

Схема, составленная нами на основе сравнительного анализа фурук *Chrysomelinae*, заметно отличается от дендрограммы *Daccordi* [3], созданной на основе биогеографического анализа *Chrysomelinae*. Однако наша схема совпадает с системой, разработанной авторами работы [5] на основе хромосомных чисел, и схемой, основанной на анализе хромосомных формул и типов личинок [4]. Таким образом, с большой долей вероятности можно говорить о близости триб *Chrysomelina* и *Phratorina*, так как, кроме похожих метендостернитов, они имеют одинаковое количество хромосом – $n=17$ [5].

О близости *Gonioctenina* и *Paropsina*, помимо наших исследований, свидетельствуют их идентичные хромосомные формулы: $11+Xy_p$ [4]. Родство *Chrysolinina* и *Entomoscelina* подтверждают близкие хромосомные формулы ($11+Xy_p$ и $12+Xy_p$ соответственно), но автор работы [3] не считает эти группы близкородственными. Большинство авторов считают необходимым выделить тимарх в отдельную трибу, что подтверждают и наши исследования метендостернитов. *Doryphorina*, хотя и имеют сходную с *Chrysolinina* хромосомную формулу, все же стоят особняком от остальных подтриб *Chrysolinini*, в этом убеждают их генетические особенности – высокие значения гетерозиготности, генетический полиморфизм [4].

Следовательно, наше предположение относительно филогенетического родства *Chrysomelinae* подтверждается генетически.

Таким образом, можно предположить, что составленная нами схема филогенетического родства близка к действительности, так как большая ее часть подтверждается исследованиями других авторов, использующих иные подходы и методы.

1. Константинов А.С., Лопатин И.К. // Энтомол. обзор. 1987. Т. LXVI. Сер. 2. С. 247.
2. Crowson R. A. // Trans. R. Ent. Soc. London, 1938. 87. P. 397.
3. Daccordi M. // Proceedings of the Third International Symposium on the Chrysomelidae. Beijing, 1992. P. 60.
4. Petitpierre E. // Biology of Chrysomelidae. 1988. P. 131.
5. Petitpierre E., Segarra C. // First International Symposium on the Chrysomelidae. Held in conjunction with the XVII International Congress of Entomology, August 20–25, 1985. Hamburg, 1985. Vol. 3. P. 403.
6. Snodgrass R. E. // Smithsonian Miscellaneous collections. Washington, 1927. Vol. 80. № 1. P. 9.
7. Verma K. K. // Chrysomelidae Biology. Vol. 1. The Classification, Phylogeny and Genetics. Amsterdam, 1996. P. 317.

Поступила в редакцию 26.12.2000.

Нестерова Оксана Львовна – аспирант кафедры зоологии БГУ. Научный руководитель доктор биологических наук, профессор И.К. Лопатин.

УДК 591.9 + 598.2 (476)

В.В. ГРИЧИК

Зоны контакта и интерградации подвидов птиц на территории Беларуси.

2. ОБЩИЕ ХОРОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ И ОТНОШЕНИЯ СЕВЕРНЫХ И ЮЖНЫХ ФОРМ

Analysis of contact and intergradation zones of bird subspecies in the territory of Belarus reveals 3 major types of their orientation: 1) western – eastern (3–4 species); 2) northern – southern (at least 12 species); 3) south-western–north-eastern (2 species). The paper presents characteristics of phenotype patterns and landscape connections in species of the first group.

Целью работы является анализ хорологических характеристик зон контакта и интерградации подвидов птиц в пределах территории Беларуси с позиций современных представлений о ландшафтогенезе и фауногенезе Европы. Материал и методика исследований охарактеризованы в первой части публикации [1].



