

Т Р У Д Ы
УРАЛЬСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Выпуск 2

СВЕРДЛОВСК,
1959

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

*Н. С. Тураев (отв. редактор), Н. К. Дексбах,
Н. В. Тимофеев-Ресовский, С. С. Шварц.*

ВИДООБРАЗОВАНИЕ В ЦЕПИ ПОДВИДОВ НАСТОЯЩИХ ЧАЕК ГРУППЫ СЕРЕБРИСТАЯ—ХОХОТУНЬЯ—КЛУША

Н. В. Тимофеев-Ресовский и Е. Штреземан

(Лаборатория Биофизики УФАН, Свердловск)

1. Введение

Видообразование является, как известно, весьма существенным этапом эволюционного процесса, с которого практически прекращается перемешивание и нивелировка начальных стадий филогенетической дивергенции. Полностью, или почти полностью, биологически изолированные в природных условиях формы (приобретшие таким образом видовое значение) могут заселять общий ареал, вступать в межвидовую конкуренцию, осваивать новые экологические ниши, усложнять и специализировать условия отбора, в связи с этим далее повышать уровень дифференцировки (Гексли, 1942; Добжанский, 1940, 1951; Майр, 1948; Тимофеев-Ресовский, 1939, 1940, 1958; Четвериков, 1926; Шмальгаузен, 1946).

В связи с развитием экспериментальной генетики и учения о микроэволюционных процессах разработаны уже достаточно точные представления о целом ряде возможных механизмов видообразования (Бауер и Тимофеев-Ресовский, 1943; Добжанский, 1937, 1940, 1951; Тимофеев-Ресовский, 1939, 1940, 1958). В то же время, однако, среди огромного материала систематики и зоогеографии имеется еще сравнительно очень немного достаточно хорошо и детально изученных случаев, на которых можно было бы показать конкретные пути видообразования, осуществляющиеся в природе у тех или иных групп животных. Объясняется это совершенно недостаточной изученностью деталей внутривидовой систематики, зоогеографии и экологии даже хорошо известных массовых видов, неразработанностью соответствующих методов исследования и, наконец, все еще недостаточной осведомленностью большинства полевых и музейных зоологов в современных областях экспериментальной генетики, популяционной генетики, динамики популяций и учения о микроэволюции. Хотя уже со времен Ч. Дарвина географическая изменчивость считается основным путем видообразования, но и в этой области даже у наилучше изученных групп животных (таких как птицы) собрано еще очень мало материала, показывающего переходы от географических подвидов к видам. Почти единственным примером «рождения» вида из географических рас служит нахождение двух разных подвидов большой синицы в пределах частично общего ареала в Приамурье (Ренш, 1933; Штегман, 1930—31), но и этот пример требует пересмотра в связи с давно уже назревшей необходимостью новой, монографической ревизии всей группы больших синиц.

Более двадцати лет тому назад Б. К. Штегман, при монографическом изучении группы настоящих чаек, установил наличие постепенных переходов между соседними подвидами кругополярной цепи форм серебристой чайки, хохотуны и клуши; на этом основании им было предложено объединить несколько видов в один вид серебристых чаек (Штегман, 1934). Подробно изученная Б. К. Штегманом группа чаек представляет большой интерес в связи с изучением начальных стадий видообразования; с этой точки зрения около 10 лет тому назад нами и была рассмотрена географическая изменчивость чаек (Штреземан и Тимофеев-Ресовский, 1947). В основном нами был использован опромный материал ряда работ и монографий (Бента, 1923; Блазиуса, 1865—66; Брувера, 1928—37; Бруха, 1853—57; Гёте, 1927; Двайта, 1919—25; Куэ, 1862—74; Лёнберга, 1919—33; Майо, 1940; Мейнертцхагена, 1935; Рихтера, 1938; Саундерса, 1879; Шлегеля, 1863; Штегмана, 1930—38; Юнге, 1934), а также относительно небольшой собственный материал и наблюдения. В настоящей работе весь комплекс вопросов, связанных с географической изменчивостью чаек из группы серебристых, хохотуний и клуш, еще раз подвергается обсуждению; он до сих пор не разрешен, и его решение, в связи с географическим положением наиболее сложных и запутанных частей общего ареала распространения этих чаек, является в основном задачей советских орнитологов.

