттенком. Наиболее бледная окраска спинной стороны из всей тройки имеется у *A. campestris*. Кроющие перья головы имеют четкий продольный рисунок, лучше развитый у *A. ricardi* и *A. godlewskii*. Кроющие спины этих же двух видов имеют более темный в сравнении с основным фоном черновато-бурый оттенок перьев, окаймленный светлой полосой. У *A. campestris* эта часть тела окрашена почти однотонно. Основной тон рулевых перьев такой же, как в целом у оперения верхней части тела. Крайние рулевые, как и у большинства коньков, белого цвета.

Визуально по комплексу окрасочных признаков *A. ricardi* и *A. godlewskii* имеют между собой много больше сходства, чем каждый из них в сравнении с *A. campestris* (цветная вкладка, рис.14). Редукция пестрин на зобе и груди, а также с верхней стороны тела у последнего – вторичное явление, связанное с жизнью в полупустынях и пустынях, лишенных травянистой растительности. Несомненно, что на фоне песочной поверхности однотонная окраска имеет преимущество перед ее криптическими вариантами, распространенными у других видов коньков.

A. trivialis и *A. hodgsoni* имеют в окраске значительно больше общего, чем *A. ricardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii*. Это сходство и создает широко известные трудности при диагностировании.

На представленных фотографиях различия близки к очевидным (цветная вкладка, рис.15,16). Для *A. trivialis* характерен песочно-бурый цвет фоновой окраски верха, маховых и рулевых перьев. У *A. hodgsoni* фоновая окраска верхней ча-

сти тела опахала маховых и рулевых имеет зеленоватый оттенок. У *A. trivialis* рисунок на верхней стороне тела развит достаточно хорошо, и особенно четким он представляется на голове. У *A. hodgsoni*, напротив, рисунок на кроющих спины выражен менее отчетливо. Однако достаточно часто встречаются особи, имеющие диагностические признаки обоих видов. *A. hodgsoni*, расположенный слева (цветная вкладка, рис. 15), имеет серовато-песочный тон окраски головы и мантии, тогда как кроющие хвоста, рулевые и маховые на опахалах окрашены в типичный оливковый цвет, характерный для этого вида. При всем этом у него хорошо развита белая бровь, характерная для *A. hodgsoni*, и рисунок на шапочке и мантии, свойственный *A. trivialis*.

На вентральной стороне тела *A. trivialis* и *A. hodgsoni* различаются наличием охристого и оливкового налета – у второго и его отсутствием – у первого (цветная вкладка, рис. 16). Справедливо считается – и это достаточно хорошо заметно на сериях птиц без переходных признаков, – что у *A. hodgsoni* рисунок развит несколько сильнее: пятна более насыщенные и крупные. Однако на представленных photographиях заметно, что это различие характерно только для «чистых» вариантов окраски. Та же особь *A. hodgsoni*, имеющая некоторые признаки окраски, характерной для *A. trivialis*, с нижней стороны тела также имела хорошо развитый рисунок и некоторое количество оливкового оттенка на зобе (цветная вкладка, рис. 16).

Достаточно часто встречается и другой вариант окраски, вызывающий затруднение при определении видовой принадлежности. Он сочетает в себе оливковый тон верхней стороны тела, характерный для *A. hodgsoni* в совокупности с развитием хорошо выраженного рисунка на дорсальной стороне тела, который присущ *A. trivialis* (цветная вкладка, рис. 17). Этот вариант сопровождается и развитием желтоватого оттенка на груди и боках. Наконец, встречаются отдельные особи *A. trivialis*, нижняя сторона тела которых содержит оливковый налет, хотя в остальной окраска типична именно для этого вида.

Следует заметить, что все переходные варианты окраски характерны для взрослых птиц, участвующих в размножении, и возрастная изменчивость

в этих случаях исключается, тем более, что окраска птенцов обоих видов хорошо отличается от дефинитивной окраски как *A. trivialis*, так и *A. hodgsoni*.

Сочетание окрасочных признаков наводит на предположение о гибридизации этих видов, особенно в районах близкого контакта популяций. Кроме «сомнительных» вариантов окраски, к этому предположению подталкивает еще один факт, обусловленный следующим обстоятельством. В ходе сбора коллекционных материалов зарегистрирован случай добычи кормящейся пары птиц одним выстрелом. В составе этой пары имелся «чистый» *A. trivialis* и самка, сочетающая в себе признаки обоих видов. При этом в яйцеводе самки было обнаружено почти готовое к сносу яйцо. Район, где был отмечен этот случай, как раз сочетает в себе условия для обитания обоих видов – заболоченный сфагново-зеленомошный еловый лес со всех сторон окружен степными местообитаниями в сочетании с березовыми колками и лесополосами. Этот случай, конечно, не может считаться полноценным свидетельством гибридизации, и совершенно ясно, что доказательство ее существования требует специальных дополнительных исследований. Однако все вышеизложенное наряду с иллюстрациями указывает, по крайней мере, на значительное сходство дефинитивной окраски *A. trivialis* и *A. hodgsoni* в сравнении с *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii*.

Что касается общей внешности этих двух видов коньков, то она прекрасно приспособлена к гнездованию на земле под прикрытием травянистой растительности. Просматривается некоторая обусловленность окрасочных признаков в виде оливкового фона окраски *A. hodgsoni*. Очевидно, что он создает наибольший маскирующий эффект при обитании именно в лесных экосистемах. *A. trivialis*, который, как будет показано ниже, отнюдь не «лесная птица», при этом связанная с древесно-кустарнико-

вой растительностью, имеет облик, максимально «выгодный» для переходных лесостепных экотонов.

3.2.3. Окраска оперения гнездовых птенцов и молодых птиц

Если окраска взрослых особей имеет адаптивное значение в период насиживания кладки, то оперение птенцов выполняет ту же функцию в период выкармливания потомства. Маскирующая функция окраски нелетающих особей имеет первостепенное значение для успеха размножения и существования вида в целом.

Как видно из представленных ниже фотографий, окраска оперения птенцов и молодых летающих птиц коньков не менее криптическая, чем у взрослых. Хорошо заметно, что она в целом соответствует естественным цветам местообитаний, которые населяют обе группы. При этом различия в основной фоновой окраске оперения, степени развития и топографии рисунка наблюдаются при сравнении птенцов *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii*, с одной стороны, а также *A. trivialis* и *A. hodgsoni* – с другой. Внутри этих групп расцветка различается значительно меньше.

У гнездовых птенцов *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii* в фоновой окраске преобладают желтоватые тона, а у *A. trivialis* и *A. hodgsoni* – зеленоватые (цветная вкладка, рис. 18, 19). У всех видов достаточно хорошо развит рисунок на дорсальной стороне, причем у *A. trivialis* и *A. hodgsoni* – в значительно большей степени. Более темные и насыщенные пестрины, почти сливаясь, создают впечатление сплошного черно-бурого оттенка, лишь слегка разбавленного более светлыми каймами на кроющих и маховых перьях. У *A. trivialis* и *A. hodgsoni* эти пестрины развиты меньше, так что основной болотно-зеленый оттенок фона просматривается достаточно хорошо. При этом в топографическом отношении расположение элементов рисунка оказывается сходным (цветная вкладка, рис. 18). У ювенильных особей рисунок с вентральной стороны, напротив, более интенсивно раз-

вит у *A. trivialis* и *A. hodgsoni*, чем у *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii* (цветная вкладка, рис. 19). При этом хорошо заметны различия в расцветке фона – беловатого у *A. trivialis* и *A. hodgsoni* и бледно-желтого у остальных.

По мере роста птенцов *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii* насыщенность черно-бурого цвета рисунка уменьшается как с дорзальной, так и с вентральной сторон. Кроющие перья головы, мантии приобретают бурю окраску различной интенсивности. На них развиваются беловатые каймы. Нижняя сторона приобретает песочно-желтый цвет.

Сочетание этих цветов и структурных элементов окраски соответствует маскировочным свойствам в условиях быстро выгорающей разреженной растительности степной зоны.

Окраска молодых *A. trivialis* и *A. hodgsoni* в постгнездовом наряде представлена преимущественно болотно-зелеными тонами, с развитым рисунком из мелких черно-бурых пестрин. В общем облике молодых птиц этих двух видов уже нет столько сходства с *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii* (цветная вкладка, рис. 20).

Вентральная сторона тела у молодых *A. trivialis* и *A. hodgsoni* остается в целом такой же, как у гнездовых птенцов, однако рисунок рассредоточивается и становится менее насыщенным. У *A. richardi* и *A. godlewskii* этот элемент окраски в некоторой степени развивается – пестрины увеличиваются, локализуясь преимущественно в области зоба. У *A. campestris* уже в этом возрасте проявляется редукция пестрин (цветная вкладка, рис. 21).

Подводя итог изложенным данным в двух предыдущих разделах, следует отметить три момента, представляющих интерес для решения поставленных в работе задач.

Адаптивное значение криптической окраски для птиц, гнездящихся на земле, не вызывает сомнений, при этом, как показано выше, у всех исследованных видов коньков эта особенность внешнего морфооблика сохраняется на протяжении всего онтогенеза, несмотря на существенные возрастные из-

менения. Приспособительные свойства «конькового» типа окраски, вероятнее всего, предопределили стабилизирующее направление отбора окрасочных признаков у разных видов. Это и привело к возникновению внешне сходных форм, обитающих в самых разнообразных условиях – от пустынь до лесной и тундровой зон.

Что касается окрасочных признаков как фактора репродуктивной изоляции в областях симпатрического обитания, то следует констатировать ее явную несостоятельность в этом отношении из-за высокого морфологического сходства в группах близко родственных видов.

Наконец на фоне морфологической дивергенции метрических признаков и других критериев видовой самостоятельности можно сделать следующее умозаключение. Как и по другим признакам, *A. trivialis* и *A. hodgsoni* имеют между собой большее сходство, чем *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii*, что указывает на меньшую продолжительность первичной изоляции между ними, а также, вероятно, на меньший контраст условий обитания между ними.

3.2.4. Ооморфологические характеристики и изменчивость яиц

Традиционный аспект в исследовании экологии птиц – рассмотрение ооморфологических параметров. В настоящей работе размеры и окраска яиц представляют интерес только с двух сторон – как результат дивергенции и как адаптивная черта, способствующая выживанию потомства.

Ооморфологические данные об исследуемых видах в литературе малочисленны, за исключением, пожалуй, только *A. trivialis*. В связи с этим имеет смысл представить в настоящем разделе фактически данные, собранные в ходе выполнения работы, а также сведения, опубликованные другими авторами (табл. 5,6).

Наиболее крупные размеры яиц характерны для *A. richardi* (табл. 5).

Таблица 5

Размеры яиц *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii*

Вид	<i>A. richardi</i>		<i>A. campestris</i>		<i>A. godlewskii</i>	
	lim	М	lim	М	lim	М
Данные авторов (Тыва)	20,1-24,0	21,5	19,6-22,1	20,8	19,3-22,7	21,1
	15,4-16,7	16,0 (n=29)	15,4-16,3	16,0 (n=46)	15,5-16,9	16,1 (n=34)
Makatsch, 1976 (Лео- нович и др., 1997)	20,0-22,8	21,4	-	21,1	17,0-24,0	20,9
	15,6-17,0	16,3 (n=50)	-	16,0 (n=79)	15,0-17,0	15,7 (n=60)
Доржиев, 1997 (Бурятия)	20,2-24,3	22,2	-	-	18,4-23,1	20,4
	15,2-16,7	16,2 (n=148)	-	-	14,2-16,5	15,6 (n=95)
Тачановский, 1891 (Забайкалье) (Демен- тьев, Гладков, 1954)	20,0-23,0	21,4				
	15,4-17,2	16,2 (n=10)				
Мункуева, 2006 (Северная Монголия)	-	-	-	-	19,7-22,0	20,1
	-	-	-	-	15,0-16,2	15,4 (n=10)
Бекер, 1926 (Дементьев, Гладков, 1954)					18,0-22,4	21,0
					15,1-17,5	16,1 (n=60)
Нитхаммер, 1937 (Дементьев, Гладков, 1954)	-	-	-	21,2	-	-
	-	-	-	16,7 (n=40)	-	-
Зарудный, 1896 (Тур- кмения) (Дементьев, Гладков, 1954)	-	-	20,8-22,7	21,4-17,0	-	-
	-	-	15,1-16,5	(n=19)	-	-
Семиречье (сборные сведения), (Демен- тьев, Гладков, 1954)			19,5-21,4	20,6		
			15,5-16,8	16,1 (n=9)		

Примечание: в числителе – наибольшая длина, в знаменателе – наибольший диаметр.

В отношении *A. campestris* и *A. godlewskii* имеются существенно различающиеся сведения, что, вероятнее всего, обусловлено их малым объемом (Доржиев, 1997; Леонович и др., 1997; Мункуева, 2007). Результаты, полученные в ходе наших исследований, в наибольшей степени сходны с данными, опубликованными В.В. Леоновичем с соавторами (1997) из Юго-Восточной Тувы – средние размеры наибольшей длины яиц

всех трех видов различаются таким же образом. Самые малые значения и средние величины этого параметра характерны для *A. campestris*. Несколько большие значения пределов и средней длины отмечены для яиц *A. godlewskii* и самые крупные – для *A. richardi*. Наибольший диаметр исследованных яиц всех трех видов оказался очень сходным по средней величине, а различия заключались лишь в верхних пределах, которые оказались самыми крупными у *A. godlewskii* (см. табл. 5). Наибольшие размеры яиц *A. richardi* обусловлены наибольшей массой тела этого вида и таким образом вписываются в известную общую закономерность и дополнительное представление о морфофизиологической изоляции между ними и другими видами коньков.

Яйца *A. trivialis* и *A. hodgsoni* заметно меньше, чем у предыдущей группы видов, по обоим показателям. Между собой же они практически не различаются. Наибольшая длина яиц *A. trivialis* – 18,0 – 22,5 мм, в среднем 20,5, наибольший диаметр 14,2 – 16,1 мм, в среднем 15,2 мм. Яйца *A. hodgsoni* по наибольшей длине составляют 17,8 – 22,2 мм, в среднем 15,1 мм, а по наибольшему диаметру практически идентичны с *A. trivialis* (табл. 6).

Изменчивость размеров яиц проявилась следующим образом. Вариабельность наибольшего диаметра оказалась очень близкой у всех трех видов. Для *A. richardi* величина дисперсии составила 0,12, для *A. godlewskii* – 0,10 и для *A. campestris* – 0,13. Исследование наибольшей длины показало несколько другие результаты. Самое малое значение дисперсии получено для *A. campestris* – 0,60, несколько большее – для *A. richardi* – 0,82, и самым вариабельным этот параметр оказался у *A. godlewskii* – 1,00. Таким образом, из всей тройки *A. campestris* имеет самые стабильные показатели по величине изменчивости размеров яиц, хотя нельзя сказать, что он резко обособлен от *A. richardi* и *A. godlewskii*, поскольку последний занимает промежуточное положение.

Таблица 6

Размеры яиц *A. trivialis* и *A. hodgsoni*

	<i>A. trivialis</i>		<i>A. hodgsoni</i>	
	<i>lim</i>	<i>M</i>	<i>lim</i>	<i>M</i>
Данные авторов	<u>18,0-23,3</u> 14,2-15,8	<u>20,5</u> <u>15,2</u> (<i>n</i> =164)	17,8-22,0 14,3-15,7	<u>20,4</u> <u>15,1</u> (<i>n</i> =49)
Ким, 1977 (Восточный Саян)	<u>18,8-22,0</u> 14,8-15,8	<u>20,1</u> <u>15,3</u> (<i>n</i> =37)	19,7-22,0 14,6-15,8	<u>20,5</u> <u>15,1</u> (<i>n</i> =14)
Макацш, 1976 (Леонович и др., 1997)	- -	<u>20,6</u> <u>15,5</u> (<i>n</i> =426)	19,0-21,8 14,3-16,0	<u>20,3</u> <u>15,2</u> (<i>n</i> =69)
Сомов, 1897 (Харьковская обл.) (Дементьев, Гладков, 1954)	20-23,5 14,9-16,2	<u>21,1</u> <u>15,6</u> (<i>n</i> =22)		
Туркестан (Дементьев, Гладков, 1954)	<u>19,6-22,5</u> 14,9-17,0	<u>21,0</u> <u>15,8</u> (<i>n</i> =25)		

Примечание: в числителе – наибольшая длина, в знаменателе – наибольший диаметр.

Величины изменчивости наибольшего диаметра и наибольшей длины яиц у *A. trivialis* и *A. hodgsoni*, как и другие признаки, оказались очень близкими, несмотря на существенные отличия в дисперсиях метрических признаков взрослых птиц. Это существенно повлияло на классификационную схему, выполненную по средним величинам и их дисперсиям.

Классификация исследуемых видов по четырем ооморфологическим параметрам: средние показатели наибольшей длины и диаметра яиц, а также их дисперсии показали меньшие различия между *A. trivialis* и *A. hodgsoni* в сравнении с остальными видами. Из тройки *A. richardi* – *A. godlewskii* – *A. campestris* первые два оказались между собой более сходными (рис. 22).

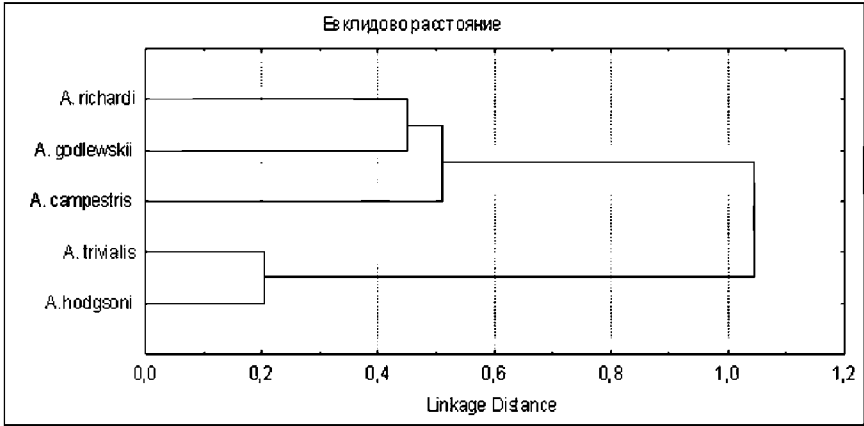


Рис. 22. Дендрограмма сходства ооморфологических признаков пяти исследованных видов

3.2.5. Окраска яиц

Окраска яиц всех исследованных видов характеризуется покровительственными тонами. При этом для каждого из них характерна вариабельность, проявляющаяся в разной расцветке основного фона, характере и расположении рисунка. В самых общих чертах в соответствии с предложением Н.Н. Балацкого [1985] рисунок можно подразделить на крапчатый и пятнистый. В обоих вариантах его развитие обусловлено необходимостью в маскировке кладки, которая по разным причинам на некоторое время остается неприкрытой насиживающей самкой. Несмотря на вариабельность – различную расцветку фона, а также разную степень развития рисунка, пожалуй, все варианты расцветки оказываются криптическими. У *A. richardi*, *A. campestris*, *A. godlewskii* можно усмотреть некоторое сходство с окраской гнездового материала (цветная вкладка, рис. 23,24,25). У *A. trivialis* и *A. hodgsoni* часто встречаются сравнительно яркие варианты расцветки, которые, на первый взгляд, не способствуют маскировке яиц. У *A. richardi* яйца отличаются от яиц *A. campestris* как по окраске основного фона, так и по характеру распределения

рисунка. Прежде всего, фон часто бывает густо и равномерно покрыт рисунком, так что затруднительно определить его основной оттенок. В тех случаях, когда рисунок имеет среднюю густоту, выделяются, по крайней мере, три расцветки фоновой окраски: светло-бежевая, светло-серая и бледно-зеленоватая, «болотного» оттенка (цветная вкладка, рис. 24 а,б,в). Рисунок чаще всего распределен относительно равномерно, реже отмечается некоторое сгущение его к тупому полюсу. У *A. campestris* основной фон окраски голубовато-белый или бледно-голубой (цветная вкладка, рис. 23 а). Единично найдена кладка с почти белым фоном и коричневым рисунком (рис. 23б). Рисунок поверхностный, во всех исследованных кладках хорошо выражен, представлен контрастными крапинами бурого цвета. Размер крапин варьирует от очень мелких – менее 0,5 мм – до 2 – 3 мм. На некоторых участках крапины сливаются, образуя пятна. Общее покрытие рисунка составляет от 30 до 50%. Густота увеличивается к тупому полюсу, образуя характерную «шапочку» или кольцо. Одно или два яйца в кладке имеют более слабую пигментацию, особенно в кладках из 5 яиц.