Современные представления об истории фауны Средней и Восточной Европы в общих чертах сформировались уже к середине XX ст. [2–6 и др.]. Нет недостатка и в реконструкциях процессов возникновения и становления внутривидовых форм; особенно обширный материал по этим вопросам содержат таксономические ревизии изменчивости политипических видов (напр., [7–10] и др.). Однако в региональном аспекте эти процессы пока не обобщены, поэтому представляет интерес комплексная оценка роли фауногенеза в представлении локальной картины современных ареалов внутривидовых форм.

Резюмируя сказанное ранее [1], можно констатировать, что на территории Беларуси установлено присутствие таксономически дифференцированных популяций не менее чем у 23 политипических видов только из числа гнездящихся (т. е. не считая пролетных и зимующих). Это даже несколько больше, чем на территории смежной Польши [11], площадь которой в 1,5 раза превышает площадь Беларуси. Систематизируя этот материал, мы не сочли возможным использовать информацию лишь по двум видам – серой куропатке, ареалы форм которой трактуются слишком противоречиво, и кулику-сороке, данные по которому пока не документированы необходимым коллекционным материалом. В итоге были выявлены следующие закономерности.

I. Ориентация проходящих по территории Беларуси зон контакта или интерградации ряда подвидов в определенной мере совпадает. Это утверждение с уверенностью можно подтвердить на примере не менее 15 видов, причем с хорологической точки зрения их можно разделить на три группы:

1. Виды, у которых таксономически разграничиваются популяции северной и южной частей территории Беларуси (желтая трясогузка, варакушка, тростниковая овсянка, возможно, серый сорокопут).

2. Виды, у которых границы зон интерградации либо контакта подвидов ориентированы в направлении с севера на юг (отчасти с отклонением к юго-западу или юго-востоку), отделяя популяции западной части Беларуси от более восточных (канюк, глухарь, зимородок, трехпалый дятел, поползень, обыкновенная овсянка, менее явно – зеленый дятел, галка, сорока, возможно, тетеревиный). В большинстве случаев граница подвидов проходит приблизительно по долготе западных границ Минской области, у некоторых (зимородок, обыкновенная овсянка) смещена на 150 – 200 км к востоку либо (трехпалый дятел, поползень) отклоняется к востоку в южной части Беларуси.

3. Виды, у которых граница зон контакта подвидов ориентирована в направлении юг – северо-восток и отделяет лишь популяции, не выходящие за пределы Гомельской и Могилевской областей (хохлатый жаворонок, серый сорокопут, возможно, также варакушка).

II. Некоторые виды, хотя и представлены на территории Беларуси одним подвидом, в части популяций проявляют некоторые признаки других подвидов, ареалы которых лежат за пределами республики. При этом реальная картина изменчивости может выражаться в двух вариантах.

1. В популяции, в целом относящейся к одному подвиду, отмечается присутствие отдельных особей, фенотипически соответствующих диагнозу другого подвида (возможно, мигрирующих из его границ в рамках дисперсии). В этой ситуации можно говорить лишь о намечающихся в таких популяциях признаках интерградации подвидов вследствие некоторого потока генов (большой пестрый дятел, малый пестрый дятел, хохлатая синица).

2. По мере приближения к ареалу соседнего подвида у большей части популяции начинают проявляться отдельные «переходные» признаки, ка-

сающиеся размеров или тональности окраски; картина изменчивости в этих случаях приобретает характер клины (рябчик, белоспинный дятел, весничка).

Объяснение этим закономерностям следует искать, очевидно, исходя из двух групп факторов: во-первых, экологических связей тех или иных форм в первую очередь с определенными типами ландшафтов и, во-вторых, истории регионального фауногенеза, событий последних геологических эпох – голоцена и верхнего плейстоцена, начиная от времени Рисс-Вюрмского межледниковья и последовавшего за ним последнего, Вюрмского, оледенения, после которого вслед за отступающей к северу границей ледника на территории средней полосы Восточной Европы происходило изменение климатических условий, определявшее смену зональных и интразональных ландшафтных комплексов. Именно в голоцене происходило формирование современных ареалов практически всех контактирующих на территории Беларуси подвидов.