2. Подвиды серебристой чайки, хохотуны и клуши

На материале из Европы Линнеем (1758) был описан вид *Larus fuscus* L., Понтопиданом (1763) *Larus argentatus* Pontopp и Палласом (1811) вид *Larus cachinnans* Pall.; затем Вьельо (1820) описал из Арктической Америки вид *Larus leucopterus* Viell, а Лоренс (1854) описал из Калифорнии вид *Larus californicus* Lawr. После этого, во второй половине девятнадцатого и в начале двадцатого веков, целым рядом исследователей было описано большое количество чаек, близких к пяти вышеупомянутым видам; часть этих новых форм описывалась соответствующими авторами в качестве новых видов, другие же описывались, как подвиды уже существующих видов. В 1925 году Дж. Двайт опубликовал весьма обширную и подробную монографию семейства чаек. В пределах интересующей нас группы форм он сохранил упомянутые вначале пять видов, сведя остальные в синонимику или придав им подвидовое значение. Виды *Larus cachinnans* Pall., *L. leucopterus* Viell. и *L. californicus* Lawr. по Дж. Двайту монотипичные, а в двух других он различает по несколько подвидов: у *Larus fuscus* L.—подвиды *fuscus* L., *affinis* Reinh., *taiyrensis* Buturl. и *atlantis* Dwight., а у *Larus argentatus* Pontopp — подвиды *argentatus* Pontopp., *smithsonianus* Coues, *vegae* Palmen и *thayeri* Brooks. Таким образом, Дж. Двайт разделяет всю интересующую нас группу чаек на 11 форм.

Принципиально новое было внесено в систематику этих чаек Б. К. Штегманом (1934). Его первоклассная монография основана на тщательном изучении всего опромного материала из мировой литературы и весьма обширных коллекций отечественных музеев. Сравнительное изучение систематики и зоогеографии настоящих чаек позволило Б. К. Штегману прежде всего сократить число видов, а также выяснить характер взаимоотношений между различными географическими формами. В интересующей нас группе (11 вышеупомянутых видов и подвидов Дж. Двайта) Б. К. Штегман различает 18 подвидов; при этом наиболее интересным является то обстоятельство, что 17 из них явно связаны постепенными переходами или гибридными зонами друг с другом. Поэ-

тому, и так как все 18 форм образуют сложную цепь географически вибрирующих подвидов, Б. К. Штегман объединяет их в один вид, оставляя в качестве видowego названия *Larus argentatus* Pontopp. Б. К. Штегман, однако, подчеркивает, что в районе Балтики и Северного моря одновременно встречаются типичные серебристые чайки и клуши, не образуя переходов и почти не давая гибридов в природе.

Мы не будем здесь давать подробное описание всех интересующих нас форм; детальные описания имеются в превосходных монографиях Дж. Двайта (1925) и Б. К. Штегмана (1934), в которых приведены также весьма точные рисунки важнейших признаков и данные по их изменчивости. На основании сравнительного изучения литературных данных и собственного опыта мы принимаем все 18 подвидов Б. К. Штегмана, прибавляя к ним еще два *omissus* Pleske и *armenicus* Buturl., с нашей точки зрения, незаслуженно сведенные Б. К. Штегманом в синонимы.