Наконец у *A. godlewskii* отмечено наличие не менее четырех оттенков фоновой окраски: светло-серая, розоватая, белая и бледно-голубая (цветная вкладка, рис. 25). Любопытно, что последние два оттенка встречены в гнезде с полной кладкой из трех яиц с разным цветом фоновой окраски, но одинаковым типом и характером распределения рисунка (цветная вкладка, рис. 25 г). Наконец единично была обнаружена кладка с очень мелким и равномерным крапчатым рисунком. Окраска яиц на первый взгляд кажется однотонной, однако при внимательном рассмотрении заметно, что яйца почти равномерно окрашены очень мелкими крапинами с размытыми краями. Такие кладки, видимо, встречаются редко, однако в литературе имеются упоминания о подобной расцветке яиц *A. godlewskii* (Леонович и др., 1997). Первоначально при нахождении этой кладки возникло сомнение в отношении принадлежности гнезда к этому виду, которое было отвергнуто лишь после того как самка была добыта.

Вышеизложенное показывает, что между исследованными видами существуют трудноуловимые, но константные различия.

Анализ окраски яиц показал, что наибольшее число цветовых морф в первой тройке видов имеется у *A. godlewskii*, а наиболее стабильная окраска характерна для *A. campestris*. *A. richardi* занимает промежуточное положение по этому признаку, как, впрочем, и по изменчивости размеров яиц. Наиболее сходные варианты окраски яиц встречаются у *A. richardi* и *A. godlewskii*.

По опубликованным в литературе сведениям, как у *A. trivialis*, так и у *A. hodgsoni* имеется по 6 сходных типов окраски фона яиц [Дементьев, Гладков, 1954; Гаврилов, 1962; Ким, 1977; Леонович и др., 1997]. В ходе собственных исследований у *A. trivialis* были выявлены два типа рисунка, а также не менее пяти вариаций расцветки фона (цветная вкладка, рис. 26).

Окраска фона во всех случаях представлена очень бледными вариантами следующих цветов: розовый, оранжевый, голубой, зеленый и серый. Практически во всех кладках встречается как глубинный, так и поверхностный рисунок. Глубинный рисунок, как правило, размытый в виде крупных слившихся пятен, а в другом варианте – в виде слившихся мелких размытых крапин. Во втором варианте он практически полностью покрывает фоновую окраску, которая просматривается только на остром полюсе. Поверхностный рисунок более контрастный и насыщенный, в виде точек, крапин, пятен, слившихся из относительно мелких пятен. Значительно реже встречается рисунок в виде ломаных линий, напоминающий рисунок, характерный для овсянок. Равномерное распределение рисунка встречается примерно в половине случаев. В другой части случаев рисунок концентрируется на тупом полюсе, и в 15 – 20 % кладок рисунок образует отчетливо выраженную шапочку. Равномерно распределяется как мелкий крапчатый, так и пятнистый рисунок. Концентрация пятен на тупом полюсе отмечалась только для пятнистого рисунка.

У *A. hodgsoni* в ходе исследований встречены только 4 из 8 представленных вариантов окраски яиц (цветная вкладка, рис. 26

б, в, д, ж), что, вероятно, связано с меньшим объемом исследованного материала – 14 гнезд в сравнении с 89 гнездами лесного конька. Таким образом, исследование окраски яиц *A. trivialis* и *A. hodgsoni* не выявило различий по этому признаку, и в целом результаты полностью согласуются с ранее опубликованными данными других авторов [Балацкий, 1985; Гаврилов, 1962; Деметьев, Гладков, 1954; Ким, 1977; Леонович и др., 1997].

Анализ расцветки яиц указывает на сходство этого признака у лесного и пятнистого коньков. Окраска яиц степного, полевого и забайкальского коньков визуальна много более сходна между собой и имеет существенное отличие от лесных форм.

В морфологическом отношении все пять видов имеют известное сходство. При этом четкие и константные различия в метрических параметрах имеются в первую очередь между *A. richardi* – *A. godlewskii* – *A. campestris*, с одной стороны, и *A. trivialis* – *A. hodgsoni* – с другой. Два последних вида практически идентичны по морфометрическим и ооморфологическим параметрам. Среди трех видов первой тройки различия по морфометрическим и ооморфологическим признакам значительно более отчетливы, чем между *A. trivialis* и *A. hodgsoni*. Сходства и различия окраски оперения взрослых птиц и птенцов в гнездовом наряде полностью согласуются с морфометрическими и ооморфологическими параметрами.

Таким образом, морфологические дистанции указывают на значительно большие масштабы морфологической дивергенции между пустынно-степными и лесными формами коньков, чем внутри каждой из этих групп. Это, в свою очередь, является доказательством происхождения *A. richardi* – *A. godlewskii* – *A. campestris* от одной предковой формы и *A. trivialis* – *A. hodgsoni* – от другой. Кроме того, большая дифференциация между пустынно-степными видами по всем морфометрическим и ооморфологическим параметрам позволяет сделать заключение о большей длительности процессов дивергенции между ними и большем градиенте их условий обитания, чем между северными палеарктическими видами, к которым относятся *A. trivialis* – *A. hodgsoni*.

В конечном итоге все это согласуется с изложенными в предыдущей главе вероятными сценариями дивергенции предковых форм.

Несмотря на длительность изоляции и дивергентную адаптацию к различным условиям обитания, все исследуемые виды сохранили общий морфологически облик, складывающийся из размеров и пропорций частей тела, а также специфической маскирующей окраски, криптичность которой сохраняется на протяжении всего онтогенеза, несмотря на существенные возрастные изменения. Устойчивость внешних признаков даже в условиях изоляции обусловлена «эволюционной успешностью» сочетания метрических и окрасочных признаков коньков, способствующих существованию в самых различных условиях – от зональных пустынь и саванн Африки до тундровой зоны Евразии, включая разнообразные интразональные местообитания.

Наконец, высокая степень морфологического сходства, иными словами, сохранение общего морфологического облика как у исследованных видов, так и у других представителей рода, свидетельствует о наибольшей состоятельности концепции происхождения «видов-двойников» среди птиц, предложенной Ц.З. Доржиевым. Действительно, следуя предположению о «возвратном изоморфизме» Л.С. Степаняна, трудно представить, что все представители рода после длительной дивергенции и адаптации к среде обитания в самых различных природных условиях приобрели бы настолько сходный морфологический облик. В ходе исследования, осуществленного в рамках настоящей работы, показано, что окраска и другие морфоструктуры птенцов во многом более схожи между собой, чем окраска взрослых птиц рода *Anthus*, даже самых близких между собой в филогенетическом отношении.

- **ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ БРАЧНОЙ ВОКАЛИЗАЦИИ И БИОХИМИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ – РЕЗУЛЬТАТ ДИВЕРГЕНЦИИ РОДА *ANTHUS***

В орнитологической практике не существует единого мнения в отношении решающей роли какой-либо из групп факторов изоляции при сосуществовании близких форм в области географической симпатрии. Современная систематика птиц базируется на морфологических различиях [Степанян, 1983, 1990; Коблик и др., 2006], в соответствии с чем ряд исследователей придает морфологическому критерию первостепенное значение в репродуктивной изоляции современных близкородственных видов птиц [Коблик, Мосалов, 2006]. В то же время существуют диаметрально противоположные мнения, основанные на том, что нарушения репродуктивной изоляции, выражающиеся в широкой гибридизации хорошо обособленных в морфологическом отношении форм, имеют место в тех случаях, когда брачно-токовая вокализация оказывается достаточно сходной, как, например, гибридизация обыкновенной и белошапочной овсянок [Панов, 1973; Панов и др. 2006]. Роль этологических факторов в репродуктивной изоляции близких видов птиц в отечественной литературе не рассматривается, за редкими исключениями [Панов, 1968; Степанян, 1990; Марова, 1994; Рубцов, 1994; Доржиев, 1997; Леонович и др. 1997; Гамова, 1999; 2000; Опаев и др., 2006].

4.1. Сравнительный анализ брачной вокализации близких видов птиц рода *Anthus*

Результаты анализа брачно-токовой вокализации исследуемых видов представляют собой область самого непосредственного интереса для решения поставленных задач. С одной сто-

роны, общепризнано, что различия в песне близких форм птиц являются одним из наиболее действенных факторов репродуктивной изоляции для близких форм, обитающих в условиях симпатрии [Панов, 1968]. С другой стороны, существенные различия не могли не сопровождаться морфоанатомическим перестройками организма и формированием особенностей поведения, что требует длительного времени. Исходя из этого, относительные различия между поведением могут демонстрировать относительную давность изоляции между видами.

Различия в брачно-токовой вокализации между *A. richardi*, *A. godlewskii* и *A. campestris* хорошо заметны как при прослушивании и непосредственном наблюдении, так и при анализе графических вариантов акустических сигналов.

Наиболее резкими отличиями среди всех пяти видов выделяется песня *A. campestris*. Она состоит лишь из одного базового элемента, который периодически повторяется птицей в полете во время кратковременной брачно-территориальной демонстрации, с некоторым учащением двух-трех завершающих сигналов при пикировании и приземлении (рис. 27а). Этот базовый элемент достаточно стереотипен и слабо варьирует как в пределах одной песни, так и при сравнении образцов, полученных от разных птиц, по крайней мере, внутри обследованных популяций на юге Тувы и в Хакасии (рис. 27б). Периодичность и продолжительность сигналов также различаются незначительно. Общая же продолжительность песни практически всегда составляет около 20 – 30 секунд.

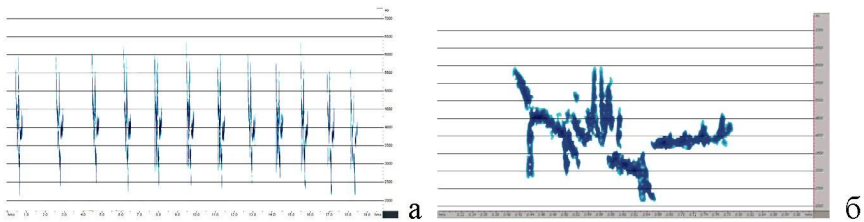


Рис. 27. Сонограмма песни *A. campestris*, состоящая из однотипных базовых элементов (а). Структура базового элемента длительностью около 0,5 с (б)

Песня *A. richardi* также состоит лишь из одного базового элемента, однако эти элементы группируются в короткие партии по 5 – 6 сигналов, следующих один за другим настолько компактно, что на слух кажутся непрерывными (рис. 28). Каждая партия отделяется от предыдущей и последующей промежутком, длительность которого составляет около 5 – 7 секунд. В отличие от *A. campestris*, у *A. richardi* практически невозможно определить общую продолжительность песни, так как она исполняется в полете, и от случая к случаю продолжительность этого полета составляет от 1 – 3 до 5 – 10 минут. Кроме того, этот брачно-территориальный полет часто не совпадает по продолжительности с вокализацией, которая завершается раньше приземления птицы.

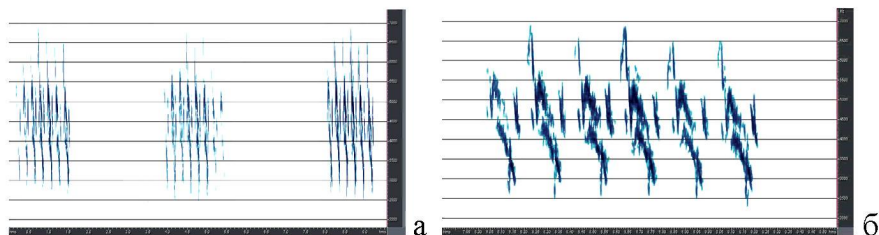


Рис. 28. а) общая структура песни *A. richardi*, состоящая из партий однотипных элементов. б) структура одной типичной партии по продолжительности и количеству дискретных элементов

Песня *A. godlewskii* намного сложнее, чем у предыдущих видов, хотя на первый взгляд она кажется сравнительно однообразной, на что указывал В.В. Леонович с соавторами [1997]. Достаточно сказать, что в ней выделяется не менее десятка разных элементов, многие из которых, однако, настолько коротки, что уловить их на слух и передать без графического отображения невозможно. В общем виде брачная вокализация *A. godlewskii* выглядит и воспринимается на слух непрерывной, а длится от одной до двух – трех минут. Выделить дискретные фразы в песне можно лишь условно. При этом в ней хорошо выделяется начальная фраза (рис. 29 а), в ходе которой птица взлетает, поднимаясь по крутой траектории вверх, и завершающая фраза (рис. 29 б), сопровожда-

ющая пикирование и приземление. Каждая фраза складывается в основном из специфичных для нее элементов, что заметно

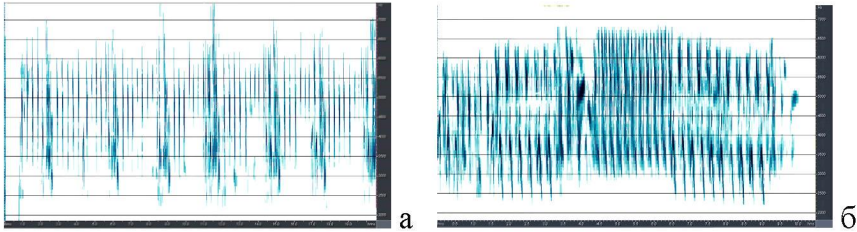


Рис. 29: а) структура начальной фазы песни *A. godlewskii*, б) структура завершающей фазы, исполняемой птицей при пикировании и приземлении

уже при общем рассмотрении графического изображения песни. Однако некоторые элементы первой фразы включаются в конечную часть песни, и наоборот. Детальное рассмотрение базовых элементов позволяет получить представление о конструкции и механизме формирования всей песни. Так, первая фаза состоит из чередования серий однотипных элементов, которые прерываются одиночными позывками либо короткими сериями сигналов другого типа (рис. 30). В некоторых частях песни заметны постепенные переходы от одного типа элементов к другому в виде короткой серии модифицированных сигналов, претерпевающих частотную модуляцию. Вторая – завершающая фаза песни *A. godlewskii* – выглядит более насыщенной разнообразными элементами, отличается их компактным взаиморасположением и более широким частотным диапазоном. В этой части выделяется два основных элемента (рис. 31), группирующихся в партии, которые разделяются двумя вариантами коротких серий, состоящих из двух-трех модифицированных сигналов.

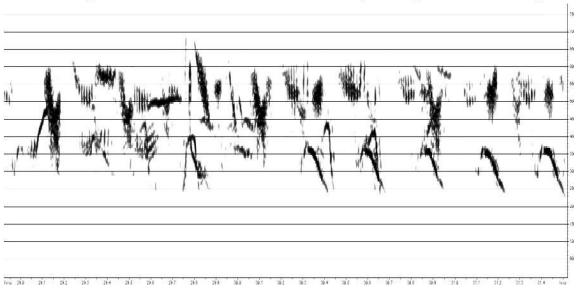


Рис. 30. Типовые базовые элементы брачно-акустической вокализации *A. godlewskii* в начальной фазе

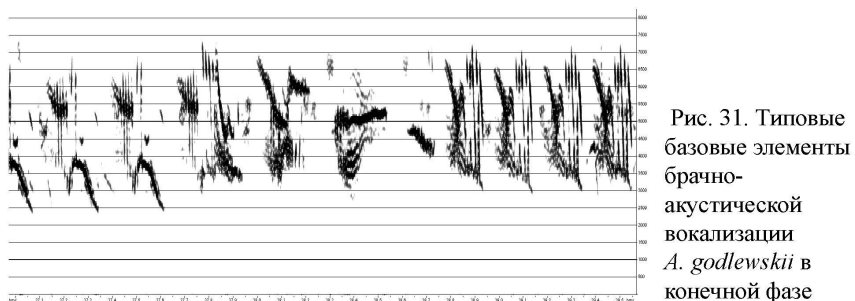


Рис. 31. Типовые базовые элементы брачно-акустической вокализации *A. godlewskii* в конечной фазе

Графические данные показывают, что базовые звуковые сигналы в брачной вокализации всех трех видов имеют существенные различия по конфигурации и продолжительности, и никакой связи по этому параметру между кем-либо из них не усматривается. Песня *A. godlewskii* оказывается более разнообразной как по содержанию дискретных элементов, так и по их компоновке в партии, составляющей в конечном итоге ее общую структуру. Некоторое сходство можно отметить между *A. richardi* и *A. godlewskii*, однако оно касается не самой песни, а продолжительности брачно-токового полета, который у этих двух видов измеряются минутами, тогда как у *A. campestris* один цикл брачно-территориальной демонстрации продолжается всегда меньше минуты. Здесь следует сделать оговорку о длительном пребывании в воздухе *A. richardi*, который подобно жаворонкам может довольно долго – до 13 минут – оставаться в воздухе, поднимаясь во время пения значительно выше, чем *A. godlewskii* [Леонович и др., 1997]. Такая продолжительность полета *A. richardi* отмечается довольно часто, но, скорее всего, обусловлена исключительно ветреной погодой. По нашим наблюдениям, в отсутствие ветра *A. richardi* не парит и не зависает «подобно жаворонкам», а чаще всего описывает 2–3 широких круга над гнездовой территорией и приземляется где-либо на ее периферии. При этом длительность брачно-токового полета составляет, как правило, не более 2–4 минут.

Песни *A. trivialis* и *A. hodgsoni* имеют больше общего между собой, а также и с другими палеарктическими коньками,

распространенными в тундровой и лесной зонах *A. spinoletta*, *A. pratensis*, *A. gustavi*, *A. rubescens*, чем с брачно-токовой вокализацией *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii*.

В песне *A. trivialis* выделяется не менее 10 базовых элементов (рис. 32). Все эти элементы группируются в стереотипные партии, из которых, в свою очередь, состоят дискретные по времени фразы, разделяемые временными промежутками.

Одна непрерывная на слух фраза, как правило, содержит две-три партии, а промежуток между ними чаще всего составляет около 5 – 7 секунд. Для песни *A. trivialis* характерны многочисленные модификации базовых элементов, заключающиеся в усложнении или упрощении основных, наиболее часто встречающихся структурных компонентов песни (рис. 33). Сочетание партий в отдельных фразах варьируется у одной и той же птицы.