Учитывая очевидную связь фауногенетических процессов с глобальными изменениями ландшафтов в антропогене, можно отметить следующее.

1. Три вида, разные подвиды которых населяют северную и южную половины Беларуси (желтая трясогузка, варакушка, тростниковая овсянка), приурочены к интразональным ландшафтам (болота, поймы, берега водоемов).

2. Типичные лесные и экотонально-лесные виды в перечне составляют 14 видов, причем у всех их границы контакта подвидов в той или иной мере ориентированы в меридиональном направлении.

3. Для обоих подвидов, ограниченных юго-востоком Беларуси (*Galerida cristata tenuirostris*, *Lanius excubitor homeyeri*), характерна приуроченность к открытым или пересеченным сухим ландшафтам остепненного облика.

Особенно интересным представляется выявление специфики ландшафтно-биотопической приуроченности подвидов одного вида в зонах их контакта. Однако и каждый установленный факт отсутствия такой специфики представляет определенный интерес и требует интерпретации. Кроме того, сама картина распределения фенотипов, наблюдаемая в зонах контакта подвидов, может, на наш взгляд, дать ценную информацию для понимания причин ее формирования.

В свете сказанного представляется необходимым более подробно рассмотреть ряд конкретных ситуаций каждого из названных в данной работе хорологических типов.

Зоны контакта северных и южных форм

Для двух случаев этой группы объективная картина в региональном масштабе нами выяснена достаточно объективно.

Желтая трясогузка (*Motacilla flava* L.). Два подвида этого вида, гнездящиеся в Беларуси, распространены симпатрично. Типовая средневропейская форма *M. f. flava* L., 1758 гнездится по всей территории; ее ареал на север простирается до Балтийского моря и Ленинградской области. Северо-европейский подвид *M. f. thunbergi* Billb., 1828 распространен на юг до широты г. Минска [12].

Специфика биотопических отношений в обширной зоне перекрытия гнездовых ареалов этих двух форм создает своеобразную ситуацию, не позволяющую трактовать эту зону в качестве переходной в общепринятом смысле. Дело в том, что в ряде регионов совместного обитания этих подвидов отмечены факты их биотопического викариата – полного либо частичного [12–14]. Особенно явственно викариат проявляется в ландшафтах верховых болот, на которых гнездятся большей частью особи фенотипа *M. f. thunbergi*. При этом речные поймы и луга в тех же районах бывают заселены *M. f. flava*. Подобная ситуация могла бы свидетельствовать в пользу

видовой обособленности этих форм, если бы нашлись доказательства отсутствия либо крайней ограниченности их гибридизации. Решение этого вопроса прямым наблюдением невозможно из-за отсутствия отличий между самками двух названных подвидов, так как их диагностика основана на особенностях окраски оперения взрослых самцов.

Для оценки уровня гибридизации *M. f. flava* и *M. f. thunbergi* нами принят сравнительный анализ дискретного полиморфизма выборок *M. f. thunbergi* из двух частей ареала – из зоны, населенной «чистыми» популяциями этой формы, и из зоны симпатричного обитания с *M. f. flava*. Часть результатов представлена в табл. 1. Перечисленные признаки в разной степени характерны для двух подвидов: три первых характеризуют *M. f. flava*, два последних свойственны *M. f. thunbergi*. Обращает внимание явно большая частота встречаемости трех первых признаков в симпатричных с *M. f. flava* популяциях *M. f. thunbergi*. Поскольку в общей картине феноекографии полиморфизма желтых трясогузок не прослеживаются какие-либо закономерности изменения частоты перечисленных фенотипов в меридиональном направлении, их высокую частоту в симпатричных популяциях *M. f. thunbergi* можно объяснить только устойчивой гибридизацией с *M. f. flava*. Этот вывод свидетельствует о конспецифичности *M. f. flava* и *M. f. thunbergi* и подтверждает трактовку этих форм в качестве подвидов.