На рис. 1 приведена сильно схематизированная карта циркумполярного распространения всех 20 принимаемых нами подвидов. Общий суммарный ареал распространения всех этих форм образует замкнутое циркумполярное кольцо, от которого в Евразии отходят на юг полукольца на Дальнем Востоке, в Западной Сибири и в Средиземноморье; в Калифорнии изолированным пятном расположен ареал *Larus californicus*. Начнем рассмотрение из Балтийского моря на запад. В районах Балтийского, Баренцова и Белого морей распространен подвид *argentatus* Pontopp.; на западе он постепенно переходит в подвид *argenteus* Brehm, распространенный в Норвегии, Северной Франции и на Британских островах, доходя до Исландии; еще далее на запад также постепенно он переходит в подвид *smithsonianus* Coues, распространенный в бореальной части Сев. Америки (включая Аляску), за исключением Арктических побережий и островов. У Арктических побережий Америки, в Гудзоновом заливе и на Востоке моря Бофорта распространен подвид *thayeri* Brooks, связанный с *smithsonianus* постепенными переходами, а на северо-восток, в свою очередь, постепенно переходящий в *leucopterus* Viell, населяющий всю Гренландию и восток земли Баффина. Оторванно от южной границы ареала *smithsonianus*, на западе Северной Америки расположен ареал *californicus* Lawr.; этот последний подвид резко отличается морфологически и не образует переходов к остальным. В районе Берингова пролива *smithsonianus* переходит в подвид *vegae* Palmen, населяющий северо-восточную оконечность Сибири примерно от Анадыря до Чаунской губы; далее на запад он переходит в подвид *birulae* Pleske, населяющий побережье и низовья рек на запад до восточного берега Таймыра, включая Новосибирские острова и восточные побережья Северной Земли; далее на запад эта форма переходит в подвид *taimyrensis* Buturl, населяющий Таймыр, Енисейскую губу и доходящий на запад до Обской губы, а на юг распространенный далеко вглубь северной и западной Сибири; на северо-западе, в Обской губе *taimyrensis* переходит в подвид *antelius* Iredale, распространенный по побережью и островам на запад до полуострова Канина (а, возможно, и до озера Имандра на Кольском полуострове). Вышеперечисленные подвиды образуют замкнутое и концами, по-видимому, даже несколько трансгредирующее (в области Белого моря) циркумполярное кольцо. Далеко заходящий по внутренним водоемам подвид *taimyrensis* образует на юго-востоке своего ареала переходы к населяющему юго-восточный Алтай, Туву, Прибайкалье и Северную Монголию подвиду *mongolicus* Suschk (возможно выходящему на восток к океану); на юго-западе *taimyrensis* переходит в подвид *cachinnans* Pall., распространенный от юго-западной Сибири до восточных берегов Каспия и низовьев Волги. На запад отсю-

да *cachinnans* постепенно переходит в слабо отличающийся подвид *ponticus* Stegm., населяющий западный берег Каспийского моря, побережья Азовского и Черного морей; внутренние водоемы Закавказья и Малой Азии населены подвидом *argenicus* Buturl.; по долинам Днестра и

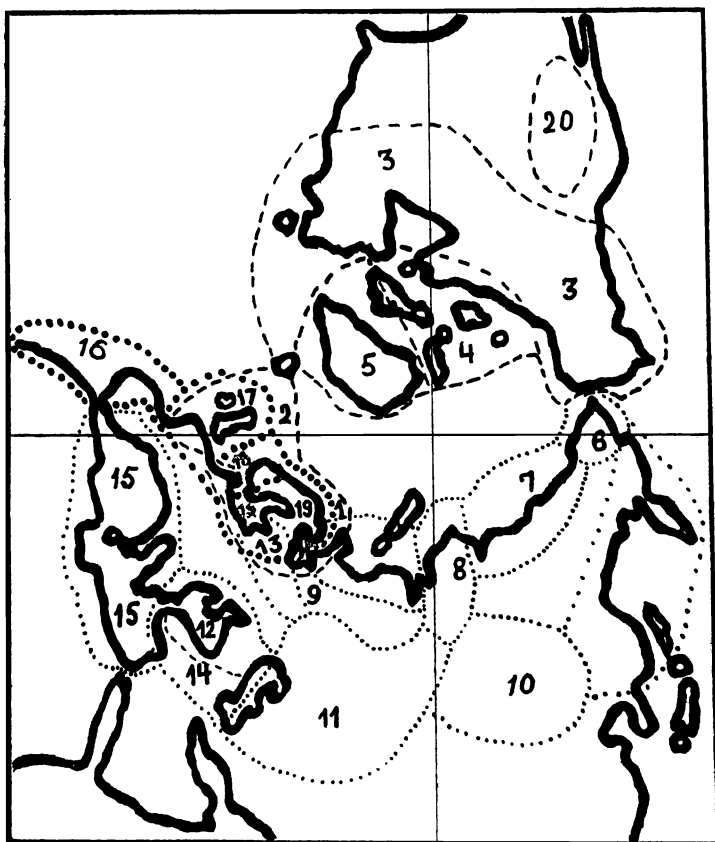


Рис. 1. Схематическое изображение географического распространения двадцати подвидов настоящих чаек.