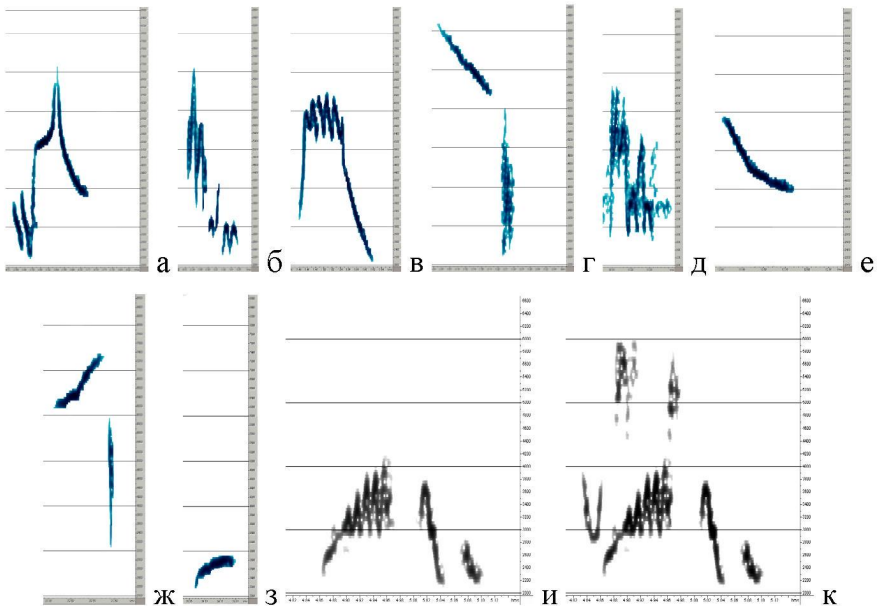


Рис. 32. Базовые элементы песни *A. trivialis*. На сонограммах *и - к* изображены по два-три элемента, поскольку во временном диапазоне они почти неразделимы и исполняются всегда совместно

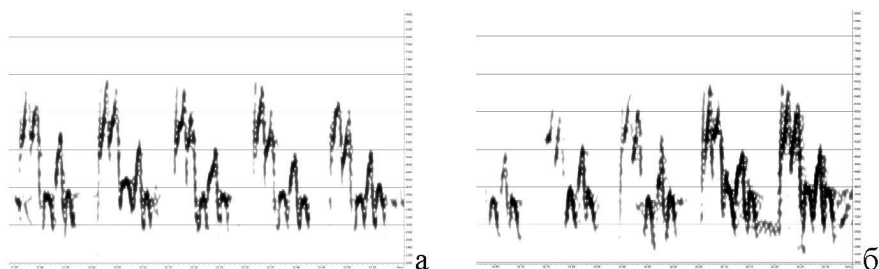


Рис. 33: а) типичная партия в песне *A. trivialis*, состоящая из однотипных элементов; б) партия, состоящая из постепенно усложняющихся элементов

Так, часто встречаемая фраза, состоящая из партий элементов а-б-в-г-д-е (рис. 34 а), в альтернативе заменяется сочетанием элементов б-в-г-б-в-г (рис. 34 б), и это далеко не единственный вариант. Кроме того, вполне обыкновенно неполное окончание фразы, которая вместо пяти или шести партий элементов содержит три или четыре (рис. 34 в). Наконец для *A. trivialis* в большей степени, чем для степных видов, характерны частотные модуляции, которые имеют место практически во всех базовых элементах.

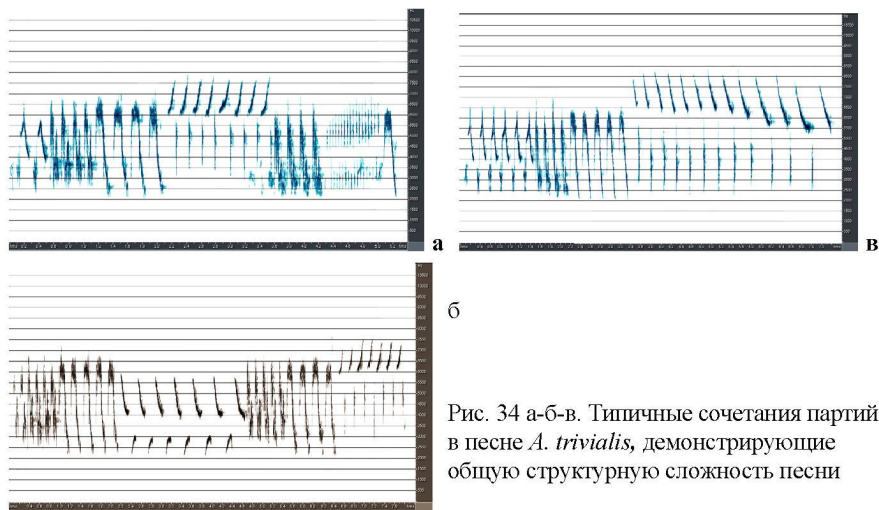


Рис. 34 а-б-в. Типичные сочетания партий в песне *A. trivialis*, демонстрирующие общую структурную сложность песни

Более того, многие фразы состоят из, казалось бы, однотипных на первый взгляд составляющих, которые, однако, различаются графиками модуляции по ходу исполнения песни (рис. 35 а, б).

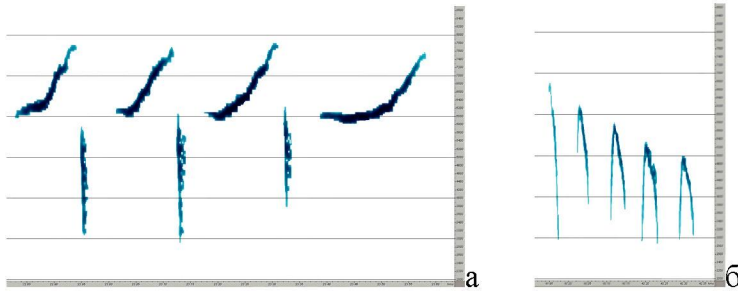


Рис. 35: а – б. Изменение частотного диапазона одного и того же базового элемента в ходе исполнения песни *A. trivialis*

Вообще наблюдаемое количество базовых элементов песни *A. trivialis* дает практически неограниченную потенциальную возможность для формирования ее различных вариантов, однако фактически число фраз ограничено. Закономерности проявления брачно-токовой вокализации подробно рассматривались в ряде специальных публикаций [Панов и др., 2006], в связи с чем в настоящей работе демонстрируется только степень разнообразия песенного репертуара этого вида, которое позволяет оценить степень этологической изоляции *A. trivialis* от *A. hodgsoni* и других представителей рода *Anthus*.

В отличие от *A. trivialis*, песня *A. hodgsoni* более стереотипна, хотя она отличается большим, чем у *A. trivialis*, разнообразием базовых структурных элементов (рис. 36).

Конструкция фраз у этого вида построена несколько иначе. Если фразы лесного конька состоят из партий одинаковых элементов, то у пятнистого конька в основном каждая партия изначально содержит совершенно разные по продолжительности и частотным характеристикам звуки. Интересно, что один из звуков на слух почти совпадает с некоторыми составляющими песни *A. trivialis*. Он же выглядит очень похоже на сонограм-

ме (рис. 36 д). Стереотипность же песни в общем обусловлена стандартным сочетанием элементов во фразах, которые к тому же имеют более короткую продолжительность, но исполняются так же периодически, с близкими по продолжительности интервалами.

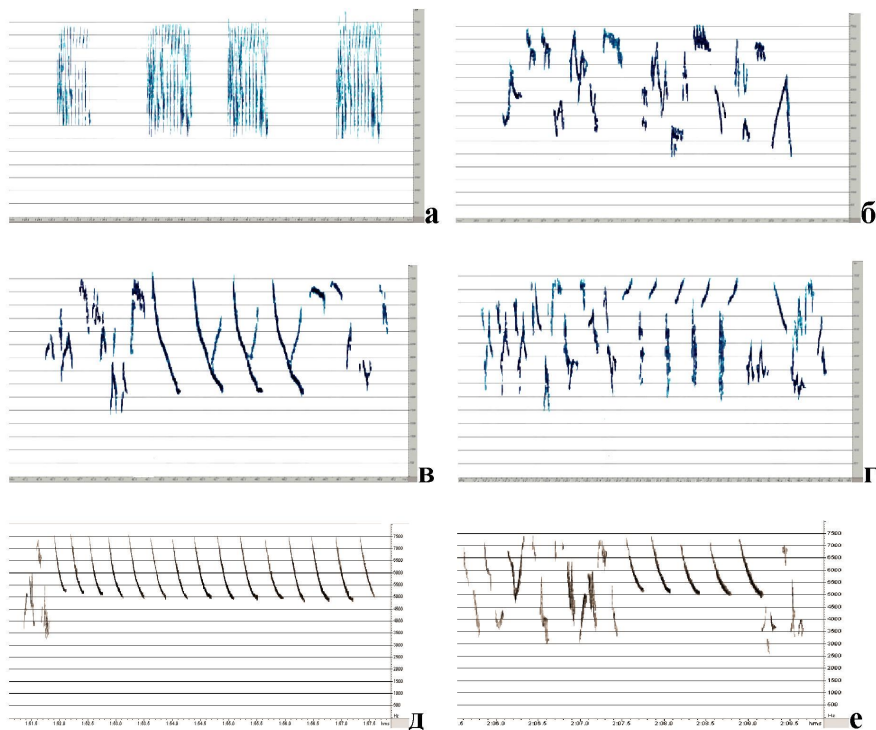


Рис. 36. Сонограммы общей структуры песни (а) и типичных фраз *A. hodgsoni* (б, в, г, д, е)

Частотные характеристики вокализации всех видов так же имеют существенные различия. У *A. campestris* и *A. richardi* предельные значения частоты звука составляют от 2 до 7 кГц. При этом у каждой птицы верхние и нижние пределы индивидуальны и варьируют в разных границах, не выходя за выше указанные пределы. Верхний частотный предел в песне *A. godlewskii*

достигает 7,8, а нижний – 1,8 кГц. Кроме того, в пределах одной песни, исполняемой каждой птицей, стабильно встречаются модуляции и двухполосные звуки, состоящие одновременно из относительно низких и высоких частот.

Наиболее высокой частоты достигают базовые элементы песен *A. trivialis* – 8 кГц, а у *A. hodgsoni* верхний частотный предел практически всей песни составляет 7,5 кГц, что по крайней мере на 500 Гц выше, чем у *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii*. Нижние пределы песни *A. trivialis* близки к ним, а у *A. hodgsoni* нижняя граница частоты составляет около 3 кГц.

Из выше приведенных данных хорошо видно, что частотные характеристики брачно-территориальной вокализации *A. trivialis* и *A. hodgsoni* оказываются более близкими между собой, чем каждая из них по отношению к *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii*.

Было бы неправильно рассматривать только структуру песни и ее частотные характеристики, не отметив особенностей других, сопутствующих форм поведения.

A. richardi токует исключительно в воздухе, летая над гнездовым участком кругами на большой высоте волнообразным полетом, то расправляя, то складывая крылья. Самец поднимается вверх вертикально, после окончания тока он несколько снижается, а потом камнем падает вниз. Иногда *A. richardi* поет сидя на каком-нибудь возвышении (на кусте, высокой траве). *A. godlewskii* начинает песню, поднимаясь вверх сначала по сравнительно пологой траектории в 30–35 градусов. Этой траектории соответствует первая фаза описанной выше песни. По достижении некоторой высоты через определенное время он почти замирает и начинает пикировать, переходя ко второй части песни, после чего траектория становится более пологой, направленной на дальнейшее снижение. Это снижение иногда переходит снова в начальную фазу, и тогда птица снова поднимается в воздух, повторяя там только что проделанные фигуры.

Токующие самцы *A. campestris* поют обычно на лету, значительно реже – сидя на кустах, камнях и других возвышениях. Взлетев, самец поднимается в воздух последовательными толчками и часто, громко повторяет монотонную двухсложную строфу, описанную выше (см. рис. 27).

Песня *A. trivialis* в наиболее полном варианте исполняется в полете. При этом птица по крутой траектории набирает высоту и затем, зависнув, начинает пикирование, после чего присаживается, как правило, на верхушку дерева или куста. Иногда самцы *A. trivialis* поют не взлетая. Как раз при этом наиболее часто наблюдаются «урезанные» варианты фраз. *A. hodgsoni* чаще всего исполняет свой репертуар, сидя на вершине дерева, и лишь при наличии открытого пространства – вырубки, прорезы – взлетает на непродолжительное время над лесом.

Анализ поведения исследуемых видов коньков в брачно-токовой период показал, что в ходе длительной географической изоляции на фоне адаптации к разным условиям обитания возникли существенные различия в брачно-токовой вокализации. Это, по всей видимости, взаимообусловлено сохраняющимися морфологическими различиями, поскольку существенное внешнее сходство должно способствовать межвидовой гибридизации.

4.2. Электрофоретическая подвижность сывороточных белков

Задача настоящего раздела заключается в изложении результатов оценки электрофоретической активности (подвижности) сывороточных белков крови исследуемых видов коньков. Эти различия можно рассматривать как результат изменения генотипов в течение периодов более или менее длительной дивергентной адаптации на фоне первичной географической изоляции, поскольку различная подвижность белковых фракций обусловлена их разным молекулярным весом и, соответственно, качественным составом.

Денситограммы исследованных видов коньков близки по составу основным сывороточным белкам и включают от 8 до 13 полос, разделяющихся по степени подвижности на 4 группы (рис. 37). В первую группу входили белки со значениями молекулярной массы от 50 до 72 кДа, включая альбумин (63 – 66 кДа). Вторую группу составили 2 – 3 полосы с диапазоном молекулярных масс 30 – 50 кДа; третья группа представлена 2-4 полосами белков с диапазоном молекулярных масс 25-27 кДа. Наконец четвертая группа, в которой выявилось от двух до пяти полос у разных видов, представлена низкомолекулярной фракцией (менее 20 кДа).

Диапазон подвижностей от 100 до 150 условных единиц включает три полосы, входящие в первую группу, в которых сосредоточена наиболее значительная часть наносимого на трек белка. Относительная площадь этих полос составляет около 55%. Электрофоретическая подвижность всех трех полос практически не различается у разных видов коньков. На межвидовые особенности экспрессии этих белков указывают только небольшие различия в соотношении высоты пиков второй и третьей полос. У *A. trivialis*, *A. hodgsoni* и *A. campestris* это отношение равно 1, а у *A. richardi* и *A. godlewskii* – 1,69 и 3,38, соответственно.

В диапазоне 200 – 300 условных единиц электрофоретической подвижности у всех видов локализованы 3 полосы. По сравнению с *A. trivialis* и *A. hodgsoni* у трех других видов пик № 6 имеет выраженный асимметричный характер. На его удлиненном левом плече намечаются 2 недостаточно разделившиеся полосы, сам пик смещен вправо, т.е. имеет повышенную электрофоретическую подвижность. Наиболее заметные межвидовые различия отмечены для низкомолекулярной фракции белков (пики № 7, № 8). У *A. campestris* белки этой группы отличались наиболее высокой подвижностью, которая выразилась в смещении пика на денситограмме в правую сторону (рис 37 в).

• ВИДЫ-ДВОЙНИКИ ПТИЦ РОДА ANTHUS ЮЖНОЙ ЧАСТИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

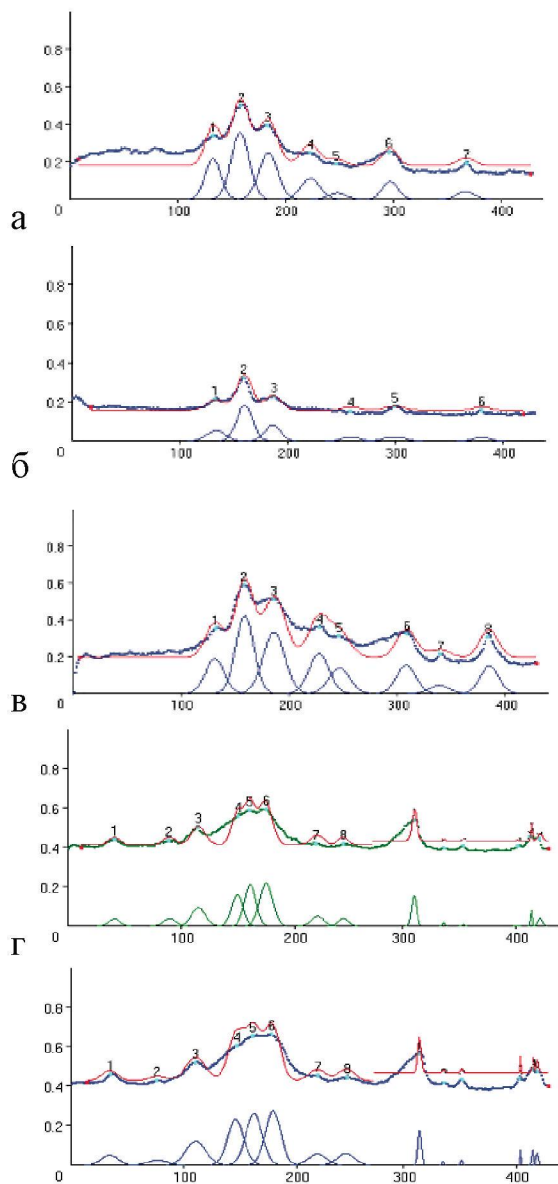


Рис. 37. Денситограммы
 белкового спектра сыворотки
 крови: а) *A. richardi*, б)
A. godlewskii, в) *A. campestris*,
 г) *A. trivialis*, д) *A. hodgsoni*.
 (x – относительные
 показатели подвижности
 белковой полосы; y –
 относительная площадь
 белковой полосы)

Результаты фракционирования белков сыворотки *A. hodgsoni* и *A. trivialis* свидетельствуют о почти полном сходстве спектров этих видов по составу, по относительному содержанию и подвижности их белков.

Таким образом, первичный анализ денситограмм демонстрирует наибольшее сходство белковых спектров *A. hodgsoni* и *A. trivialis*. *A. campestris* отличаются от *A. richardi* и *A. godlewskii* более сложным составом белков пика № 6. У *A. campestris* к тому же выше подвижность, т.е. меньше молекулярная масса пиков № 7 и № 8. У *A. richardi* и *A. godlewskii* относительное содержание белка пика № 3 существенно меньше по сравнению с другими изучаемыми видами.

Выше представленные результаты явно указывают на большую степень сходства белковых спектров *A. trivialis* и *A. hodgsoni* в сравнении с группой, в которую входят *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii*. Более ясное представление о степени дифференциации по этому параметру можно получить из результатов кластерного анализа, выполненного на основе количественных показателей подвижности белковых фракций (рис. 38). Показатели *A. trivialis* и *A. hodgsoni* объединились в один кластер с очень короткой дистанцией между собой в сравнении с остальными видами. *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii* также образовали один общий кластер, однако Евклидова дистанция между ними существенно больше, чем между *A. trivialis* и *A. hodgsoni*. *A. campestris* по совокупности признаков примкнул к *A. richardi* и *A. godlewskii*.

Эти результаты вполне согласуются с данными, полученными при анализе сходства – различия в последовательности нуклеотидов гена цитохрома b в митохондриальной ДНК [Outlaw, Voelker, 2006]. По этому признаку *A. trivialis* и *A. hodgsoni*, с одной стороны, а также *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii* – с другой – относятся к разным ветвям (рис. 39).