Таблица 1

Фенотипический состав популяций *Motacilla flava thunbergi* в разных частях ареала

Признак фенотипа	Частота в выборке, $p \pm Sp$	
	Аллопатричные <i>M. f. flava</i> популяции (Мурманская, Архангельская, Вологодская обл., Карелия), $n = 60$	Симпатричные <i>M. f. flava</i> популяции (Ленинградская, Калужская, Смоленская обл., север Беларуси), $n = 77$
Белая надглазничная полоса		
полная	0,30±0,059	0,53±0,057
частичная	0,17±0,048	0,20±0,046
Белый подбородок	0,36±0,062	0,50±0,057
«Ожерелье» из бурых перьев вокруг зоба	0,54±0,064	0,45±0,057
Вариант В2 в рисунке 5-й пары рулевых перьев (См. [15])	0,60±0,063	0,31±0,053

Тростниковая овсянка (*Emberiza schoeniclus* L.). Для таксономического обозначения тростниковых овсянок, обитающих в Беларуси, разными авторами ([16–21] и др.) использовано не менее пяти подвидовых имен – *E. sch. schoeniclus* L., 1758, *E. sch. tschusii* Reiser, 1898, *E. sch. ukrainae* Zar., 1895, *E. sch. goplanae* Dom., 1918, *E. sch. wotiakorum* Port., 1960. Этот факт, хотя и связан отчасти с разницей концептуальных подходов разных исследователей, все же свидетельствует о достаточно высоком уровне изменчивости данного вида на территории Беларуси.

С целью выяснения локальных особенностей изменчивости вида проведен специальный сбор материалов в ряде районов республики (25 экземпляров), а также исследованы фондовые коллекции Зоологического музея БГУ (60 экземпляров) и Зоологического музея МГУ (12 экземпляров) по этому виду. Для статистической обработки отобранная часть этого материала – взрослые самцы, добытые в гнездовое время, сгруппирована в четыре совокупности выборок. При морфометрическом исследовании измерялись: длина крыла (A), длина хвоста (C), длина клюва от края рамфотеки (R), высота клюва (HR). Рассчитывался хвост-крыловой индекс (C/A). В сравнительном плане оценивались особенности окраски следующих партий оперения (у птиц, собранных в мае – июне): основной окраски спины; рисунка спины; основной окраски надхвостья; окраски и испещренности груди и боков. Морфометрические характеристики исследованных выборок по наиболее значимым признакам представлены в табл. 2.

Таблица 2

**Морфометрические характеристики популяций тростниковых овсянок
(*Emberiza schoeniclus*) Беларуси (взрослые самцы)**

Область	n	C/A $\bar{x} \pm Sx$	R: $\bar{x} \pm Sx$	HR: $\bar{x} \pm Sx$
Витебская	10	80,25±1,032	7,00±0,141	5,02±0,144
Минская	13	81,00±1,032	7,24±0,165	5,50±0,182
Брестская	18	79,08±0,992	7,55±0,120	5,43±0,141
Гомельская	33	80,82±0,623	7,45±0,135	5,78±0,069

Особенно значимы для диагностики подвидов тростниковой овсянки размер и пропорции клюва. Как видно из табл. 2, именно этот признак дает статистически значимые различия у исследованных популяций. Приведенные цифры в общем укладываются в схему изменчивости вида, представленную Л.А. Портенко [17]. Все популяции, населяющие территорию Беларуси, относятся к так называемой северной группе подвидов, однако на юге и юго-востоке республики у них наблюдается закономерное клинальное увеличение мощности клюва. Отчасти согласуются с этой схемой и закономерности изменения окраски оперения, в частности, отмечается географически аналогичная картина изменения окраски надхвостья (на фоне широкой амплитуды индивидуальных колебаний).