1—*argentatus*, 2—*argenteus*, 3—*smithsonianus*, 4—*thayeri*, 5—*leucopterus*, 6—*vegae*, 7—*birulae*, 8—*taimyrensis*, 9—*antelius*, 10—*mongolicus*, 11—*cachinnans*, 12—*ponticus*, 13—*omissus*, 14—*armenicus*, 15—*michahellesi*, 16—*atlantis*, 17—*britannicus*, 18—*intermedius*, 19—*fuscus*, 20—*californicus*.

Дона *ponticus* связан переходами с подвидом *omissus* Pleske, населяющим восточную Прибалтику; на западе *ponticus* переходит в подвид *michahellesi* Bruch., распространенный во всем Средиземноморье и на крайнем западе, в районе Гибралтара, Северного Марокко и южной Испании, переходящий в подвид *atlantis* Dwight., населяющий Атлантические побережья Марокко и Португалии, а также острова Азорские, Мадейру, Канарские и Зеленого Мыса. На север от ареала *atlantis* имеется, по-видимому, перерыв в гнездовом ареале этих чаек (в районе Бискайского залива), а еще далее на Север, на побережье Франции и Британских островов гнездится подвид *britannicus* Lowe; далее на восток, на побережьях Голландии, северо-западной Германии, Дании, южной Норвегии и юго-западной Швеции гнездится подвид *intermedius* Schiol., типично переходный от *britannicus* к гнездящемуся далее на

восток подвиду *fuscus* L., населяющему побережья Балтийского моря (за исключением крайнего запада), Швецию, северное побережье Норвегии, Финляндию, Карелию, Кольский полуостров и западное побережье Белого моря. Таким образом, ареалы *fuscus* и *argentatus* почти совпадают, а также между ареалами *britannicus* и *intermedius*, с одной стороны, и *argenteus*, с другой, наблюдается весьма сильная трансгрессия;