• ВИДЫ-ДВОЙНИКИ ПТИЦ РОДА ANTHUS ЮЖНОЙ ЧАСТИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

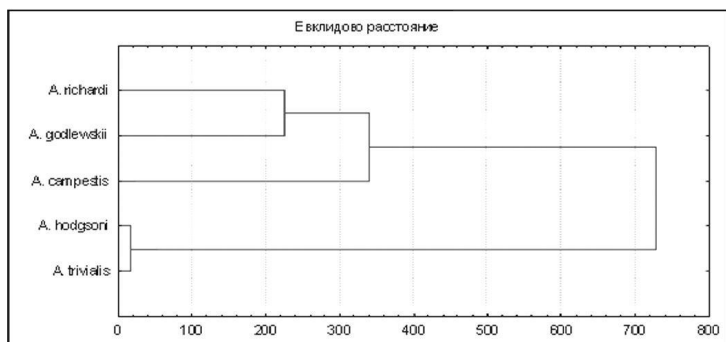


Рис. 38. Дендрограмма сходства белкового спектра сыворотки крови исследованных видов птиц рода *Anthus*

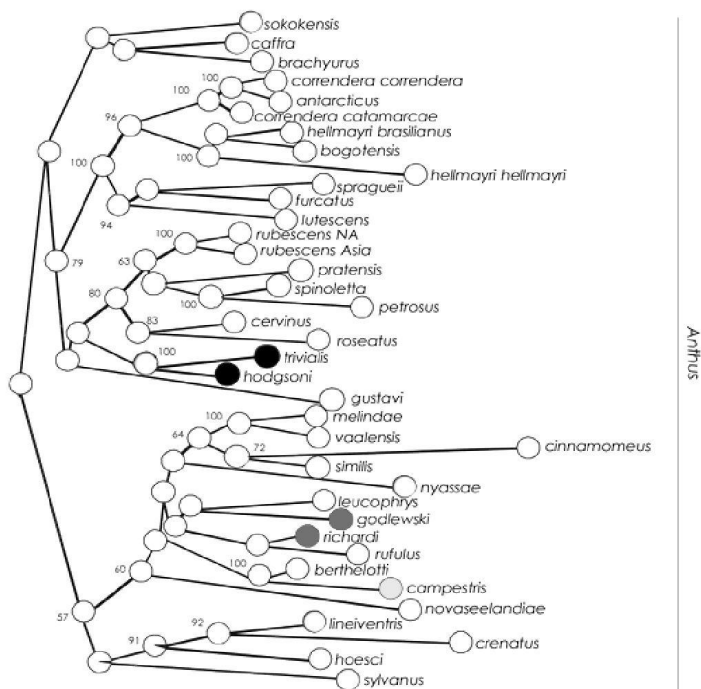


Рис. 39. Дендрограмма родственных связей рода *Anthus*, построенная на основе исследования нуклеотидных последовательностей гена цитохрома b митохондриальной ДНК [Outlaw, Voelker, 2006]

Если первые два вида входят в группу северных палеарктических форм, распространенных в тундровой, лесной и лесостепной зоне, то *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii* относятся к обширной группе, составленной юго-восточно-азиатскими и африканскими формами. При этом заметно, что дистанция между *A. richardi* и *A. godlewskii* значительно короче, чем у каждого из них по отношению к *A. campestris*.

Исследование брачно-токовой вокализации выявило существенные различия в песне всех пяти видов коньков. Прежде всего, они заключаются в видоспецифичности базовых элементов песни – их продолжительности, графической форме, наличии и направленности частотных модуляций. Еще более специфичной оказалась общая структура песни, складывающаяся из различной компоновки базовых элементов в серии и фразы, а также в чередовании этих более сложных составляющих песни. Наконец существенные различия брачно-токовой вокализации заключаются в продолжительности песни и ее сочетании с токовым полетом.

Сопоставление конфигурации песни на графических схемах не позволяет сделать никаких заключений о сходстве и близости исследованных видов по этому признаку, что указывает на крайнюю видоспецифичность. Эти различия, вероятнее всего, являются компенсаторным ответом на сохранение общего морфологического облика в процессе дивергенции исходных форм, препятствующим межвидовой гибридизации.

Направленность и дистанции биохимических различий в белковых спектрах хорошо согласуются с результатами исследования степени родства на основе анализа последовательности нуклеотидов гена цитохрома b митохондриальной ДНК, а также с морфологическими данными. Таким образом, биохимические данные не противоречат сценариям дивергенции, предложенным во второй главе настоящей работы.

• ГЛАВА 5. СОВМЕСТНОЕ СУЩЕСТВОВАНИЕ ВИДОВ- ДВОЙНИКОВ РОДА *ANTHUS* В ОБЛАСТИ СИМПАТРИЧЕСКОГО ОБИТАНИЯ

5.1. Биотопическая дифференциация и пространственные контакты популяций близких видов птиц рода *Anthus*

В предыдущих главах рассмотрены возможные пути формирования современных ареалов исследуемых видов, причинность возникновения зоны их симпатрического распространения, а также сформировавшиеся в ходе дивергентной адаптации морфологические, биохимические и этологические различия исследуемых видов. Основная цель настоящей главы – анализ и обобщение данных о биотопической приуроченности и оценка роли биотопической изоляции в совместном существовании этих видов в области перекрывания ареалов.

Как показано выше, область географической симпатрии *A. campestris*, *A. godlewskii* и *A. richardi* охватывает территорию Тувы, Северной Монголии и частично Прибайкалья [Тугаринов, Бутурлин, 191; Сушкин, 1938; Козлова, 1932; Прокофьев, 1975; Доржиев, 1983; Степанян, Болд, 1983; Лоскот, 1986; Нейфельдт, 1986]. Территория Тувы входит в центральную часть зоны перекрывания ареалов этих трех видов. У каждого из них здесь проявляется предпочтение к различным ландшафтно-биотопическими условиям, из которых в первую очередь выделяется рельеф со специфичным гидротермическим режимом, который, в свою очередь, определяет состав растительных сообществ.

На схеме представлена (цветная вкладка, рис. 40) пространственно-биотопическая дифференциация четырех видов коньков, обитающих на стационарном участке. *A. campestris* населяет плакоры и избегает гнездиться на крутых горных склонах (более 15°), даже если они имеют подходящий тип растительности. В высокогорья он проникает по широким речным долинам, однако плотность населения этого вида существенно ниже, чем на подгорных равнинах.

A. godlewskii, напротив, предпочитает гнездиться на склонах с крутизной в 10 – 35°, расположенных по шлейфам хребтов или у подножия отдельно расположенных скальных массивов и проникает в высокогорья, где местами соседствует с горным коньком [Баранов, 1991; Леонович и др., 1997].

Наконец, *A. richardi* в период гнездования связан с приозерными депрессиями рельефа и речными поймами. При этом наиболее благоприятные условия обитания этого вида имеются там, где умеренно увлажненные и подтопляемые участки чередуются с небольшими возвышениями, с относительно сухой почвой.

По понятным причинам характеристики растительности в местообитаниях этих трех видов также имеют существенные различия.

A. campestris заселяет различные варианты полупустынь и степей на песчаных и супесчаных почвах. Проективное покрытие травянистой растительности обычно составляет 20 – 50 %, а высота 10 – 15 см. В высокой и густой траве этот вид не гнездится.

Сравнительно низкие показатели плотности населения *A. campestris* характерны для крутых горных склонов – 1–2 особи/км², полынно-тонконоговых и нанофитоновых полупустынь, незакрепленных песков – 1-4 особи/км² [Баранов, 1981; 1985; 1991]. Непременным условием для гнездования в таких местообитаниях является наличие хотя бы отдельных кустов караганы. Несколько более высокая плотность населения отмечается в горах при наличии подходящих растительных сообществ, расположенных на выровненных поверхностях. Для двух высоко-

горных долин рек Каргы и Саглы средние показатели составили по 5 особей/км² [Баранов, 1991].

Оптимальными местообитаниями *A. campestris* являются каменисто-щебнистые злаково-полынные степи с караганой [Екимова, 2006] (цветная вкладка, рис. 41), расположенные на подгорных равнинах, где плотность населения этого вида составляет 8 – 14 особей/км². По всей видимости, этот тип сообществ характеризуется наиболее высокой трофической емкостью, а также наилучшими защитными свойствами из всех типов местообитаний, которые населяет *A. campestris*.

A. godlewskii, хотя и относится к типичным степным видам, связан с более мезофильной растительностью, чем *A. campestris*, и гнездится на участках, где преобладают злаковые и злаково-полынные ассоциации. Такие сообщества в южной Туве формируются на северных и северо-западных склонах с крутизной в 10–35°, расположенных по шлейфам хребтов (цветная вкладка, рис. 42).

Плотность населения *A. godlewskii* на оптимальных участках – шлейфовых склонах Восточного Танну-Ола и грядовых возвышениях Убсунурской котловины – достигает 16–30 особей/км². Отличительной особенностью этих местообитаний являются высота травянистой растительности и степень проективного покрытия почвы. Последний показатель достигает 80–100 %, а высота злаков 40–60 см (цветная вкладка, рис. 43).

В высокогорьях поселения *A. godlewskii* характеризуются существенно большей плотностью, чем у *A. campestris*. Так, для водораздела рек Саглы и Орта-Халын плотность населения определялась в 12 особей/км² (Баранов, 1991).

A. richardi в Южной Туве тяготеет к умеренно увлажненным местообитаниям, обязательно расположенным поблизости от озер или в речных поймах. Растительность в таких местах представлена различными луговыми ассоциациями или наиболее мезофильными вариантами степей. В качестве типичного примера можно привести широко распространенные в Убсунурской, Тувинской и Минусинской котловинах чиевые степи (цветная вкладка, рис. 44).

Наиболее предпочтительными местообитаниями для *A. richardi* все же являются различного рода луговые травянистые сообщества с практически полным (100%) проективным покрытием (цветная вкладка, рис. 45). При этом наиболее высокие показатели плотности населения характерны для местообитаний с мозаичным микрорельефом, где заболоченные участки чередуются с кочками и бугристыми возвышениями, а относительно высокий сплошной травостой перемежается с разреженной и низкой травянистой растительностью. В таких оптимальных местообитаниях плотность населения *A. richardi* достигает 10–14 особей/км². Сравнительно низкая плотность населения *A. richardi* характерна для приозерных понижений с относительно ровной и заболоченной поверхностью с высоким и густым травостоем.

В высокогорных районах *A. richardi* не гнездится. В Саянах и горах Тувы он встречается только в широких долинах, где образуется развитая пойма с достаточно увлажненными участками и луговой растительностью.

Северней хребта Танну-Ола *A. godlewskii* не встречается, однако схема распределения по местообитаниям и биотопическая аллопатрия между *A. richardi* и *A. campestris* сохраняется. В Южно-Минусинской котловине *A. campestris* связан с ксерофитными сообществами – злаковыми мелкодерновинными степями (цветная вкладка, рис. 46), которые здесь еще располагаются на плакорах, но с продвижением к северу выходят вначале на пологие, а затем на крутые склоны гор [Растительный покров Хакасии, 1976].

Таким образом, в северной части Хакасии, где проходит северная граница распространения *A. campestris*, он уже связан с аazonальными формами рельефа.

Общий облик местности здесь является аналогом среды обитания *A. campestris* в Туве, однако явным различием выступает смена растительных сообществ, в том числе замещение караганы колючей (*Caragana spinosa*) более мелкими формами, в частности, караганой карликовой (*Caragana pygmaea*).

Южно-Минусинская котловина характеризуется относительно высокой плотностью населения *A. campestris* с индексами от

8 до 12 особей/км². В Ширинской озерно-котловинной степи, а также в Июсской лесостепи – у северного предела своего распространения – *A. campestris* образует немногочисленные, спорадично расположенные поселения с плотностью в 2 – 6 особей/км².

A. richardi в Хакасии и южных районах Красноярского края сохраняет биотопические предпочтения и обитает в понижениях рельефа у пресных и соленых озер, а также по поймам рек [Екимова, 2002]. Плотность населения этого вида варьирует, однако она вполне сравнима с аналогичными показателями для Тувы, а на некоторых участках и превосходит ее. Показатели плотности населения составляют от 8 до 16 особей/км².

Северней Красноярска *A. richardi* гнездится на обширных пойменных лугах долины Енисея (цветная вкладка, рис. 47) [Рябицев, Примак, 2000], а также его мелких и крупных притоков. Однако плотность населения этого вида существенно ниже, чем в южных частях Среднесибирского региона. На двух учетных площадках плотность населения составила 3 и 4 особи/км².

Вышеизложенное показывает, что в зоне симаптрического распространения между *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii* имеет место четкая биотопическая дифференциация, что указывает на устоявшиеся биотопические связи каждого из видов. Однако при этом достаточно часто наблюдаются пространственные контакты популяций разных видов, когда их местообитания располагаются настолько близко, что с одного места можно слышать токование самцов двух и даже трех видов одновременно. Такого рода контакты между *A. campestris* и *A. godlewskii* характерны для многих шлейфовых участков южного склона Восточного Танну-Ола, где злаковые степи, расположенные на склонах гор, проникают на подгорную равнину, и наоборот, опустыненные участки подходят вплотную к склону. Близкие взаимоотношения биотопов *A. richardi* и *A. campestris* наблюдались в ходе исследований по всей долине р. Тес-Хем от государственной границы до Самагалтайского шлейфового участка Восточного Танну-Ола в местах смежного расположения плакоров с пойменными местообитаниями. На долинном участке этой же

реки, расположенном поблизости от оз. Дус-Холь, одновременно наблюдалось пение самцов всех трех видов, что отмечалось еще Л.С. Степаняном [1983] и В.В. Леоновичем с соавторами [1997]. В степной части долины Белого Июса (Хакасия) спорадически расположенные на куэстовых грядах местообитания *A. campestris* соседствуют с обширными заливными лугами, на которых гнездится *A. richardi*.

В горных районах вполне обычна симбиотопия *A. godlewskii* и *A. spinoletta*. Так, на хребте Хурен-Тайга в бассейне р. Каргы она наблюдалась А.А. Барановым [2007] в юго-восточном Алтае у оз. Киндиктиг-Холь [Ernst, 1992; Ernst, Hering, 2000]. На Южно-Чуйском и хребте Сайлюгеме у верхней границы гнездования *A. godlewskii* соседствует с горным коньком, у нижней границы он контактирует с *A. campestris* [Лоскот, 1986; Нейфельдт, 1986].

Что касается *A. trivialis* и *A. hodgsoni*, то, как и в первом случае, в зоне географической симпатрии эти виды демонстрируют отчетливые предпочтения к выбору различных биотопов в период размножения. *A. trivialis* является наименее специализированной формой среди всех рассмотренных в настоящей работе представителей рода и населяет самые разнообразные местообитания как на равнинах, так и в горах. Хотя этот вид и связан с древесно-кустарниковой растительностью, вопреки своему названию, он относится к птицам открытых пространств, что указывает на его филогенетическую связь с лесостепными ландшафтами. В связи с этим в лесной зоне он гнездится в интразональных и нарушенных местообитаниях – на лугах и лесных болотах, зарастающих гарях, вырубках, просеках, лесных дорогах и т.п. В горах он поднимается до горно-тундрового пояса, по крайней мере, вполне обычен в субгольцовых редколесьях Восточного и Западного Саян. В степной зоне *A. trivialis* связан с интразональными лесами и кустарниковыми зарослями. Наконец во всей отмеченной области *A. trivialis*, заселяющий пойменные леса умеренного типа, часто находится в пространственной близости по отношению

как к *A. richardi*, так и к *A. campestris* (см. цветная вкладка, рис. 40). Наиболее оптимальные условия этот вид находит в переходных – лесостепных экотонах, где леса чередуются с открытыми пространствами (цветная вкладка, рис. 48).

Состав лесов также может быть самым разнообразным – от мелколиственных и хвойно-мелколиственных до хвойных – как однородных, так и смешанных по составу [Ким, 1959; Сыроечковский, 1959; Ким, 1961; Ким, Штильмарк, 1963; Реймерс, 1966; Владышевский, Шапарев, 1974; Гынгазов, Миловидов, 1977; Равкин и др., 1983, 1984; 1998; Вартапетов, 1984; 1976; Рогачева, 1988; Кустов, 1991; Гаврилов, 1999; Баранов, 2000; Злотникова, Гельд, 2000; Екимова, 2003; Злотникова, 2003]. Предпочтение все же отдается «светлым» – мелколиственным лесам – соснякам и лиственничникам. В степной зоне потребность *A. trivialis* в наличии древесно-кустарниковой растительности может удовлетворяться отдельно стоящими небольшими деревьями или высокоствольными кустарниками (черемуха, ива), полностью засохшими небольшими деревьями, телеграфными столбами, опорами ЛЭП и даже невысокими изгородями из жердей.

В качестве существенного фактора для гнездования выступает характер травянистой растительности. Даже в присутствии древесной или высокоствольной кустарниковой растительности *A. trivialis* не гнездится в ксерофитных сообществах со слабой степенью задернованности и низким травостоем. Минимальный показатель проективного покрытия должен составлять не менее 50–60%, оптимально – от 70% и выше. Предпочтительная высота травостоя – 40–60 см, в высокотравье *A. trivialis* не гнездится. Лесные моховые, мохово-сфагновые болота, заболоченные луга, расположенные в приозерных депрессиях рельефа, некогда бывших частями озерных акваторий и впоследствии подвергшихся зарастанию, характеризуются сравнительно низкой плотностью населения лесного конька. В таких местообитаниях *A. trivialis* гнездится только на хорошо дренируемых участках и возвышениях. Удовлетворительные условия обитания *A. trivialis* находит на сельскохозяйственных полях, где концентрируется на гнездовье в искусственных лесопосадках [Злотникова, 2002, 2003].

Наибольшая плотность населения *A. trivialis* в степной зоне характерна для пойменных лесов (цветная вкладка, рис. 49) [Екимова, 2003]. С одной стороны, это объясняется стремлением к концентрации птиц в пойменных местообитаниях (особенно в степях). С другой стороны, высокая плотность населения как фоновых обитателей (к которым относится *A. trivialis*), так и других птиц не может не поддерживаться биологической продуктивностью этого типа местообитаний. Что касается непосредственно *A. trivialis*, то в пойменных местообитаниях Хакасии и Тувы для этого вида имеется идеальное сочетание древесно-кустарниковой растительности и безлесных пространств.

A. hodgsoni в сравнении с *A. trivialis* является более «лесной», нежели открыто-пространственной птицей [Крутовская, 1951; 1971; Сыроечковский, Рогачева, 1962, 1988; Ким, Штильмарк, 1963; Шапарев, 1974; Гынгазов, Миловидов, 1977; Владышевский, Шапарев, 1974; Равкин и др., 1983; Равкин, 1984; Безбородов, 1987; Вахрушев, Вахрушева, 1987; Вартапетов, 1998; Баранов, 2000; Бурский, 2008]. Хотя он также не избегает опушек [Доржиев и др., 2006], все же типичным местообитанием для него служат леса с разреженным древостоем (цветная вкладка, рис. 50). По составу предпочтительны хвойно-мелколиственные насаждения: осиновые и березовые с примесью пихты, ели и кедра (цветная вкладка, рис. 51) [Ткаченко, 1937; Наумов, Бурковская, 1959; Наумов, 1960; Ким, 1977; Баранов, 2000; Доржогутапова, 2009]. В меньшей степени этот вид тяготеет к лиственничным и сосновым лесам. В чистых хвойных – еловых, кедровых, кедрово-пихтовых зеленомошных – лесах *A. hodgsoni* не гнездится и встречается в них лишь там, где в них есть вкрапления мелколиственных травяных насаждений – зарастающие вырубki, просеки, ветровалы. В горных районах Саян и Кузнецкого Алатау *A. hodgsoni* гнездится в субгольцовых редколесьях и на опушках, образованных альпийскими лугами и темнохвойным лесом [Гаврилов, 1997; 1999]. В целом в сравнении с лесным коньком *A. hodgsoni* является более специализированной птицей в выборе местообитаний.

Как и в случае с первыми тремя видами, между *A. trivialis* и *A. hodgsoni* достаточно часто имеет место близкое взаимное расположение поселений. Чаще всего оно обусловлено трансформацией лесных ландшафтов под воздействием промышленной заготовки древесины (рис. 52). В таких местах зарастающие вырубki заселяются лесным коньком, и возникает близкое соседство этого вида с популяциями *A. hodgsoni*, населяющего коренные темнохвойные или вторичные хвойно-мелколиственные леса и предпочитающего опушки. Однако естественные контакты популяций также имеют место в тех случаях, когда лесные местообитания проникают в степи или лесостепные экотоны по долинам или поймам равнинных рек. Аналогичная близость этих двух видов характерна для лесных болот с разреженной и частично угнетенной древесной растительностью, окруженных или примыкающих к полноценным лесным массивам.



Рис. 52. Схема пространственного распределения *A. trivialis* и *A. hodgsoni* в районе лесозаготовок (GPS-данные, нанесенные на снимок Landsat-7). Бассейн реки Сухой Пит, 2008 г.