Исходя из сказанного, таксономическая принадлежность популяций юга и юго-востока Беларуси (к югу от линии Пинск – Солигорск – Жлобин) не вызывает сомнений. Эти популяции должны относиться к подвиду *E. sch. ukraineae* Zar., что согласуется с мнением практически всех специалистов, ревидировавших эту группу. Гораздо сложнее ситуация с более северными популяциями. После опубликования сводки «Птицы Советского Союза» [19] в литературе ([20–23] и др.) широко укоренилось представление о принадлежности тростниковых овсянок средней и северной Беларуси к типовому подвиду *E. sch. schoeniclus* L., в такой интерпретации распространенному вплоть до севера Скандинавии. Однако овсянки северной (лесотундровой) части ареала крайне своеобразны – мелкие, чрезвычайно тонкокклювы, темноокрашены, с интенсивно заштрихованными боками и надхвостьем. Эти признаки несвойственны птицам, гнездящимся в Беларуси, хотя экземпляры такого фенотипа встречаются у нас во время пролетов и изредка задерживаются на время гнездования, но не размножаются. Свидетельством этому служит, в частности, экземпляр (самец), добытый нами 17.05.2000 в Березовском районе Брестской области, обладающий всеми названными признаками северных популяций ($A - 75$ мм; $C - 59$; $R - 9,5$; $HR - 4,8$ мм), но явно не участвующий в размножении (размеры семенников $1,3 \times 1,2$ мм, обилие подкожного жира). (Местные тростниковые овсянки в это время уже насиживали кладки и кормили птенцов.) Еще три самца, добытых в этот же день, имели семенники размером $9,5-9,8 \times 6,5-8,5$ мм. Сходные экземпляры имеются и в коллекции Зоологического музея БГУ (из Брестской и Гомельской областей).

Видимо, наличие в коллекциях таких особей, в действительности не относящихся к местным гнездящимся популяциям, и стало отчасти причиной сформировавшегося у некоторых систематиков представления о чрезвычайно широком ареале подобных фенотипов. Поэтому нам представляется более адекватно отражающей ситуацию точка зрения Л.А. Портенко [17, 18], соотносившего имя *E. sch. schoeniclus* только с популяциями северной окраины ареала (в пределах Европы), а промежуточные звенья клины между этой формой и *E. sch. ukraineae* обозначившего самостоятельными именами *E. sch. goplanae* Dom. (западные популяции) и *E. sch. wotiaorum* Port. (восточные популяции). В общем сходная интерпретация, также адекватная реальной картине распределения фенотипов, но с иным номенклатурным решением была предложена Г.П. Дементьевым [24], обозначившим окраин-

ные североευропейские популяции именем *E. sch. septentrionalis* Brehm, 1931, а более южные (переходные к *E. sch. ukraineae*) отнесшим к типовому подвиду.

Можно согласиться с мнением Л.А. Портенко [17], что подвиды тростниковых овсянок, населяющие среднюю полосу и север Европы, являются формами автохтонного формирования, а их морфологические отличия (в первую очередь в размерах и пропорциях клюва) обусловлены различиями в экологии, в частности, особенностями пищи и приемов ее добывания [25]. В пользу этого свидетельствует и клинальный характер изменчивости с широкими переходными зонами между подвидами. Биотопическое разграничение фенотипов в зонах интерградации, подобное таковому у желтых трясогузок, здесь, видимо, отсутствует. Спектр гнездовых биотопов тростниковой овсянки на территории Беларуси чрезвычайно широк – от зарослей тростника по берегам водоемов до мезотрофных участков верховых болот [20, 26].