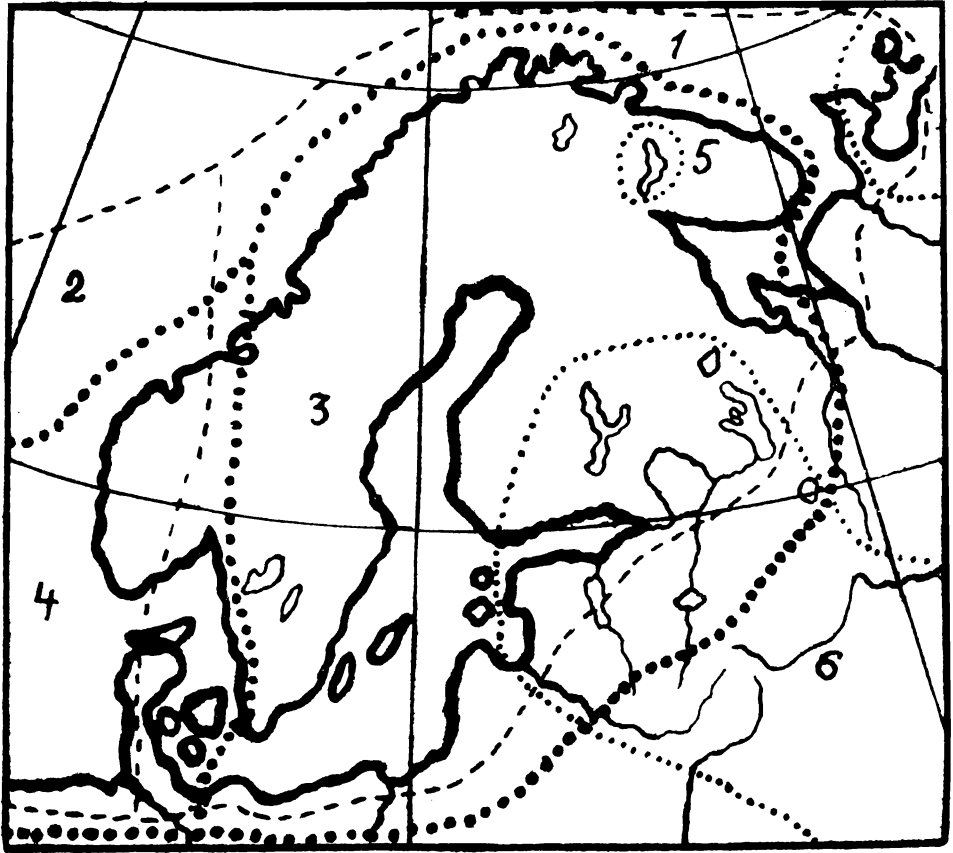


Рис. 2. Распространении шести подвидов чаек в балтийско-беломорском районе. 1—*argentinaus*, 2—*argenteus*, 3—*fuscus*, 4—*intermedius*, 5—*antelius*, 6—*omissus*.

при этом между формами *britannicus*, *intermedius* и *fuscus*, с одной стороны и *argentatus* и *argenteus*, с другой, в природных условиях практически не происходит гибридизации. Кроме того, в общий ареал всех этих форм с юга заходит подвид *omissus*, а с северо-востока *antelius*, также не образуя гибридных популяций. Наконец, следует упомянуть, что на побережьях Дальнего Востока, от Анадыря на юг до Северной Кореи (а может быть и вглубь материка через Маньчжурию) гнездуют еще точно не описанные формы чаек, которые возможно образуют переходы от *vegae* к *mongolicus*.

Таким образом, все вышеперечисленные подвиды, за исключением *californicus*, образуют цепи связанных переходами друг с другом, географически викарирующих форм; небольшой разрыв гнездовых ареалов возможно, наблюдается лишь между *atlantis* и *britannicus*. Все эти 19 подвидов образуют, следовательно, связанную переходами цепь форм, что и привело Б. К. Штермана к объединению их в один вид. В районах

Балтийского и Белого морей крайние звенья этих цепей связанных друг с другом форм (*argentatus* и *fuscus*, а возможно также *omissus* и *antelius*) встречаются в общем ареале и ведут себя, как разные виды, практически не образуя помесей в природных условиях. На рис. 2, в более крупном масштабе изображены трансгрессии ареалов шести подвидов, образующих конечные звенья цепей связанных друг с другом форм.

Ранее уже упоминалось, что мы не собираемся давать здесь подробное морфологическое описание интересующих нас форм, но небезынтересно сопоставить некоторые альтернативные или легко поддающиеся количественной градации признаки у всех форм вышеописанной цепи подвидов. Такое сопоставление в схематичной форме приведено в табл. 1. В этой таблице приводятся: общие размеры тела (разбитые на 4 класса по возрастающей величине от 1 до 4), окраска ног (разбитая на 2 альтернативных класса розовых и желтых), окраска мантии у взрослых птиц (разбитая по Штегману на 2 альтернативных класса: сизый или серо-голубой и шиферный или серобурой окраски, с возрастающими степенями интенсивности от 1 до 6 у первой и от 1 до 7 у второй), окраска головы у взрослых в зимнем наряде (разбитая на 3 класса: темный, светлый и белый) и окраска молоди (темная, средняя или светлая).