5.2. Анализ трофических связей птиц рода *Anthus* в условиях контакта популяций

Все исследованные виды коньков, как и другие представители рода, относятся к насекомоядным птицам, добывающим корм на земле [Шнитников, 1949; Дементьев, Гладков, 1954; Гаврилов, 1962; Прокофьева, 1962; 1980; Чернов, 1962; 1967; Огородникова, 1981; Поливанов, Поливанова, 1998]. Биотопическая аллопатрия между ними предполагает различие в пищевых связях, поскольку каждый вид оказывается связанным в трофическом отношении со специфичным энтомокомплексом [Лэк, 1957]. Исходя из сходства во внешней морфологии, размерах и пропорций тела, вряд ли можно ожидать специализации в питании внутри рода, обусловленной именно морфо-анатомическими особенностями. Анализ собственных данных и материалов, опубликованных другими авторами [Гаврилов, 1962; Рыжановский, 1975; 1977; Хлебосолов, 1997; Варик, Екимова, 2006; Екимова, 2009], показал, что коньки не отдают предпочтения каким-либо формам и пищевая специализация ограничивается преимущественным поеданием насекомых и паукообразных. Разумеется, их пищевые потребности ограничиваются некоторыми размерами кормовых объектов. С экологической точки зрения, в питании преобладают наиболее многочисленные и доступные представители насекомых, населяющих среду обитания коньков. Полученные результаты также подтвердили, что в питании коньков, как в лесных, так и в степных экосистемах, чаще всего встречаются обитатели травянистого яруса растительности.

Для *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii* в условиях пространственной близости качественный состав кормов на уровне отрядов и семейств перекрывается практически полностью. Все кормовые объекты этих трех видов попали в 5–7 отрядов насекомых и класс паукообразных. Однако количественное соотношение (в процентных долях) пищевых объектов у разных видов коньков существенно различается (табл. 7). Так, в рационе

A. richardi и *A. godlewskii* резко выделяются суммарные доли насекомых из отрядов жесткокрылых (43,8 и 38,0%, соответственно). В то же время у *A. campestris* доля этих кормовых объектов значительно меньше (12,8 %).

Таблица 7

Пищевые объекты *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii* в Юго-Восточной Туве, 2005 год

№ п/п	Пищевые объекты	A.richardi	A. campestris	A. godlewskii
		n=219	n=260	n=134
1	отр. Жесткокрылые (<i>Coleoptera</i>) далее не опр.	4,1	3,5	2,2
2	сем. Щелкуны (<i>Elateridae</i>)	3,6	-	-
3	сем. Долгоносики (<i>Curculionidae</i>)	20,5	3,5	6,0
4	сем. Жужелицы (<i>Carabidae</i>)	3,6	-	2,2
5	сем. Листоеды (<i>Chrysomelidae</i>)	0,5	0,4	1,5
6	сем. Божьи коровки (<i>Coccinellidae</i>)	4,6	-	-
7	сем. Стафилины (<i>Staphilidae</i>)	-	-	26,1
8	сем. Пластинчатоусые (<i>Scarabaeidae</i>)	2,3	5,4	-
9	сем. Плавунцы (<i>Dytiscidae</i>)	4,6	-	-
10	отр. Двукрылые (<i>Diptera</i>) далее не опр.	17,8	5,8	2,2
11	отр. Чешуекрылые (<i>Lepidoptera</i>) – личинки	1,4	-	-
12	Сем. Совки (<i>Noctuidae</i>)	-	0,4	0,8
13	отр. Равнокрылые (<i>Homoptera</i>) сем. Сверчки настоящие (<i>Gryllidae</i>)	10,9	-	-
14	отр. Прямкрылые (<i>Orthoptera</i>) далее не опр.	1,4	8,1	-
15	сем. Саранчовые настоящие (<i>Acrididae</i>)	-	10,7	-
16	отр. Перепончатокрылые (<i>Hymenoptera</i>) сем. <i>Formicidae</i> (имаго)	3,6	0,4	2,2
17	сем. Пилильщики булавоусые (<i>Cim-bicidae</i>)	0,9	0,4	-
18	отр. Клопы (<i>Hemiptera</i>) далее не опр.	1,4	12,6	-
19	сем. Щитники (<i>Pentatomidae</i>)	9,6	4,6	2,2
20	сем. Краевики (<i>Coreidae</i>)	0,9	34,6	53,1
21	класс Паукообразные (<i>Arachnida</i>)	7,8	9,6	1,5
	Всего	100	100	100

Несмотря на высокую степень сходства долей жесткокрылых в питании *A. richardi* и *A. godlewskii*, между их рационами имеются существенные различия на уровне семейств. У *A. richardi* оказалась высокой доля долгоносиков (20,5%), а у *A. godlewskii* – стафилин (26,1%). Рацион *A. richardi* также резко отличается от остальных высокими долями насекомых из отряда двукрылых (17,8%) и равнокрылых (10,9%). В свою очередь, у степных коньков в питании почти нет клопов из семейства краевиков, тогда как у *A. campestris* и *A. godlewskii* их встречаемость значительно выше (34,6 и 53,1 %, соответственно). Вместе с этим в питании *A. richardi* обнаружены околотовные обитатели из семейства плавунцов (4,6%). Рацион *A. campestris* содержал высокую долю саранчовых (18,8%), тогда как в питании *A. richardi* и *A. godlewskii* коньков насекомые этой группы не найдены. Приведенные различия во всех трех вариантах сравнения оказались достоверными на достаточно высоком уровне, и вероятность ошибки для теста χ^2 не превышала 0,5%.

Подобная картина наблюдалась для двух точек, где исследовалось питание лесного и пятнистого коньков. Оба вида потребляли относительно небольшой спектр кормовых объектов, сходный в таксономическом составе (табл. 8). Подавляющее большинство составляли насекомые, в меньшей степени – пауки и моллюски. Семена, вероятнее всего, попали в пищу случайно, и при увеличении объема материалов их процентная доля снизится.

В питании *A. trivialis* большинство по встречаемости приходится на представителей отряда жесткокрылых – 49,6%, тогда как у *A. hodgsoni* их доля составляет 40,3%. Для *A. trivialis* вторым по значимости пищевым объектом являются муравьи, а для *A. hodgsoni* на разных участках гусеницы и двукрылые.

Как и в первом случае, причина различий в соотношениях кормовых объектов заключается в использовании разных кормовых биотопов [Екимова, 2005]. Случайность различий исключается в силу того, что на каждом из участков значения критерия χ^2 превосходят критические точки при вероятности ошибки не более 0,1%.

Таблица 8

**Пищевые объекты *A. trivialis* и *A. hodgsoni* в долине
р. Белый Июс (Хакасия, 2002) и в долине р. Кутурчин
(Восточный Саян, 2003)**

№	Пищевые объекты	р. Белый Июс		р. Кутурчин	
		<i>A. trivialis</i> n=63	<i>A. hodgsoni</i> n=62	<i>A. trivialis</i> n=78	<i>A. hodgsoni</i> n=62
1	отр. Жесткокрылые (<i>Coleoptera</i>) далее не опр.	30,2	16,1	10,3	11,3
2	сем. Щелкуны (<i>Elateridae</i>)	1,6	-	10,3	9,7
3	сем. Долгоносики (<i>Curculionidae</i>)	17,4	-	12,8	3,2
4	сем. Усачи (<i>Cerambycidae</i>)	-	1,6		
5	сем. Водолюбы (<i>Hydrophilidae</i>)	-	-	2,6	-
6	сем. Жужелицы (<i>Carabidae</i>)	-	3,2	3,8	1,6
7	сем. Листоеды (<i>Chrysomelidae</i>)	-	1,6	8,9	1,6
8	сем. Златки (<i>Buprestidae</i>)	-	-	1,3	-
9	сем. Мягкотелки (<i>Cantharidae</i>)	-	-	-	30,7
10	отр. Двукрылые (<i>Diptera</i>) далее не опр.	7,9	9,7	12,8	22,6
11	сем. Комары настоящие (<i>Culicidae</i>) (имаго)	3,2	1,6		
12	сем. Мухи настоящие (<i>Muscidae</i>)	-	1,6		
13	отр. Чешуекрылые (<i>Lepidoptera</i>) (имаго)	3,2	-	-	-
14	отр. Чешуекрылые (<i>Lepidoptera</i>) (личинки)	3,2	12,9	7,7	-
15	сем. Совки (<i>Noctuidae</i>)	-	22,6	-	-
16	сем. Белянки (<i>Pieridae</i>)	-	4,8	-	-
17	отр. Равнокрылые (<i>Homoptera</i>) далее не опр.	-	-	-	1,6
18	отр. Прямокрылые (<i>Orthoptera</i>) далее не опр.	-	1,6	1,3	1,6
19	сем. Саранчовые настоящие (<i>Acrididae</i>)	1,6	-	-	-
20	отр. Перепончатокрылые (<i>Hymenoptera</i>) сем. <i>Formicidae</i> (имаго)	17,4	1,6	14,1	-
21	отр. Перепончатокрылые (<i>Hymenoptera</i>) сем. <i>Formicidae</i> (личинки)	9,5	-	-	-
22	отр. Поденки (<i>Ephemeroptera</i>) далее не опр.			6,4	-
23	класс Паукообразные (<i>Arachnida</i>)	4,8	6,5	-	12,9
24	класс Паукообразные (<i>Arachnida</i>) (личинки)	-	6,5	-	1,6
25	класс Брюхоногие (<i>Gastropoda</i>)	-	1,6	-	-
26	семена	-	6,5	7,7	1,6
	Всего	100	100	100	100

Второе различие, подтверждающее расхождение в стремлении исследуемых видов коньков в выборе станций для кормодобывания, заключается в разности между показателями доминирования и выравниваемости их трофических ниш. Расчет индекса доминирования Симпсона для пищевых рационов *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii* коньков продемонстрировал следующее (табл. 9). Наибольшей выравниваемостью и, соответственно, наименьшим доминированием характеризуется питание *A. richardi*. В большей степени доминирование выражено у *A. campestris*, а самый высокий показатель в этой тройке отмечен для *A. godlewskii*. На обоих исследованных участках индексы доминирования Симпсона оказались выше у пятнистого, чем у лесного. Показатель широты трофической ниши, высчитанный по минимальному числу встреченных в питании представителей разных семейств, достаточно четко соответствует различиям в индексах доминирования – выравниваемости только для Тувы. Из таблицы видно, что у *A. richardi* в сравнении с полевым и забайкальским коньком не только существенно ниже показатель доминирования, но и значительно выше широта трофической ниши. Для лесного и пятнистого коньков такое же достаточно четкое соответствие отмечено только для Хакасии (см. табл. 9). В Восточном Саяне оно сглажено из-за высокой доли неидентифицированных до семейства жесткокрылых в рационе лесного конька.

Таблица 9

Показатели разнообразия и широты трофических ниш разных видов коньков на всех исследованных участках

Вид	Место	Индекс доминирования Симпсона	Широта трофической ниши (число семейств)
<i>A. richardi</i>	оз. Дус-Холь, Тува	0,113	17
<i>A. campestris</i>	оз. Дус-Холь, Тува	0,189	11
<i>A. godlewskii</i>	оз. Дус Холь, Тува	0,351	10
<i>A. trivialis</i>	р. Б. Игос, Хакасия	0,160	9
<i>A. hodgsoni</i>	р. Б. Игос, Хакасия	0,218	13
<i>A. trivialis</i>	р. Кутурчин, В. Саян	0,116	11
<i>A. hodgsoni</i>	р. Кутурчин, В. Саян	0,173	10

Понятно, что в данной ситуации показатели доминирования – разнообразия не в полной мере отражают характеристики пищевых спектров хотя бы из-за того, что получены лишь разовые выборки. Однако различия индексов доминирования – выравненности и минимальное число представителей различных семейств в пищевых объектах – указывают на кормодобывание в различных условиях. Следовательно, у исследованных видов не только различные биотопические предпочтения, но и выражены различия в использовании кормовых станций.

5.3. Фенологический аспект в репродуктивном цикле близкородственных видов рода *Anthus*

Биотопическая изоляция ведет не только к использованию разных станций для кормодобывания, но и может обуславливать различия в сроках размножения. Это определяется более или менее поздним сходом снега, прогревом почвы, вегетацией травянистой растительности и весенним «пробуждением» насекомых в разных местообитаниях.

Анализ опубликованных данных показывает, что сроки начала кладки коньков *A. campestris* и *A. godlewskii* практически не различаются (рис. 53). Начала откладки яиц в гнездах *A. campestris* и *A. godlewskii* совпадают и приходятся на период с 15 по 20 мая, а ее пик – с 30 мая по 5 июня [Юдин, 1952; Ким, 1977; Доржиев, 1983; Степанян, Болд, 1983; Леонович и др., 1997]. Массовая откладка яиц у этих видов приходится на последнюю пентаду мая. *A. richardi* приступает к откладке в период с 1 по 10 июня. Ее пик приходится на 20 – 25 июня [Юдин, 1952; Ким, 1977; Ларионов, 1983; Леонович и др., 1997]. Таким образом, массовая откладка яиц в гнездах *A. richardi* начинается на две недели позже, чем у *A. campestris* и *A. godlewskii*. Это легко объясняется тем, что в интразональных местообитаниях фенопериоды у травянистой растительности, и в особенности у насекомых, сдвинуты на более поздние даты в силу большего увлажнения почвы, которая оттаивает и прогревается позже, чем на плакорах. Это различие, однако, можно наблюдать дале-

ко не всегда. Так, в 2007 году в долине р. Тес-Хем у озера Дус-Холь мы наблюдали гнездование всех трех видов в одно и то же время.

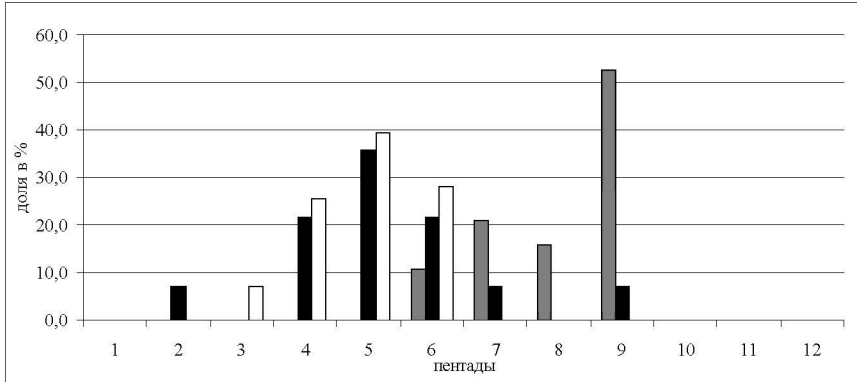


Рис. 53. Сроки начала откладки первого яйца в гнездах *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii* коньков. Черные столбцы показывают долю начавших откладку пар *A. campestris* (n=19), белые – *A. godlewskii* (n=43); серые – *A. richardi* (n=19) в сроки: 1) 10-15/05; 2) 16-20/05; 3) 21-25/05; 4) 26-30/05; 5) 31/05-5/06; 6) 6-10/06; 7) 11-15/06; 8) 16-20/06; 9) 21-25/06; 10) 26-30/06; 11) 1-5/07; 12) 6-10/07

Это обусловлено тем, что в указанном районе *A. richardi* населяет чиевые степи, расположенные на террасах с хорошо дренируемыми песчаными почвами по берегам озера. В связи с этим задержка фенопериода растительности и насекомых в этом месте не выражена.

Сроки прилета у этих трех видов сходны или, по крайней мере, существенно перекрываются. У *A. richardi* самая ранняя дата прилета отмечена для первых чисел мая [Тугаринов, Бутурлин, 1911; Сушкин, 1914]. У *A. campestris* первые птицы появились 7 и 8 мая [Юдин, 1952]. Сведения о прилете *A. godlewskii* в литературе отсутствуют, однако отмечается, что 23 мая самцы интенсивно токовали, а 26 мая птицы приступили к постройке гнезд [Леонович и др., 1997]. Нами забайкальские коньки отмечались уже в первых числах мая, однако токование отмечалось только после 15–20 мая. Все это говорит о том, что забайкаль-

ские коньки прилетают в первой – второй декаде мая. Так же, как и у *A. campestris* и *A. richardi*, массовый прилет приходится на вторую декаду мая [Зверев, 1930; Юдин, 1952; Ким, 1977; Леонович и др., 1997]. Северные популяции *A. richardi*, в сравнении с южными группировками, прилетают намного позднее – в первых числах июня [Реймерс, 1966].

Отлет у *A. richardi* приходится на первые числа сентября и длится весь месяц [Тугаринов, Бутурлин, 1911; Юдин, 1952; Реймерс, 1966]. Кроме того, одиночных птиц можно встретить в первых числах октября [Ким, 1977]. Сведения по отлету коньков *A. campestris* и *A. godlewskii* отсутствуют, но можно сделать предположение, что эти два вида отлетают раньше, чем *A. richardi*, так как последний приступает к откладке яиц позже.

У лесного и пятнистого коньков, связанных с древесной растительностью, более ранние сроки гнездования характерны для *A. trivialis* (рис. 54). По собственным и литературным данным, пик откладки яиц у этого вида приходится на 21–25 мая, тогда как у *A. hodgsoni* массовая откладка начинается с 6 по 10 июня, а ее пик приходится на 11–15 июня. В окрестностях Дивногорска 25 июня и 10 июля добыты две самки *A. hodgsoni* с почти готовыми к откладке яйцами [Наумов, Бурковская, 1959]. Этими же авторами отмечено, что интенсивное токование *A. hodgsoni* происходило во второй половине июня – начале июля, то есть когда у лесных коньков птенцы уже покидают гнезда. На реке Сисим свежие кладки найдены 9, 16 июня и 1 июля. В 1970 году в верховьях р. Сисим первое вылупление птенцов наблюдалось 17 июня, а 28 июня и 4 июля птенцы в гнездах были хорошо оперены. Птенцы-слётки, встреченные с родителями 10, 13 и 17 июля этого же года, практически не отличались от взрослых птиц. В 1958 году около Дивногорска наиболее интенсивное пение отмечалось во второй половине июня – начале июля. У самок, добытых 25 июня и 10 июля, были почти готовые к откладке яйца, массовое вылупление птенцов приходилось на вторую половину июля [Наумов, 1960].

Причины более поздних сроков гнездования *A. hodgsoni* по сравнению с *A. trivialis* следующее: как было показано выше, *A. hodgsoni* размещается на гнездовье в лесах, отдавая предпочтение темнохвойным формациям, а также осиновым, березовым лесам, которые характеризуются избыточным увлажнением. В сравнении с открытыми пространствами такие местообитания характеризуются более поздними сроками схода снегового покрова, оттаивания почвы, вегетации травянистой растительности и массового появления насекомых.

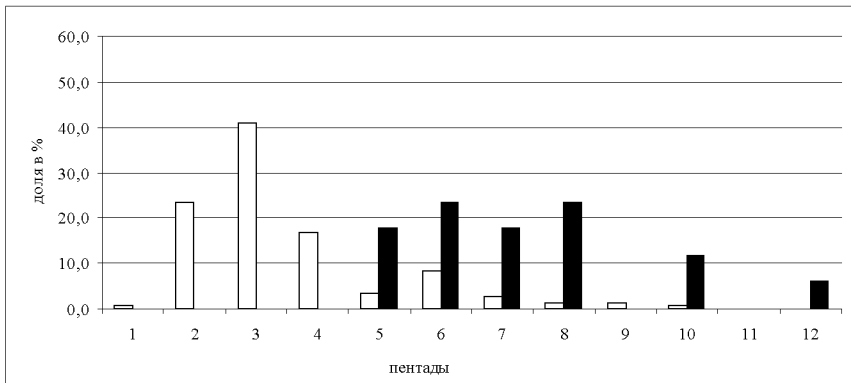


Рис. 54. Сроки начала откладки первого яйца в гнездах *A. hodgsoni* и *A. trivialis*. Белые столбцы показывают долю начавших откладку пар *A. trivialis* (n=144), черные – *A. hodgsoni* (n=17) в сроки: 1) 10-15/05; 2) 16-20/05; 3) 21-25/05; 4) 26-30/05; 5) 31/05-5/06; 6) 6-10/06; 7) 11-15/06; 8) 16-20/06; 9) 21-25/06; 10) 26-30/06; 11) 1-5/07; 12) 6-10/07

Следует отметить, что в некоторых районах у *A. hodgsoni* и *A. trivialis* сроки гнездования совпадают. Так, на территории стационара в долине р. Кутурчин (Восточный Саян) эти виды гнездились практически одновременно, что наблюдалось на протяжении 7 лет. При этом перекрывание сроков размножения обусловлено не ранним началом кладок у пятнистого, а наоборот. Лесные коньки, проникая в горную долину по пойменным местообитаниям, находятся в практически таких же условиях,

как гнездящиеся здесь по зарастающим вырубкам и гарям пятнистые коньки. Таким образом, сроки размножения этих видов не перекрываются, если сопоставлять фенологические даты из лесостепи и степной зоны с горно-таежными и равнинными темнохвойными лесами.