Фрагментарность опубликованных данных и недостаток коллекционного материала не позволяют сколько-нибудь детально исследовать изменчивость еще двух видов – серого сорокопуга (*Lanius excubitor* L.) и варакушки (*Luscinia svecica* L.) [1], в отношении которых можно говорить о сходной картине распределения внутривидовых форм. Кроме того, к числу таксономически дифференцированных видов, связанных с открытыми и полукрытыми болотными ландшафтами и имеющих сходным образом ориентированные ареалы подвидов, относятся два вида неворобьиных птиц – белая куропатка (*Lagopus lagopus* L.) и золотистая ржанка (*Pluvialis apricaria* L.). Правда, зоны контакта их подвидов отстоят на 200–400 км к северу от границ Беларуси.

Белая куропатка на нашей территории (Витебская область, север Минской и Могилевской областей) представлена подвидом *L. l. rossicus* Sebebr., 1926. Эта форма ограничена средней полосой Восточной Европы, живет на верховых болотах, а в регионе от северной Прибалтики до бассейна нижней Камы замещается типовым подвидом *L. l. lagopus* L., 1758. Гнездящаяся же на верховых болотах севера Беларуси, Прибалтики и северной Германии южная форма золотистой ржанки *P. a. altifrons* Brehm, 1831 к северу от Финского залива сменяется типовой *P. a. apricaria* L., 1758. Правда, реальность подвида *altifrons* в свое время отрицалась на том основании, что его отличия в окраске оперения пластичны и обусловлены гнездованием до завершения предбрачной линьки (хотя реальность самих отличий не ставилась под сомнение) [27]. В настоящее время подвидовой статус *P. a. altifrons* Brehm, 1831 (= *P. a. oreophilus* Meinerzh., 1921) признан многими европейскими систематиками [28, 29]. На восток ареал этой формы простирается, видимо, не далее Ленинградской области.

Таким образом, выделяется группа подвидов (*Lagopus lagopus rossicus*, *Pluvialis apricaria altifrons*, *Motacilla flava thunbergi*, *Emberiza schoeniclus schoeniclus sensu Portenko*, 1928, 1960 = *E. sch. septentrionalis sensu Dementjev*, 1937), обладающих определенным сходством ареалов (север Европы в пределах лесной зоны), схожестью гнездовых биотопов (верховые болота либо болота и заболоченные участки разных типов), но различающихся широтной приуроченностью ареалов и характером контактов с географически викарирующими формами того же вида. В первых двух случаях имеются зоны контакта с более северными формами, населяющими тундру и лесотундру (*L. l. lagopus* и *P. a. apricaria*), в двух других – с более южными, живущими в интразональных ландшафтах (*M. f. flava* и переходными к *E. sch. ukraineae*).

Естественно предположить, что сходства ареалов и ландшафтно-биотопической приуроченности названных форм могут указывать на общ-

ность их происхождения в рамках фауногенеза Средней и Восточной Европы. До сих пор в орнитологической и зоогеографической литературе попыток исследования истории этой группы форм в комплексе, насколько известно, не предпринималось. Авторы же частных таксономических ревизий и филогенетических реконструкций порою приходили к прямо противоположным выводам. Особого анализа, на наш взгляд, заслуживают утверждения о некоторых формах этой группы как мигрировавших из других регионов.

Так, в свое время [30] было высказано предположение о формировании североευропейской формы желтой трясогузки *M. f. thunbergi* в Восточной Азии с ее последующей экспансией на запад. Косвенно эту версию позже поддержал Л.С. Степанян [22, 23], объединив *M. f. thunbergi* с северосибирской *M. f. plexa* Th.-Bangs, 1914 в один подвид. Однако, как уже было показано нами [31], форма *thunbergi* филогенетически далека от комплекса восточно- и северо-сибирских подвидов. Кратко аргументировать это можно:

1) принадлежностью *thunbergi* к европейской группе форм с резко выраженным половым диморфизмом, тогда как сибирские подвиды (в том числе и *plexa*) характеризуются вторичным половым мономорфизмом при некоторых отличиях и в ювенильных нарядах. Это позволяет говорить о независимой эволюции обсуждаемых форм в разных направлениях [9];

2) различными регионами зимовок *thunbergi* и сибирских форм: первой – в Африке, вторых – в Юго-Восточной Азии [32, 33].