Из табл. 1 видно следующее. По размерам тела подвиды группы *argentatus* принадлежат к средним или мелким формам; самым крупным из них является подвид *smithsonianus*, а самыми мелкими (в противоречии с правилом Бергмана) полярные подвиды *thayeri* и *leucopterus*. Мелкой формой является и *Larus californicus*. При переходе от *smithsonianus* к *vegae* размеры тела резко возрастают, и все подвиды группы *sachinnans* являются наиболее крупными. От *michahellesi* к *atlantis* размеры снова падают, и подвиды группы *fuscus* являются средними или мелкими. Важное систематическое значение придается часто окраске ног у чаек; у интересующих нас форм она может быть либо розово-красной, либо желто-оливковой. У всех подвидов от *argentatus* на запад до *vegae* ноги розового цвета, за исключением *californicus*, у которой ноги оливковожелтые; у подвидов *birulae*, *taimyrensis* и *mongolicus* встречаются экземпляры, как с розовыми, так и с желтыми ногами, причем наибольший процент розовых ног наблюдается у *birulae*; все остальные подвиды из групп *sachinnans* и *fuscus* имеют желтые ноги. В северо-восточной Азии мы имеем, таким образом, постепенный переход от популяций с розовыми ногами через смешанные к популяциям с желтым цветом ног. Особенно характерным полевым признаком чаек является окраска мантии взрослых особей. У всей группы *argentatus* и у *Larus californicus* мантия имеет сизый (серо-голубой) цвет; у всех подвидов группы *sachinnans* (начиная с *vegae*) и группы *fuscus* окраска мантии шиферная (серо-бурая); на это альтернативное различие в окраске впервые ясно указал Б. К. Штегман (1934). По интенсивности серо-голубой окраски мантии подвиды группы *argentatus* располагаются в убывающей серии через *argenteus*, *smithsonianus* и *thayeri* до почти чисто белой *leucopterus*; *Larus californicus* обладает очень темной мантией. Начиная с подвида *vegae*, все остальные формы имеют серо-бурю мантию, которая темнеет от *birulae* через *taimyrensis* до *antelius*, а затем через *mongolicus* светлеет, давая на юге самые светлые подвиды *sachinnans* и *ponticus* (а также *omissus*); затем, начиная с *atlantis*, идет быстрое потемнение на север, достигающее наибольшей интенсивности у *fuscus*, самого темного из всех подвидов. В отношении окраски мантии мы имеем, следовательно, две области наиболее светлых форм: в Арктической Америке (для сизой мантии) и в Понтокаспийской области (для шиферной мантии); наиболее темные формы обоих типов, помимо *californicus*, сконцентрированы в Бал-

тийско-Беломорском районе. Окраска головы в зимнем наряде может быть белой или же в разной степени темнеть от наличия серо-бурых полосок и пятен; у группы *argentatus* голова темная, так же, как у *californicus*, светлая лишь у *leucopterus*; от *vegae* на запад и юг начинается посветление, и у всех подвидов от *sachinnans* до *michahellesi* голова белая; у остальных подвидов, начиная с *atlantis*, голова окрашена, но светлее, чем у группы *argentatus*. Юношеский наряд может быть разбит на 3 класса: темный, средний и светлый. У подвидов группы *argentatus* юношеский наряд темный, но несколько светлеет через *thayeri* к *leucopterus*; он очень темный у *californicus*; от *vegae* юношеский наряд резко светлеет у подвидов группы *sachinnans*, будучи наиболее светлым у понтотаспийских и средиземноморских форм; у *atlantis* юношеский наряд заметно темнеет, будучи наиболее темным у трех последних подвидов группы *fuscus*.

Кроме перечисленных в таблице признаков, у разных подвидов варьирует окраска маховых и хвостовых перьев; эти систематически важные признаки подробно описаны и изображены на рисунках в монографиях Дж. Двайта (1925) и Б. К. Штегмана (1934).

Из табл. 1 ясно видно, что перечисленные в ней морфологические признаки не случайно комбинируются у разных подвидов, а показывают ряд географических закономерностей и градиций. Размеры тела, от относительно мелких форм группы *argentatus*, резко увеличиваются при переходе с Американского на Азиатский материк; достигают наибольшей величины у монгольских и понтотаспийских форм (за исключением относительно мелкой *argenicus*), опять падают в западном средиземноморье, достигая наименьшей величины у подвида *fuscus*. В северо-восточной Азии розовая окраска ног постепенно заменяется желтой, без образования переходных окрасок, а путем постепенного повышения до 100% частоты экземпляров с желтыми ногами. В районе Берингова пролива сизая окраска мантии типичных серебристых чаек Атлантики и северной Америки сменяется шиферной окраской, характерной для групп *sachinnans* и *fuscus*; наиболее светлые формы сизой мантии обитают в арктической Америке, а шиферной — в понтотаспийской области. В тех же районах наблюдается посветление головы в зимнем перье и юношеского наряда. Такой же, в общем, закономерности следует и интенсивность окраски маховых и хвостовых перьев.