Судя по опубликованным данным, сроки прилета и отлета этих двух видов также заметно отличаются. *A. trivialis* прилетает в третьей декаде апреля [Тугаринов, Бутурлин, 1911; Юдин, 1952; Ким, 1977; Прокофьев, 2000]. В отдельные годы под Красноярском прилет *A. trivialis* наблюдался 14, 17 и 18 апреля [Ким, 1977], а также, по данным А. Я. Тугаринова, валовый прилет лесного в отдельные годы приходился на 15 апреля. По данным Т.А. Кима [1977], массовый прилет *A. hodgsoni* в Саянах происходит во второй декаде мая. Под Красноярском прилет *A. hodgsoni* отмечался в середине мая [Юдин, 1952]. Что касается осеннего отлета, то *A. hodgsoni*, по всей видимости, мигрирует несколько позже, чем лесной. Так, в региональных публикациях большинство указаний на сроки отлета *A. trivialis* датируются последней декадой августа – первыми числами сентября [Реймерс, 1966; Ким, 1977; Вартапетов, 1998]. По другим данным отмечается, что отлет *A. trivialis* продолжается до середины [Тугаринов, 1911] и даже до конца сентября [Юдин, 1952]. Некоторыми авторами отмечается, что лесные коньки задерживаются до первых чисел октября [Малышев, 1963]. Это противоречие наводит на предположение, что ряд авторов в последних числах сентября встречали пятнистых, а не лесных коньков. Именно на это обращает внимание Н.Ф. Реймерс, отмечая, что осенний отлет выражен у *A. hodgsoni* очень четко, происходит в середине сентября и длится по первые числа октября. Нами отлет пятнистых коньков отмечался с 14 по 17 сентября 2002 года в долине реки Большой Кемчуг, с 16 по 19 сентября 2005 года в долине р. Кутурчин и р. Маны, с 11 по 18 октября 2007 года – в окрестностях Красноярска.

Представленные выше материалы демонстрируют, что в области симпатрического распространения исследуемые виды достаточно хорошо дифференцированы в выборе мест для гнездования и кормодобывания. В целом биотопическая изоляция дополняется расхождением фенологических дат. Однако при этом достаточно часто отмечаются нарушения биотопической изоляции, обусловленные пространственной близостью и взаимопроникновением предпочитаемых разными видами местобитаний. В таких условиях, как правило, происходит и перекрытие сроков размножения.

Заключение

Результаты проведённых исследований, представленные в монографии, вносят определённый вклад в изучение феномена видов-двойников, проблему дивергентной адаптации, а также в вопросы, связанные с межвидовыми биотическими взаимоотношениями близких форм. Все перечисленные в работе аспекты независимо от их специфики являются составляющими общебиологической проблемы – проблемы вида, которая в настоящее время содержит в себе ряд сложностей и нерешенных задач [Майр, 1968, 1974]. Подводя итог работе, следует отметить некоторые особенности и закономерности формирования механизмов репродуктивной изоляции изученных видов птиц.

Современные биотопические прифференции близких видов рода *Anthus* основаны на адаптации к различным ландшафтно-экологическим условиям, сформировавшимся в процессе дифференциации природно-климатических зон в Евразии и Африке.

Совместное обитание описанных видов-двойников в зоне географической симпатрии происходит на фоне строгой биотопической аллопатрии между ними, которая частично нарушается только между *A. trivialis* и *A. hodgsoni* при трансформации лесной среды обитания. Биотопическая аллопатрия сопровождается качественными и количественными различиями в пищевых спектрах, которые, в свою очередь, возникают вследствие использования разных кормовых стаций.

Контраст микроклиматических особенностей используемых местообитаний в ряде случаев приводит к существенным различиям в сроках размножения.

Морфологическое сходство птиц рода *Anthus* обусловила универсальная адаптивность внешнего облика, позволяющего успешно существовать в самых различных условиях – от полупустынь до тундровых местообитаний Евразии.

Дистанции по исследованным морфологическим параметрам между *A. trivialis* и *A. hodgsoni* существенно меньше, чем между

A. richardi, *A. campestris* и *A. godlewskii*, что обусловлено слабым контрастом их местообитаний, а также менее длительной продолжительностью изоляции их предковых форм.

Для *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii* характерны четкие различия в продолжительности, сложности и структуре брачной вокализации, а *A. trivialis* и *A. hodgsoni* по этим параметрам имеют между собой много общего.

Дистанции различий в составе белков сыворотки крови между *A. trivialis* и *A. hodgsoni* существенно меньше, чем между *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii*, что согласуется с морфологическими, этологическими и экологическими особенностями исследованных видов.

Таким образом, указанные экологические и этологические особенности предопределили возникновение хорошо выраженных механизмов репродуктивной изоляции описанных видов, имеющих в настоящее время довольно широкую зону симпатрического распространения.

Библиографический список

1. Ахметьев М.А. Казахстан и Центральная Азия (равнины и предгорья). Палеоген и изменение климата и ландшафтов за последние 65 млн. лет. М.: Геос, 1999. С. 168–178.
2. Ахметьев М.А. Семихатов М.А., Чумаков Н.М. Климат земного шара в палеоцене и эоцене по данным палеоботаники // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. М.: Наука, 2004. С. 9 – 50.
3. Бадюков Д.Д., Борсук О.А., Волкова А.М. География России. М.: Энциклопедия, 2005. 304 с.
4. Берг Л.С. Основы климатологии. Л.: Госиздат, 1927. 265 с.
5. Балацкий Н.Н. Окраска яиц лесного конька (*Anthus trivialis* L.) и диагностическое значение этого признака // Биол. науки, 1985. С. 44 – 47.
6. Баранов А.А. Структура и динамика населения птиц в «модельных» биотопических группировках Южной Тувы // Территориальное размещение и экология птиц юга Средней Сибири: межвуз. сб. науч. тр. Красноярск: КГПИ, 1991. С. 18 – 41.
7. Баранов А.А. Структура населения птиц в лесах различного типа Восточного Саяна// Животное население и растительность бореальных лесов и лесостепей Средней Сибири: межвуз. сб. научн. тр. Вып 1. Красноярск, 2000. С. 5 – 14.
8. Баранов А.А. Эколого-фаунистический анализ птиц Южной Тувы: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1981. 16 с.
9. Баранов А.А. Пространственно-временная динамика биоразнообразия птиц Алтай-Саянского экорегиона и стратегия его сохранения. Дис. доктора биол. наук. Красноярск, 2007. 543 с.
10. Бобринский Н.А. Животный мир и природа СССР М.: Наука, 1967. 405 с.
11. Богородский Ю.В. Птицы Южного Предбайкалья. Иркутск: Изд-во Иркутского ун-та, 1989. 208 с.

12. Боровиков В.П. Популярное введение в программу STATISTICA. М.: Компьютер-Пресс, 1998. 267 с.
13. Буданцев Л.Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л.: Наука, 1983. 156 с.
14. Бурский О.В. Выбор местообитаний и структура метапопуляции: анализ многолетнего распределения пятнистого конька *Anthus hodgsoni* Richm. (Aves, Passeriformes) // Орнитология. МГУ, 2008. Т. 69., № 5. С. 324–343.
15. Бурский О.В., Вахрушев А.А. Фауна и население птиц енисейской южной тайги // Животный мир Енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. М.: Наука, 1983. С. 106–167.
16. Варик Е.В. Екимова Е.Ю. Питание птенцов лесного конька (*ANHTUS TRIVIALIS* L.) в условиях лесной части Хакасии // Мат. Южно-Сиб. международн. науч. конф. студ. и молод. уч. 21–24 ноября 2006 г. в г. Абакане. Т.1. Абакан: ХГУ, 2006. С. 74.
17. Вартапетов Л.Г. Птицы таежных междуречий Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1984. 242 с.
18. Вартапетов Л.Г. Птицы северной тайги Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука, 1998. 327 с.
19. Вахрушев А.А., Вахрушева Г.А. О фауне и население птиц Эвенкии // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука, 1987. С.78 –91.
20. Владышевский Д.В. Птицы в антропогенных ландшафтах. Новосибирск: Наука, 1975. 182с.
21. Владышевский Д.В. Экология лесных птиц и зверей. Новосибирск: Наука, 1980. 245 с.
22. Владышевский Д.В., Шапарев Ю.П. Закономерности географического и биотопического распределения лесных птиц // Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. С. 37 – 63
23. Владышевский Д.В., Шапарев Ю.П. Закономности изменения птичьего населения лесных биоценозов Нижне-

- го Приангарья // Исследования экология таежных лесов. Красноярск, 1976. С. 3 – 33.
24. Галушко А. И. Основные рефугиумы и реликты в высокогорной флоре западной части Центрального Кавказа // Растительный мир высокогорий и его освоение. Л.: Наука, 1974.
25. Гаврилов Э.И. Семейство трясогузковые – Motacillidae // Птицы Казахстана. Алма-Ата, 1962. Т.5. С. 286 – 307.
26. Гаврилов И.К. Орнитофауна высокогорного пояса Саян (состав, численность и размещение) // Фауна и экология наземных позвоночных Сибири: сб. научн. тр. Красноярск: КГУ, 1997. С. 72 – 94.
27. Гаврилов И.К. Особенности экологии птиц в ландшафтных ярусах Западного и Восточного Саяна: дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1999. 191 с.
28. Гагина Т.Н. Птицы Байкала и Прибайкалья // Зап. Иркутского обл. краеведческого музея. Т.2. Иркутск, 1958. С. 173 – 191.
29. Гагина Т.Н. Птицы Восточной Сибири (список и распространение) // Тр. Баргузинского гос. заповедника. Вып.3. М., 1961. С. 99–123.
30. Гамова Т.В. Коммуникативное поведение ошейниковой овсянки *Emberiza fucata* в период размножения // Русский орнитологический журнал. 1988. Экспресс-выпуск № 33. С. 9–11.
31. Гамова Т.В. Акустические сигналы как фактор экологической изоляции у овсянок // Проблемы экологии и рационального природопользования стран Азиатско-Тихоокеанского региона. Международная конф. молодых ученых. Тез. докл. Владивосток. (16 – 17 сентября). 1999. С. 129–131.
32. Гамова Т.В. Акустические сигналы овсянок // Русский орнитологический журнал. 2000. Экспресс-выпуск № 114. С. 3–11.
33. Гамова Т.В. Факторы экологической изоляции у овсянок // Проблемы экологии и рационального природопользования Дальнего Востока. Региональная конф. молодых ученых. Тез. докл. Владивосток. (21 – 22 ноября). 2000. С. 101–102.

34. Географический атлас СССР. Москва: Главное управление геодезии и картографии при совете министров СССР. 1983. 238 с.
35. География России. Серия «Библиотека Новой Российской энциклопедии». М.: Энциклопедия. 2005. 30 с.
36. Геологические и биотические события позднего эоцена – раннего олигоцена на территории бывшего СССР. Ч. 1. Региональная геология верхнего эоцена и нижнего олигоцена / Отв. ред. В.А. Крашенинников, М.А. Ахметьев. М.: Геос, 1996. 314 с. (Тр. ГИН; Вып. 489).
37. Геологические и биотические события позднего эоцена – раннего олигоцена на территории бывшего СССР. Ч. 2. Геологические и биотические события / Отв. ред. В.А. Крашенинников, М.А. Ахметьев. М.: Геос, 1998. 250 с. (Тр. ГИН; Вып. 507).
38. Гептнер В. Г. Вид и ареал // Мат. к конф. по вопросам зоогеографии суши. Алма-Ата, 1960. С. 35–37.
39. Горецкая М.Я., Корбут В.В. Изменчивость песни и вокальное поведение пеночек // Изменчивость поведения животных: Описание, классификация, анализ. Борок: Институт биологии внутренних вод, 1997. С. 8.
40. Горецкая М.Я., Корбут В.В. Структурно-функциональные особенности песни пеночки-веснички // Орнитология. МГУ. 1998. Вып. 28. С. 46–51.
41. Гынгазов А.Н., Миловидов С.И. Орнитофауна Западно-Сибирской равнины. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1977. 350 с.
42. Доржупатова Г.Д. К гнездовой биологии пятнистого конька (*Anthus hodgsoni*) в условиях высокогорья Восточного Саяна // IV Междунар. орнитол. конф. «Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии». Улан-Удэ, 2009. С. 146–148.
43. Дементьев Г.П., Гладков Н.А. Семейство трясогузковые // Птицы Советского Союза. М.: Советская наука, 1954. Т. 5. С. 594–691.

44. Доржиев Ц.З. К биологии размножения конька Годлевского в Западном Забайкалье // Птицы Сибири. Горно-Алтайск, 1983. С. 170–172.
45. Доржиев Ц.З. Симпатрия и сравнительная экология близких видов птиц (бассейн озера Байкал). Улан-Удэ: Изд-во Бурятского ун-та, 1997. 370 с.
46. Доржиев Ц.З., Сандакова С.Л., Дашанимаев В.М. К орнитофауне субвысокогорья Большого Саяна // III Междунар. орнитол. конф. «Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии». Улан-Удэ, 2009. С. 91–96.
47. Дорофеев П.И. Третичные флоры бассейна р. Омолоя // История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука, 1972. 112 с.
48. Екимова Е.Ю. Биотопическая приуроченность птиц рода *Anthus* в долине реки Белый Июс (Хакасия, Ширинский район) // Экология Южной Сибири: Мат. Южно-Сиб. международн. науч. конф. студ. и молод. уч. 21–24 ноября 2002 г. в г. Абакане. Т. I. Красноярск: КГУ, 2002. С. 84–85.
49. Екимова Е. Ю. Сведения по экологии и поведению лесного конька (*Anthus trivialis*) в долине реки белый Июс (Ширинский район, республики Хакасия) // Животное население, растительность северо-западной Монголии и бореальных лесов, лесостепей Средней Сибири: межвуз. сб. науч. тр. Красноярск, 2003. Вып. 2. С. 136–150.
50. Гаврилов И.К., Екимова Е.Ю. К экологии горного конька в Саянах // Биологические науки и образование в педагогических вузах. – Новосибирск: НГПУ, 2003. С. 65–67.
51. Екимова Е.Ю. Результаты сравнительного анализа трофических связей лесного (*Anthus trivialis*) и пятнистого (*Anthus hodgsoni*) коньков // Актуальные вопросы изучения птиц Сибири: Мат. Сиб. орнитол. кон-ции, посвященные памяти и 70-летию Э.А. Ирисова. Барнаул, 2005. С. 78–81.
52. Екимова Е.Ю. Биотопическое размещение полевого, степного и забайкальского коньков в юго-восточной Тыве // Экология Южной Сибири: Мат. Южно-Сиб. международн.

- науч. конф. студ. и молод. уч. 21-24 ноября 2006 г. в г. Абакане. Т. I. Абакан: ХГУ, 2006. С. 82.
53. Екимова Е.Ю. Сравнительный анализ морфологических параметров видов двойников из рода коньков (*Anthus*) // Орнитологические исследования в Северной Евразии: Тезисы XII международ. орнитолг. конф. Северной Евразии 31 января – 5 февраля 2006 г. в г. Ставрополе. Ставрополь, 2006. С. 197–198.
 54. Екимова Е.Ю., Елсукова Е.И. Белковый спектр сыворотки крови птиц рода *Anthus* // VI Сибирский физиологический съезд: Тезисы докладов. Барнаул, 2008. Том I. С.83–84.
 55. Екимова Е.Ю. Факторы репродуктивной изоляции видов двойников рода *Anthus* в области географической симпатрии // Вестник КрасГАУ. 2009. № 4. С.134–138.
 56. Екимова Е.Ю. Трофические связи степного, полевого и забайкальского конька в условиях симпатрического обитания // «Вестник КрасГАУ». 2009. № 5. С. 206–208.
 57. Еськов К.Ю. История Земли и жизни на ней. М.: Изд-во НЦ ЭНАС, 2004. 312с. (Факультатив).
 58. Животный мир СССР (Обзор фауны территории Союза и отчасти прилежащих стран на эколого-фаунистической и зоогеографической основе). Т.1. Изд-во: АН СССР, 1937. 806 с.
 59. Жуков В.С. Птицы лесостепи Средней Сибири. Новосибирск: Наука, 2006. 491 с.
 60. Жуков В.С., Шор Е.Л., Вартапетов Л.Г. Антропогенная трансформация населения птиц на нефтяном месторождении Верхтарское // III Междунар. орнитол. конф. «Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии». Улан-Удэ, 2009. С. 14 –149.
 61. Завадский К.М. Учение о виде. Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. 254 с.
 62. Залесский И.М. К орнитофауне Канского уезда Енисейской губернии // Вестник Томск. орнитол. общества, 1921. С. 115–126.

63. Зверев М.Д. Заметки о периодических явлениях в жизни некоторых птиц в Бейском районе Минусинского округа // Тр. зоолог. секции Средне-Сибирского георг. об-ва, зоол. сб. Красноярск, 1930. Вып.1. С. 104–105.
64. Зонов Г.Б., Сонин В.Д., Белоголова Г.Д. Распределение по биотопам и численность птиц в Тувинском очаге чумы // Докл. Иркутск. противоч. ин-та, 1971. Вып. IX. С. 207–208.
65. Злотникова Т.В. Особенности экологии птиц в условиях антропогенного ландшафта Минусинской котловины: дис... канд. биол. наук. Красноярск. 2002. 252 с.
66. Злотникова Т.В. Условия обитания и структура летнего населения птиц на сельскохозяйственных полях Южно-Минусинской котловины // Животное население, растительность северо-западной Монголии и бореальных лесов, лесостепей Средней Сибири: Межвуз. сб. науч. тр. Красноярск, 2003. Вып. 2. С. 159–172.
67. Злотникова Т.В., Гельд Т.А. Особенности формирования орнитофауны оросительных систем Хакасии // Студент и научно-технический прогресс: Мат. XVIII межд. научн. студ. конф. Биология. Новосиб. ун-т. Новосибирск, 2000. С. 79.
68. Иваницкий В.В. Этологические аспекты взаимоотношений между близкими видами животных // Зоол. журн. 1982. Т. 61. Вып. 10. С. 1461–1471.
69. Иваницкий В.В. Социальное поведение каменных воробьев / Поведение животных в сообществах: Мат-лы 3-й Всесоюзн. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1983. С. 242–243.
70. Иваницкий В.В. Пространственная структура популяций, территориальное поведение и полигония у каменных воробьев (*Petronia petronia*) // Биол. науки. 1985. № 9. С. 50–56.
71. Иваницкий В.В. Сравнительный анализ поведения близких видов животных // Методы исследования в экологии и этологии. Пушино, 1986. С. 141–156.