Правда, сам характер отношений *thunbergi* и типового подвида в зоне контакта явно свидетельствует в пользу вторичности этого контакта, притом что обе формы относятся к европейской группе подвидов (не только в географическом, но и в филогенетическом смысле). Это дает основание говорить о принадлежности *M. f. flava* и *M. f. thunbergi* к разным волнам экспансии (расселения); интерпретация этого явления будет дана в конце настоящей работы.

Что касается обитающего в Беларуси подвида белой куропатки *L. l. rossicus*, то специалистами-систематиками версий о миграционном происхождении его современного ареала, насколько известно, никогда не высказывалось. Тем более неожиданным прозвучало такое утверждение (без какой-либо аргументации) в контексте попытки реконструкции общей истории авифауны Беларуси. Во избежание недоразумений процитируем его полностью: «...белая куропатка, которая до сих пор обитает на верховых болотах в северной половине Беларуси, пришла сюда не с севера, а с юга. Раньше ее ареал простирался на Украине до побережья Черного моря, где она с наступлением потепления постепенно вымерла. А на севере Европы обитает другой подвид, распространившийся из азиатской тундры. Поэтому подвид белой куропатки в Беларуси (подчеркнуто нами. – В. Г.) является реликтом ледникового периода» [34]. Из цитаты явствует, что речь идет не о виде как таковом, а именно о живущем у нас подвиде белой куропатки.

С данным утверждением никак нельзя согласиться по ряду причин:

1. Поскольку, согласно палеонтологическим данным, дифференциация видов рода *Lagopus* завершилась лишь к среднему плейстоцену [8, 35], а в период последнего оледенения виды этого рода были распространены в числе прочего и в перигляциальных ландшафтах и начиная с раннего голоцена наблюдалось резкое сокращение их ареалов [35], послеледниковое расселение каких-то популяций с территории Сибири на территорию, уже заселенную этим видом, представляется крайне маловероятным. По крайней мере на юге современной территории Беларуси белые куропатки жили и в период максимума Валдайского оледенения.

2. Та куропатка, ареал которой «простирался на Украине до побережья Черного моря» [34], никак не была подвидом *L. l. rossicus*. Во-первых, пото-

му, что, по палеонтологическим данным [36 и др.], она была заметно крупнее современных европейских белых куропаток и, во-вторых, смещения ареалов любых популяций вследствие глобальных изменений климата и ландшафтов, как правило, сопровождаются изменением адаптивных свойств, а следовательно, генетических и фенотипических особенностей этих популяций. В этих условиях сохранение неизменными подвидовых признаков крайне маловероятно.

Гораздо логичнее, на наш взгляд, предположить, что дифференциация *L. l. rossicus* и *L. l. lagopus* происходила в голоцене на основе местных европейских популяций этого вида, широко расселявшихся в Европе сразу после отступления ледника [35]. В пользу этого факта говорит и сравнительно слабый современный уровень дифференцированности этих форм, и отсутствие, по существу, четкой географической границы между ними.

Таким образом, анализ биогеографических, экологических и фенотипических явлений в зонах контакта внутривидовых форм позволяет получить комплекс дополнительных фактов для реконструкции как эволюции тех или иных систематических групп, так и фауногенеза в конкретных регионах.