72. Иваницкий В.В. Сравнительный анализ вокализации воробьев: структура, функции, эволюция // Мат-лы 10-й Всесоюзн. орнитол. конф. Ч. 2. Стендовые сообщ. Кн.1. Минск: Наука и техники, 1991. С. 234–235.
73. Иваницкий В.В., Прялкина Т.И. Этологические и биохимические аспекты дивергенции рода *Passer* (Ploceidae, Aves) // Биол. науки, 1993. № 4. С. 47–52.
74. Иваницкий В.В. Воробьи и родственные им группы зерноядных птиц: поведение, экология, эволюция. М.: КМК Scientific Press, 1997. 148 с.
75. Иваницкий В.В., Бочкарева Н.Е. Рекламная песня восточной тонкоклювой камышевки (*ACROCEPNALUS MELANOPOGON* МИМИКА, SYLVIDAE): структурно-функциональные и филогенетические аспекты // Зоол. журн., 2008. Т. 87. № 3. С. 319–330.
76. Изменение климата и ландшафтов за последние 65 миллионов лет / под ред. А.А. Величко. М.: ГЕОС, 1999. 260 с.
77. Иоганзен Г.Э. Новые материалы по птицам Минусинского края и Урянхайской земли // Минусинск. Мемориальный краеведческий музей им. Н.М. Мартыанова. Минусинск, 1929. Т. 6. Вып. 1. С. 31–59.
78. Ким Т.А. Заметки о птицах долины реки Кемь // Уч. зап. каф. бот. и зоол. Красноярск: КГПИ, 1959. Т. XV. С. 215–222.
79. Ким Т.А. К орнитофауне Кизир-Казырского междуречья // Учен. зап. – Красноярск: Изд-во КГПИ, 1961. Т. 20. Вып. 2. С. 57–74.
80. Ким Т.А. К экологии птиц семейства трясогузковых (*Motacillidae*) в Саянах // Вопросы зоологии. Тр. гос. зап. «Столбы», 1977. Вып. XI. С. 32–55.
81. Ким Т.А., Штильмарк Ф.Р. Материалы по фауне и размещению птиц среднегорной полосы Западного Саяна // Ученые записки. Красноярский гос. пед. ин-т, 1963. С. 3 – 32.
82. Климат в эпохи крупных биосферных перестроек / Гл. редакторы: М.А. Семихатов, Н.М. Чумаков. М.: Наука, 2004. 299 с.

83. Коблик Е.А. Окраска оперения птиц: типологизация и эволюция / Коблик Е.А., Мосалов А.А. // Зоол. журн., 2006. Т. 85. №3. С. 266–282.
84. Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской федерации. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 256 с.
85. Козлова Е.В. Птицы высокогорного Хангая // Тр. монгольск. комиссии. Л., 1932. 93 с.
86. Козлова Е. В. Птицы зональных степей и пустынь Центральной Азии // Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1975. Т. 59. 249 с.
87. Корбут В.В., Горецкая М.Я. Песенная активность и ритмическая организация пения у некоторых видов воробьиных птиц (*Passeriformes*, *Fringillidae* и *Sylviidae*) // Изменчивость поведения животных: Описание, классификация, анализ. Борок.: Институт биологии внутренних вод, 1997. С. 8.
88. Корбут В.В., Горецкая М.Я. Акустическая активность и ритмическая организация пения у некоторых воробьиных птиц (*Passeriformes*, *Fringillidae* и *Sylviidae*) // Доклады Академии Наук. 1998. Т. 358. № 4. С. 569–571.
89. Костин Ю. В. О методике ооморфологических исследований и унификация описаний оологических материалов // Методика исследований продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. Вильнюс, 1977. Ч. 2. С. 14–22.
90. Котт. Х.Б. Приспособительная окраска животных // М.: Иностранная литература, 1950. 544 с.
91. Крутовская Е.А. Птицы заповедника Столбы // Тр. гос. зап-ка Столбы. Вып. II. Красноярск, 1951. С. 41–65.
92. Крутовская Е.А. К изменению фауны птиц туристического района заповедника Столбы за 23 года // Труды гос. зап-ка Столбы. Вып. VIII. Красноярск, 1971. С. 41–65.
93. Кустов Ю. И. Изменение численности и структуры птичьего населения в Батеневском кряже за 15 лет // Территори-

- альное размещение и экология птиц юга Средней Сибири / Межвуз. сб. научн. трудов. Красноярск: КГПИ, 1991. С. 50–55.
94. Кэйн А. Вид и его эволюция . М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1958. 244 с.
 95. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352с.
 96. Леонович В.В., Демина Г.В., Вепринцева О.Д. К систематике и филогении коньков (ANTHUS, MOTACILLIDAE, AVES) Евразии // Бюлл. МОИП. 1997. № 2. С. 14–21.
 97. Ларионов А.Г. К экологии полевого жаворонка и степного конька ленно-амгинского междуречья // Птицы Сибири. Горно-Алтайск, 1983. С. 142–143.
 98. Лиховид А.А. Об этологической структуре популяций овсянок Центрального Предкавказья // Проблемы развития биологии на Северном Кавказе: Мат-лы научной конф. «Университетская наука – региону». Ставрополь: СГУ, 1996. Вып. 2. С. 53–54.
 99. Лиховид А.А. Этологические особенности овсянок Центрального Предкавказья в репродуктивный период // Проблемы развития биологии на Северном Кавказе: Мат-лы научной конф. «Университетская наука – региону». Ставрополь: СГУ, 1997. Вып. 2. С. 82–87.
 100. Лоскот В.М. Материалы по птицам окрестности Ташанты (Юго-Восточный Алтай // Распространение и биология птиц Алтая и Дальнего Востока. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1986. С. 44–56.
 101. Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: Изд-во иностр. лит., 1957.
 102. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
 103. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
 104. Мекаев Ю.А. Зоогеографические комплексы Евразии. Л.: Наука, 1987. 126 с.
 105. Макулбеков Н.М. Эоценовая флора Северного Казахстана. Алма-Ата: Наука КазССР, 1972. 177 с.

106. Малеев В.Г., Попов В.В. Птицы лесостепей Верхнего Приангарья. Иркутск: НЦ ВСНЦ СО РАМН; Издательство «Время странствий», 2007. 300 с.
107. Малышев П.И. Сезонная биология птиц Южного Предбайкалья // Бюлл. Вост.-Сиб. фенологич. комис. Вып. 2–3. Иркутск, 1963. С. 56–67.
108. Мамаев Б.М., Медведев Л.Н., Правдин Ф.Н. Определитель насекомых Европейской части СССР. М.: Просвещение, 1976. 304 с.
109. Марова И.М. Взаимоотношения таксономических близких форм и начальные этапы видообразования у палеарктических пеночек. Дис. ... к.б.н.: Москва, 1993. 26 с.
110. Матюшкин Е.Н. Европейско-восточноазиатский разрыв ареалов наземных позвоночных // Зоол. журнал. 1976. Т. 55. № 9. С. 1277–1291.
111. Милановский Е.Е. Геология СССР. Ч 2. М.: Изд-во МГУ, 1989. 271с.
112. Мильков Ф.Н., Гвоздецкий Н.А. Физическая география СССР. М.: Мысль, 1975.
113. Москвитин С.С., Дубровин А.А., Гордт Б.Я. Птицы долины реки Кеть // Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1987. С. 245 – 279.
114. Мункуева Н.А. Некоторые особенности гнездовой экологии забайкальского конька (*Anthus godlewskii*) в Монголии // Орнитологические исследования в Северной Евразии: Тезисы XII международ. орнитолг. конф. Северной Евразии 31 янв.–5 февр. 2006 г. в г. Ставрополе. Ставрополь, 2006. С. 381–382.
115. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
116. Назаренко А.А. Фаунистические циклы: вымирание – расселение – вымирание... Новейшая история дендрофильной орнитофауны Восточной Палеарктики: автореф. дис. ... д.б.н. Владивосток, 1992. 50 с.

117. Наумов Р.Л. Фауна и распределение птиц окрестностей с. Б. Кемчуг // Орнитология. МГУ. 1960. Вып. 3. С. 200–212.
118. Наумов Р.Л., Бурковская Т.Е. Новые сведения о птицах Красноярского края // Орнитология. МГУ. 1959. Вып. 2. С. 180–183.
119. Нейфельдт И. А. Из результатов орнитологической экспедиции на Юго-Восточный Алтай // Распространение и биология птиц Алтая и Дальнего Востока: тр. зоолог. ин-та АН СССР, 1986. Т. 150. С. 7–43.
120. Никитин В.П. Палеокарпологическая изученность палеогена и неогена северо-востока Азии // Геология и геофизика. 2007. Т. 48. № 8. С. 871–880.
121. Огородникова Л.И. Особенности питания птенцов некоторых насекомоядных птиц в Забайкалье // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1981. 144 с.
122. Опаев А.С., Марова И.М., Иваницкий В.В. Дивергенция признаков внешней морфологии и структуры рекламной песни у дроздовидной и восточной камышевок // III Междунар. орнитол. конф. «Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии». Улан-Удэ, 2009. С. 86–88.
123. Основы палеонтологии (земноводные, пресмыкающиеся, птицы) / Под ред. Ю.А. Орлова. АН СССР. М.: Т. 12. 1964. 720 с.
124. Палеоген и неоген Северо-Востока СССР. Якутск: ЯНЦ СО АН СССР, 1989. С. 879
125. Панов Е.Н. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука, 1968. 510 с.
126. Панов Е.Н. Взаимоотношения двух близких видов овсянок *Emberiza citrinella* L., *E. leucoscephalos* Gm. в области их совместного обитания // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1973. Т.3. С. 261–294.
127. Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Монзиков Д.Г. Взаимоотношения двух видов овсянок (*Emberiza citrinella*, *E. leucoscephalos*), гибридизирующих в зонах перекрытия их ареалов // Зоол. журн., 2003. Т. 82. Вып. 4. С. 470–484.

128. Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Рубцов А.С. Организация песни у камышевки – барсучка, (*Acrocephalus schoenobaenus*) (Passeriformes, Sylviidae) // Зоол. журн., 2004. Т.83. Вып.4. С. 464–479.
129. Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Зыкова Л.Ю. Организация песни у обыкновенной овсянки (*Emberiza citronella*, Aves, Emberizidae) // Зоол. журн., 2006. Т.85. Вып.11. С. 1341–1353.
130. Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Рубцов А.С. Организация песни у лесного конька (*Anthus trivialis*, Motacillidae) // Зоол. журн., 2006. Т.85. Вып.1. С. 84–100.
131. Пармузин Ю.П. Тайга СССР. М.: Мысль, 1985. 303с.
132. Плохинский Н.А. Алгоритмы биометрии. М.: МГУ, 1980. 150 с.
133. Плохинский Н.А. Биометрические методы. М.: МГУ, 1975. 167с.
134. Поливанов В.М., Поливанова Н.Н. Об экологии горного конька *Anthus spinoletta coutellii* на Северном Кавказе // Русский орнитологический журнал, 1998. Экспресс-выпуск 49. С. 3–10.
135. Прокофьев С. М. Особенности размещения летних птиц степной зоны Хакасии // География и хозяйство Красноярского края. Красноярск, 1975. С. 108–111.
136. Прокофьев С.М. Орнитофауна Минусинской котловины и ее изменения за последние 80 лет // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука, 1987. С. 151–172.
137. Прокофьев С.М. Распределение и численность птиц реки Большие Уры (Западный Саян, Саяно-Шушенский биосферный заповедник) // Материалы по фауне Средней Сибири и прилежащих районов Монголии. ИЭМЭЖ АН СССР. М., 1988. С. 78–100.
138. Прокофьев С. М. О некоторых закономерностях весенней миграции птиц в Средней Сибири // Животное население и растительность бореальных лесов и лесостепей Средней

Сибири: Межвуз. сб. научн. трудов. Выпуск 1. Красноярск: РИО КГПУ, 2000. С. 158–166.

139. Прокофьева И.В. К питанию белой трясогузки и лесного конька в Ленинградской области // Мат-лы III Всесоюз. Орнитол. конф. кн. 2. Л.: Изд-во Львов. ун-та, 1962.
140. Прокофьева И.В. Питание луговых воробьиных птиц в период гнездования // Орнитология. М.: МГУ, 1980. Вып. 15. С. 89–93.
141. Равкин Е.С., Глейх И.И., Черников О.А. О населении птиц юга Красноярского края // Птицы Сибири. Горно-Алтайск, 1983. С. 50–52.
142. Равкин Ю.С. Пространственная организация населения птиц лесной зоны. Новосибирск: Изд-во Наука, 1984. 262 с.
143. Равкин Е.С., Глейх И.И., Черников О.А. Численность и распределение птиц подтаежных лесов Средней Сибири (бассейн реки пойма) // Материалы по фауне Средней Сибири и прилежащих районов Монголии. Москва, 1988. С. 62–78.
144. Равкин Е.С., Равкин Ю.С. Птицы равнин Северной Азии: Численность, распределение и пространственная организация сообществ. Новосибирск: Наука, 2005. 304 с.
145. Растительный покров Хакасии / Отв. ред. Куминова А.В. Новосибирск: Изд-во Наука. Сиб. отд., 1976. 421 с.
146. Реймерс Н.Ф. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. М.: Изд-во Наука, Сибирское отделение, 1966. 420 с.
147. Рогачева Э.В. Численность и размещение птиц Нижнего Елогуя // Орнитология. МГУ. 1962. Вып. 5. С. 118–135.
148. Рогачева Э. В. Птицы Средней Сибири. М.: Наука, 1988. 308 с.
149. Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Бурский О.В., Анзигитова Н.В., Готфрид А.Б. Птицы среднетаежного Енисея // Охрана фауны Крайнего Севера и ее рациональное использование. М., 1978. С. 3 –165.
150. Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Черменов О.А. Орнитофауна северных пределов тайги Енисейской Сибири

- (бассейн реки Турухан) // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука, 1987. С. 53–78.
151. Рубцов А.С. Происхождение этологической изоляции у птиц: возможные подходы к решению проблемы // Мат. Российской междисциплинарной конф. «Поведение животных и принципы самоорганизации» (19–24 сентября). Борок, 1994. С. 19–21.
152. Рыжановский В.Н. Некоторые особенности территориального поведения краснозобого конька (*Anthus cervinus* Pall.) // Поведение животных. Экологические и эволюционные аспекты. М.: Наука, 1972.
153. Рыжановский В.Н. Экология лугового и краснозобого коньков на Ямале. Автореф. дис. ... к.б.н. Свердловск, 1975. 30 с.
154. Рыжановский В.Н. Сравнительная экология фоновых видов птиц Ямальской тундры. Свердловск: Академия наук СССР, 1977. 47С.
155. Рябицев В. К., Примак И.В. Птицы окрестностей села Галанино (Средний Енисей) // Материалы к распространению птиц на Урале, в Предуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Уральское отд. РАН, Институт экологии растений и животных, 2000. С. 167–175.
156. Сазонов С.В. Орнитофауна тайги Восточной Фенноскандии: Исторические и зонально – ландшафтные факторы формирования. М.: Наука, 2004. 391с.
157. Серебряный Л.Р. Древнее оледенение и жизнь. М.: Наука, 1980. 128 с.
158. Степанян Л.С. Проблема видов-двойников в свете явления параллелизмов на примере птиц // Зоол. журн., 1972. Т. 51. Вып. 9. С. 1269–1279.
159. Степанян Л.С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Воробьинообразные Passeriformes. М.: Наука, 1978. 392 с.
160. Степанян Л.С. Надвиды и виды – двойники в авифауне СССР. М.: Наука, 1983. 296 с.
161. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука, 1990. 728 с.

162. Степанян Л.С. А. Болд Материалы по гнездовой экологии птиц Тувинской АССР и Монгольской народной республики // Орнитология. М.: МГУ, 1983. Вып. 18. С. 33–39.
163. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М., 2003. 808 с.
164. Супранкова Н. А., Никонова О. А. Орнитофауна Усинской котловины // Сохранение биологического разнообразия Приенисейской Сибири: Мат. первой межрегион. науч.-практ. конф. по сохран. биол. разнообразия Приенис. Сибири. Ч. 1. Красноярск: Изд-во КГУ, 2000. С. 67–68.
165. Сушкин П.П. Птицы Минусинского края, Западного Саяна и Урянхайской земли // Мат. к познанию фауны и флоры Российск. империи. Отд. зоол. СПб., 1914. Вып. 13. 551 с.
166. Сушкин П.П. Зоологические области Средней Сибири и ближайших частей нагорной Азии и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, 1925. Вып. 34. С. 7–86.
167. Сушкин П.П. Птицы Советского Алтая. М.-Л.: АН СССР, 1938. Т. 1. 316 с. Т. 2. 434 с.
168. Сыроечковский Е.Е. Новые материалы по орнитофауне Средней Сибири (бассейн Подкаменной Тунгуски) // Уч. записки. Красноярск: КГПИ, 1959. Вып. 2. С. 225–240.
169. Сыроечковский Е.Е. Изменение ареалов птиц в Средней Сибири в результате потепления климата и воздействия человека. Орнитология. М.: МГУ, 1960. Вып. 3. С. 212–218.
170. Сыроечковский Е.Е., Безбородов В.И. Новые сведения по орнитофауне Западного Саяна // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука, 1987. С. 172–181.
171. Сыроечковский Е.Е., Анзигитова Н.В., Кузнецов Е.А., Бурский О.В., Шефтель Б.И. Особенности прилета птиц на среднетаежном Енисее // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука, 1987. С. 181–202.

172. Ткаченко М.И. Птицы реки Нижней Тунгусы // Изв. Иркут. науч. музея (Изв. О-ва изуч. Вост.-Сиб. обл.), 1937. Т. 2 (57). С.152–162.
173. Торопов К.В. Птицы колочной степи Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 2008. 355 с.
174. Тугаринов А. Я Северная Монголия и птицы этой страны // мат. комиссии по исслед. Монгольской и Танну-Тувинской народн. республ. и БАССР. Л., 1929. Вып. 3. С. 145–236.
175. Тугаринов А. Я., Бутурлин С.А. Материалы по птицам Енисейской губернии // Зап. Красноярского под отд. РГО. Красноярск, 1911. Т. 1. Вып. 2–4. 440 с.
176. Тугаринов А.Я. К орнитофауне северо-восточных Саян // Орнитол. вест. 1913. №2. С. 83–90.
177. Тугаринов А.Я. Зоогеографические участки Приенисейской Сибири // докл. АН СССР, 1925. С. 115–118.
178. Тугаринов А. Я. К орнитофауне Минусинского уезда и Восточного Урянхая // Орнитол. вестник. 1915. №1. С. 59–65.
179. Флинт В.Е. Материалы по фауне Тувы и перспективы ее изучения // Орнитология. – М., 1964. – Вып. 2. – С. 125–126.
180. Фрадкина А.Ф., Труфанов Г.В., Вакуленко А.С. Эоцен Новосибирских островов // Континентальные третичные толщи Северо-Востока Азии. Новосибирск: Наука, 1979. С. 22–30.
181. Цыбулин С.М. Птицы Северного Алтая. Новосибирск: Наука, 1999. 519 с.
182. Чернов Ю.И. Окормовой базе тундровых птиц – энтомофагов в гнездовой период // Вопросы экологии. М.: Высшая школа, 1962. Т. 6.
183. Чернов Ю.И. Трофические связи птиц с насекомыми в тундровой зоне // Орнитология. М.: МГУ, 1967. № 8.
184. Шнитников В. Н. Лесной конёк // Птицы Семиречья. М.-Л., 1949. 439 с.
185. Шпуль В.Г. Новые данные по фитостратиграфии эоцен-олигоцена юго-восточного склона Воронежской антеклизы // Вестник Воронежского университета. Геология, 2005. №1. С. 55–69.

186. Хлебосолов Е.И. Роль трофических факторов в формировании видовой структуры населения птиц. Дис. доктора биол. наук. Москва. 225 с.
187. Юдин. К.А. Наблюдение над распространением и биологией птиц Красноярского края // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. М.–Л., 1952. Т.9. Вып.4. С. 1029–1060
188. Юдкин В.А. Организация пространственного распределения птиц в репродуктивный период. Новосибирск: Издательство СО РАН, филиал «ГЕО», 2000. 105 с.
189. Юдкин В.А. Птицы подтаёжных лесов Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 2002. 488 с.
190. Dietzen C. Garcia-del-Rey E., Castro, G. D. and Wink. Phylogenetic differentiation of *Sylvia* species (Aves: Passeriformes) of the Atlantic islands (Macaronesia) based on mitochondrial DNA sequence data and morphometrics *Biol.J.Linn. M. Soc.*, 1995, 157–174.
191. Ernst S. Zur Vogelwelt der ostlichen Altai // *Ann. Ornithol.*, 1992. 16. S.3–59.
192. Ernst S., Hering J. Dritter Beitrag zur Vogelwelt des ostlichen Altai (Gebiet Mongun-Tajga) (Aves) // *Faunistische Abhandlungen Staatlichen Museum fur Tierkunde Dresden*. 2000. Ernst, J. Hering Band 22. Nr.9. S. 117–181.
193. Outlaw D., Voelker G. Phylogenetic tests of hypotheses for the evolution of avian migration: a case study using the motacillidae // *The Auk*, 2006. 123(2). 455–466.
194. Laemmly U.K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4 // *Nature*, 1970, V. 227, P. 680–685.
195. Lowry O., Rosenbroph N., Farr A. Protein measurement with Folin phenol reagent // *J. Biol. Chem.*, 1951, V. 193, № 1, P. 265–275.
196. Hartert E. Die Vogel der palaarktischen Fauna B.:Friedlander, 1910, Bd. 1, S. I – XLIX, 1–832.
197. Makatsch W. Die Eier der Vogel Europas Bd 2. Leipzig, 1976. 460 s.

198. Piecheocki R. Bolod A. Beitrage zur Avifauna der Mongolei. Т. 2. Passeriformes // Mit. Zol. Mus Berlin. 1972. Bd 48, II. 1. S. 41–175.
199. Stegmann В.К. Die Vogel Sud-Ost Transbaikaliens // Ежегодник Зоол. музея АН СССР. Л., 1929 т. 29. С. 83–242.
200. Vaurie Ch. Systematic notes on palearctic birds. №7. Alaudidae and Motacillidae (genus Anthus) // Amer. Mus. Novitates. 1954. № 1672. P. 1 – 13.
201. Vaurie Ch. The Birds of the palearctic fauna № 7 // Order Passeriformes. L., 1959. P. I – XII, I – 762.
202. Taczanowskii L. Revu critique de la faune ornithologique de la Sibiria Oriehiale // Bul. Soc. Zool. France. 1876. Vol. 1. P. 128.
203. Wink M. Advances in DNA studies of diurnal and nocturnal raptors. In: Raptors at Risk (R.D. Chancellor, В.-U. Meyburg eds.), WWGBP. – Hancock House, 831–844, 2000.
204. Wink M., Heidrich P. Molecular systematics of owls (Strigiformes) based on DNA sequences of the mitochondrial cytochrome b gene. // In: Raptors at Risk (R.D. Chancellor, В.-U. Meyburg eds.), WWGBP/ Hancock House, 819–828, 2000.

Подписано в печать 14.12.2015. Формат 60x84 1/16.

Усл. печ. л. 8,5. Тираж 300 экз. Заказ 12-120.

Отпечатано в типографии «ЛИТЕРА-принт»,

т. 295-03-40

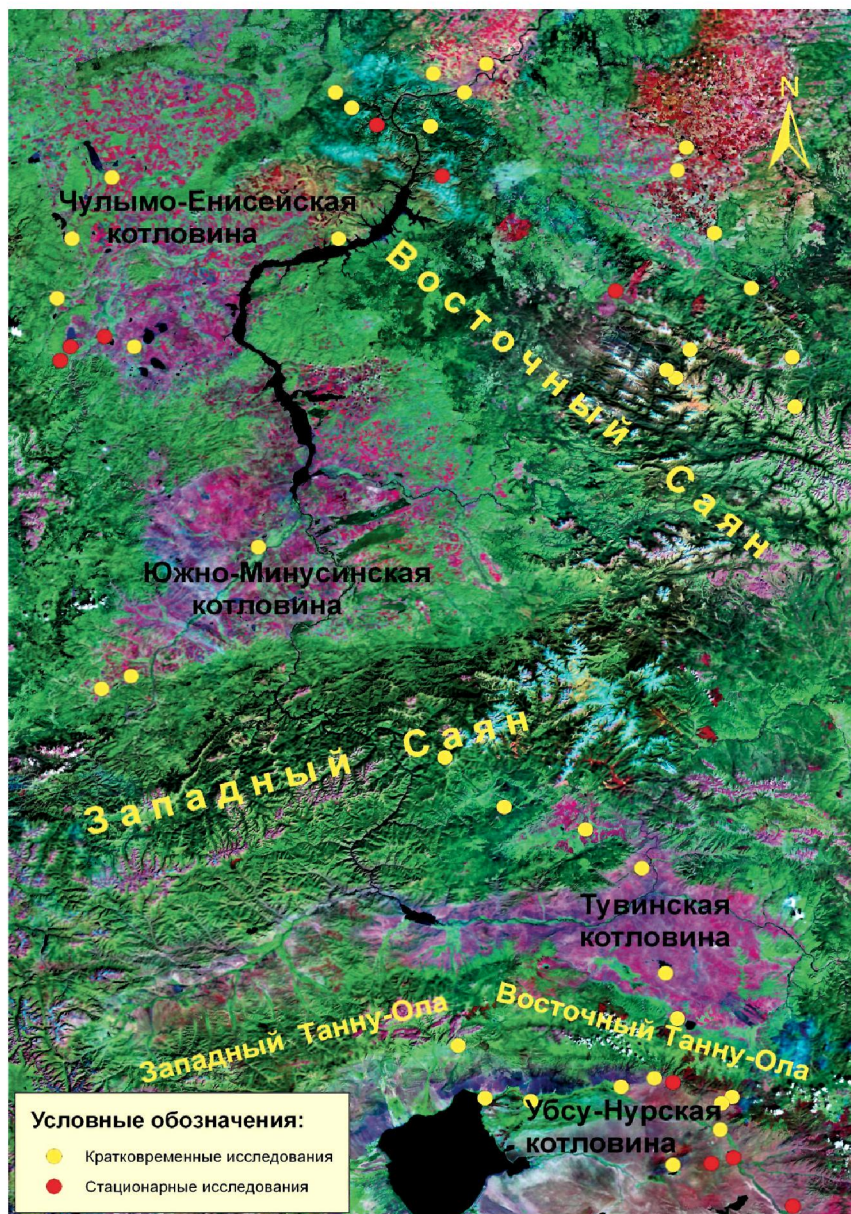


Рис. 1. Районы стационарных и кратковременных исследований авторов на территории южной части Средней Сибири (2002 – 2008 гг.)

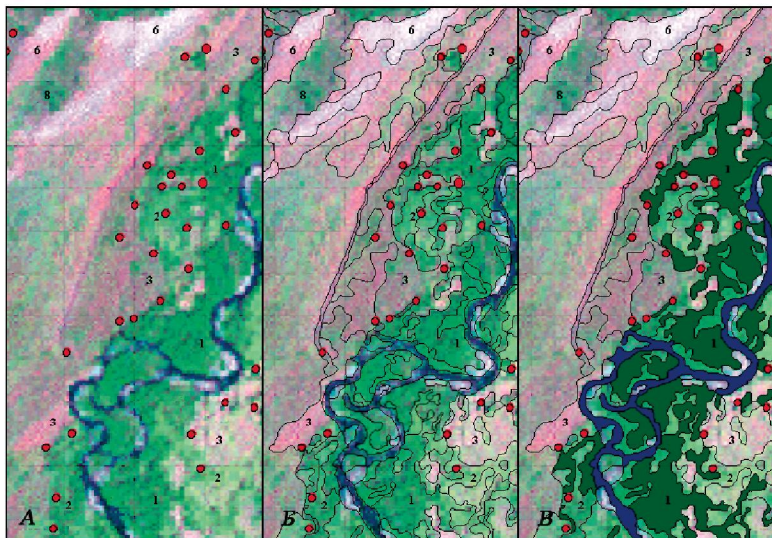


Рис. 5. Последовательность расчета индекса плотности населения *A. trivialis* на модельной площадке в пойме реки Белый Июс (Хакасия, 2005):
 А – совмещение GPS-точек с космическим снимком; Б – выделение угодий;
 В – объединение и идентификация сходных по цвету полигонов



Рис. 5 а. Лесной конёк *Anthus trivialis* в пойме реки Белый Июс (Хакасия, 2005)



Рис. 9. Схема распространения максимального оледенения и внутренних водоемов ледникового происхождения на фоне современных ареалов *A. trivialis* и *A. hodgsoni*.
Схема оледенений приведена по Карте четвертичных оледенений СССР



Рис. 10. Ареалы *A. richardi*, *A. similis*, *A. rufulus*, *A. cinanomeus*, *A. campestris* и *A. godlewskii* в аридной зоне Евразии и Африки.
(Дементьев, Гладков, 1954; Козлова, 1970)



Рис. 14. Дефинитивная окраска оперения ventральной и дорсальной стороны тела трех видов двойников. Слева направо: *A. ricardi*, *A. campestris*, *A. godlewskii*



Рис. 15. Типичная дефинитивная окраска оперения дорсальной стороны тела *A. trivialis* (слева) и *A. hodgsoni* (справа). Прим.: *A. hodgsoni*, расположенный слева, имеет сочетание признаков окраски обоих видов. Серовато-песочный фон верхней части тела и зеленоватый – нижней части. К тому же у этой особи имеет место некоторое развитие рисунка на голове и спинной части тела



Рис. 16. Типичная дефинитивная окраска оперения вентральной стороны тела *A. trivialis* (слева) и *A. hodgsoni* (справа). Те же птицы, что и на рис. 15



Рис. 17. Окраска *A. trivialis* (слева) и *A. hodgsoni* (справа), имеющих признаки обоих видов

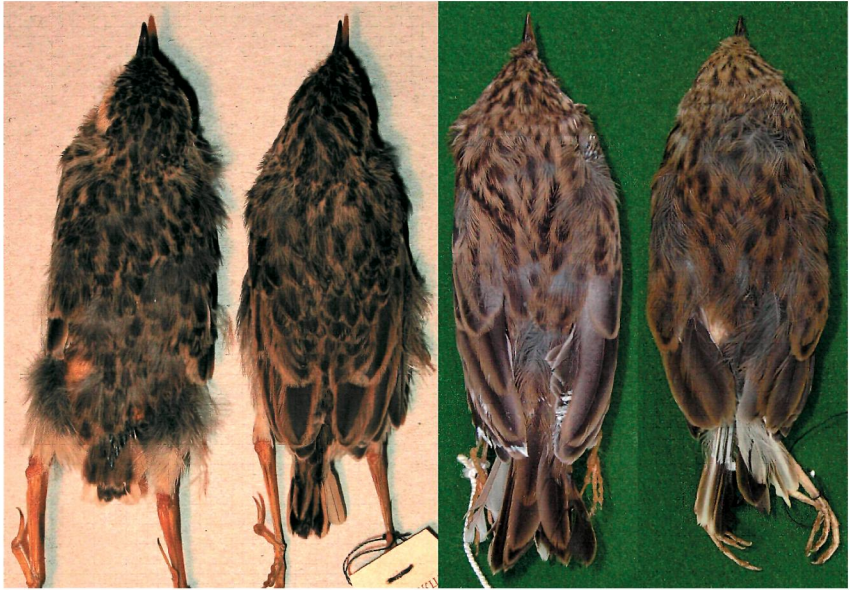


Рис. 18. Окраска оперения дорсальной стороны птенцов слева направо: *A. richardi*, *A. campestris*, *A. trivialis*, *A. hodgsoni*. Возраст около 12-14 суток

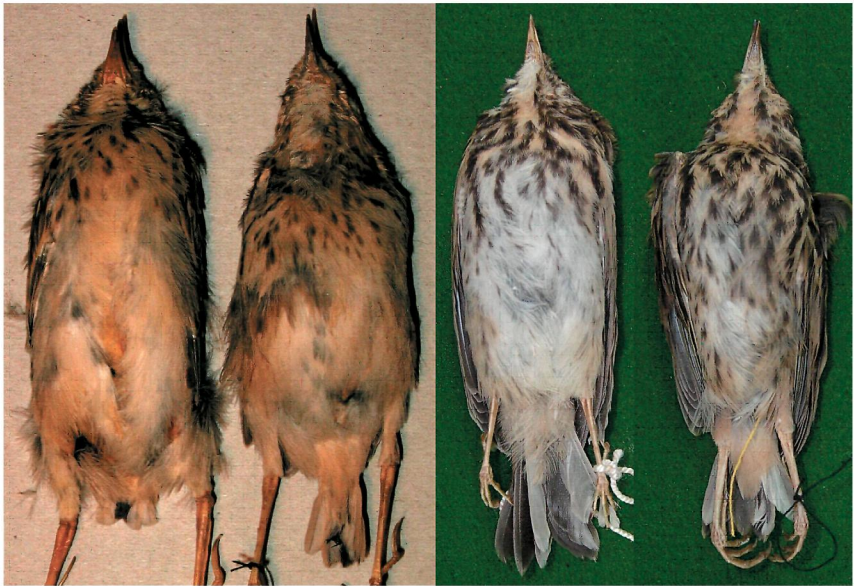


Рис. 19. Те же птицы с вентральной стороны



Рис. 20. Окраска оперения верхней стороны тела молодых особей.
Слева направо: *A. richardi*, *A. godlewskii*, *A. campestris*, *A. trivialis*, *A. hodgsoni*



Рис. 21. Окраска оперения молодых особей в постгнездовом наряде.
Слева направо: *A. richardi*, *A. godlewskii*, *A. campestris*



а



б

Рис. 23. Две цветовые морфы яиц *A. campestris*: а) типичный – голубоватый, цвет фоновой окраски; б) белый, редко встречающийся, вариант



а



б



в



г

Рис. 24. Три кладки *A. richardi* с разным цветовым фоном: а) зеленоватый, б) светло-серый, в) светло-бежевый, г) неполная кладка *A. godlewskii*



а



б



в



г

Рис. 25. Цветовые вариации фоновой окраски яиц *A. godlewskii*: а) серый фон с серым пятнистым рисунком; б) розоватый фон с красновато-коричневым пятнистым рисунком; в) кладка с очень мелким и равномерным крапчатым рисунком; г) полная кладка из трех яиц с разными оттенками основного фона и однотипным пятнистым рисунком



а

б

в

г



д

е

ж

з

Рис. 26. Цветовые вариации окраски яиц *A. trivialis* и *A. hodgsoni*. Красноярский край, Хакасия, 2003-2005 гг.
В верхнем ряду яйца с пятнистым рисунком (а – г), в нижнем – с крапчатым (д – з)

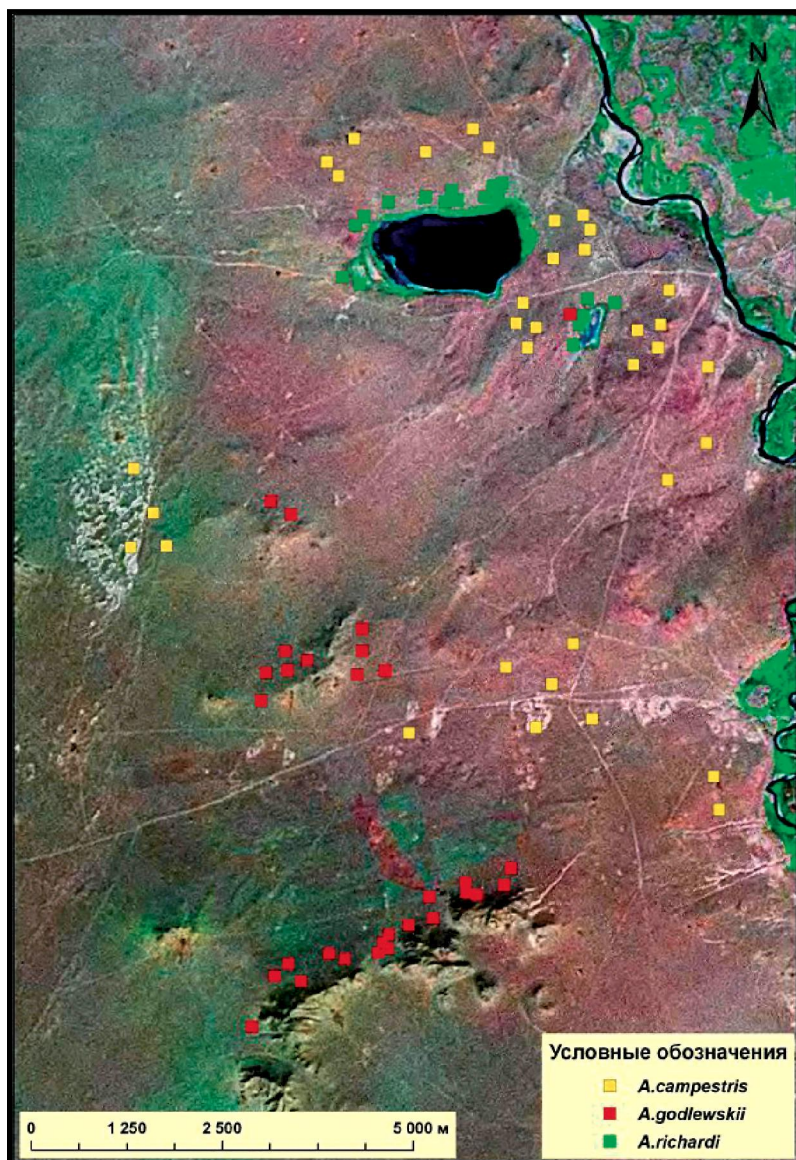


Рис. 40. Схема пространственного распределения *A. richardi*, *A. campestris* и *A. godlewskii* в долине р. Тес-Хем (GPS-данные, нанесенные на снимок Landsat-7). Юго-Восточная Тува, 2007 г.



Рис. 41. Каменисто-щебнистые опустыненные степи с караганой на плакоре – местообитание *A. campestris*. Юго-Восточная Тува. Долина р. Тес-Хем, май, 2005 г



Рис. 41 а. Полевой конёк *A. campestris* Юго-Восточная Тува. Долина р. Тес-Хем, май, 2005 г.



Рис. 42. Злаковые степи на пологих склонах гор – оптимальные местообитания *A. godlewskii* в Убсу-Нурской котловине. Юго-Восточная Тува, май 2005 г.



Рис. 43. Проективное покрытие травянистой растительности в местах обитания *A. godlewskii* (слева) и *A. campestris* (справа). Юго-Восточная Тува, 2005 г.



Рис. 44. Чиевая степь вблизи оз. Дус-Холь – одно из местообитаний *A. richardi* в южной части Тувы. На дальнем плане возвышения с останцевыми скалами – местообитания *A. godlewskii*. Тува, 2007 г.



Рис. 45. Заболоченный участок поймы р. Тес-Хем – типичное местообитание *A. richardi* в Убсу-Нурской котловине. На дальнем плане караганниковая полупустыня – биотоп *A. campestris*. Юго-Восточная Тува, май 2005 г.



Рис. 46. Злаковые мелкодерновинные степи – типичные местообитания *A. campestris* в Ширинской озерно-котловинной степи. Хакасия, май 2004 г.



Рис. 47. Заливные луга в долине р. Енисей – типичные местообитания *A. richardi*. Красноярский край, 2006 г.



Рис. 48. Колквые березовые леса Красноярской лесостепи – типичные местообитания *A. trivialis*. Красноярский край, июнь 2006 г.



Рис. 49. Пойменные заливные луга в сочетании с березово-тополевыми лесами – одно из местообитаний *A. trivialis*. Хакасия, май 2006 г.



Рис. 50. Пойменный еловый лес в сочетании с разнотравными лугами – местообитание *A. hodgsoni*. Долина р. Кутурчин. Красноярский край, 2006 г.



Рис. 51. Хвойно-мелколиственный лес – одно из местообитаний *A. hodgsoni*. Долина р. Кутурчин. Красноярский край, 2006 г.