1. Гричик В. В. // Вестн. Белорус. ун-та. Сер. 2. 2000. № 2. С. 49.
2. Серебровский П. В. // Животный мир СССР. М.; Л., 1937. Т. 1. С. 124.
3. Он же // Изв. АН СССР. Сер. мат. и ест. наук. 1937. № 4. С. 1185.
4. Станчинский В. В. // Изв. Геогр. ин-та. 1922. Вып. 3. С. 3.
5. Штерман Б. К. // Фауна СССР. Птицы. М.; Л., 1938. Т. 1. Вып. 2.
6. Blondel J. // The EBCC Atlas of European Breeding Birds. London, 1997. P. CXXII–CXXVI.
7. Sachtleben H. // Anz. Orn. Ges. Bayern. 1920. Bd. 1. S. 20.
8. Потапов Р. Л. // Фауна СССР. Птицы. Л., 1985. Т. 3. Вып. 1. С. 1.
9. Ильяшенко Ю. В. // Тез. докл. XVIII Междунар. орнитол. конгресса. М., 1982. С. 166.
10. Kelm H., Eck S. // Zool. Abhandl. Staatl. Mus. Tierk. Dresden, 1986. Bd. 42. № 1. S. 1.
11. Tomialojc L. Ptaki Polski. Warszawa, 1990.
12. Гричик В. В. // Вестн. Белорус. ун-та. Сер. 2. 1990. № 2. С. 26.
13. Бианки В. Л. // Ежегодник Зоол. музея Импер. Академии наук. 1910. Т. 15. № 1. С. 75.
14. Кумари Э. В. // Орнитология. 1965. Вып. 7. С. 36.
15. Гричик В. В. // Вестн. Белорус. ун-та. Сер. 2. 1992. № 2. С. 36.
16. Zedlitz O. // J. Ornithol. 1917. Jg. 65. Bd. 2. S. 278.
17. Портенко Л. А. // Ежегодник Зоол. музея АН СССР. 1928. Т. 29. С. 37.
18. Портенко Л. А. Птицы СССР (Определитель по фауне СССР). М.; Л., 1960. Ч. 4.
19. Спангенберг Е. П., Судилковская А. М. Птицы Советского Союза. М., 1954.
- Т. 5.
20. Федюшин А. В., Долбик М. С. Птицы Белоруссии. Мн., 1967.
21. Alex U. // Zool. Abhandl. Staatl. Mus. Tierk. Dresden, 1994. Bd. 48. № 1. S. 139.
22. Степанян Л. С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Воробьинообразные. М., 1978.
23. Степанян Л. С. Конспект орнитологической фауны СССР. М., 1990.
24. Деметьев Г. П. Полный определитель птиц СССР. М.; Л., 1937. Т. 4.
25. Штерман Б. К. // Зоол. журнал. 1948. Т. 27. Вып. 3. С. 241.
26. Ivanovsky W., Kuzmenko V. // Ornithol. Mitteil. Jg. 52. H. 6-7. 2000. S. 208.
27. Козлова Е. В. // Фауна СССР: Птицы. М.; Л., 1961. Т. 2. Вып. 1. Ч. 2. С. 98.
28. Wolters M. E. // Bonn. Zool. Beitr. 1974. Bd. 25. № 4. S. 42.
29. Howard R., More A. A complete Checklist of the Birds of the World. London, 1994.
30. Svensson S. // Fagelvarld. 1963. 22. P. 161.
31. Гричик В. В. // Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф. Мн., 1991. Ч. 1. С. 64.
32. Лебедева М. И. // Орнитология. М., 1968. Вып. 9. С. 270.
33. McClure H. E. Migration and survival of the birds of Asia. Bangkok, 1974.
34. Никифоров М. Е. // Тез. докл. 8-й Зоол. науч. конф. Мн., 1999. С. 7.
35. Tyrberth T. // Cour. Forsch. Inst. Senckenberg. 1995. 181. P. 275.
36. Марисова И. В. // Орнитология. М., 1974. Вып. 11. С. 334.

Поступила в редакцию 27.12.2000.

Гричик Василий Витальевич – кандидат биологических наук, доцент кафедры общей экологии БГУ.



This document has been edited with Infix PDF Editor - free for non-commercial use.

To remove this notice, visit: www.iceni.com/unlock.htm