Рассмотрение географической изменчивости признаков подтверждает общий зоогеографический вывод Б. К. Штегмана о тесной связи между всеми формами интересующих нас групп настоящих чаек. Особое положение, как по оторванности гнездового ареала, так и по комбинации морфологических признаков (выпадающей из рамок общих географических закономерностей для остальных форм) занимают калифорнийские чайки.

3. Вопрос о видах в вышеописанной группе форм настоящих чаек

В результате детального рассмотрения систематики и зоогеографии *Larus argentatus* Pontopp., *L. leucopterus* Viell, *L. californicus* Lawr., *L. sachinnans* Pall. и *L. fuscus* L. возникает вопрос о рациональном подразделении всех этих форм на виды, трудный как с формально-таксономической точки зрения, так и по существу.

В настоящее время может быть дано следующее достаточно точное и строгое определение понятия вида у половых перекрестно оплодотворяющихся организмов: видом является такая совокупность морфофизиологически сходных, обладающих общими признаками (однако не идентич-

ных) индивидов, а также географически или экологически викарирующих популяций и рас, которые в природных условиях скрещиваются и частично перемешиваются (поскольку это допускают территориально-механические барьеры), образуя гибридные или морфологически переходные популяции, но обладают в природных условиях практически полной биологической изоляцией от других таких же видов (Бауер и Тимофеев-Ресовский, 1943; Дожбанский, 1939, 1940, 1951; Майр, 1948; Тимофеев-Ресовский, 1938, 1940, 1958):

Под это определение подходит и большинство вышеописанных форм чаек. Исходя из определения вида, близкого к вышеприведенному, Б. К. Штегман в своей монографии объединил пять принятых Дж. Двайтом видов в один, сохранив за ним видовое название *Larus argentatus* Pontopp. (1763).

Однако, точка зрения Б. К. Штегмана может вызвать несколько возражений. На первое чисто формальное возражение указал в свое время Мейнертсхаген (1935); оно сводится к тому, что по правилам приоритета за всей группой следует сохранить Линнеевское имя *Larus fuscus* L. (1758). Второе возражение касается калифорнийских чаек; их гнездовой ареал расположен изолированно, и они не образуют переходов к другим подвидам. Из табл. 1 видно, что и по морфологическим признакам они стоят особняком, не следуя географическим закономерностям и градиентам в изменчивости остальных подвигов. Эту форму следует поэтому сохранить в качестве особого вида *Larus californicus* Lawr. Далее можно, по-видимому, сделать несколько чисто номенклатурных замечаний. Мы в данной работе целиком приняли подвидовые названия, признанные Б. К. Штегманом в его монографии (1934), но как указали еще Майо (1940) и Деметьев (1941), подвидовые названия *leucopterus* Viell, *antelius* Iredale и *britannicus* Lowe, по-видимому, следует заменить названиями *glaucoides* Meyer, *heuglini* Bree и *graelisii* Brehm соответственно; разрешение этих номенклатурных вопросов следует, однако, предоставить будущей новой монографической ревизии группы настоящих чаек. Наконец, последнее возражение или, вернее, осложнение возникает в связи с трансгрессией ареалов *argentatus*, *fuscus*, *omissus* и, может быть, *antelius* в Балтийско-Беломорском районе, которая была подчеркнута Б. К. Штегманом. Так как в районе этой трансгрессии (рис. 2) не образуется в природных условиях переходных или гибридных популяций, то можно считать, что серебристые чайки, клуши и хохотуны ведут себя здесь, как «хорошие виды». В связи с этим возникает вопрос о том, в какой мере является целесообразным и закономерным объединение всех этих форм в один вид.

Если же, с другой стороны, сохранится за серебристыми чайками, клушами и хохотунами видовое значение, то возникают весьма серьезные затруднения в разграничении этих видов. Действительно, их разграничение в Балтийско-Беломорском районе просто и однозначно; но, как выше было описано, все 19 подвигов образуют сложную географическую цепь форм, постепенно переходящих друг в друга. Наиболее ясной границей является существующий, по-видимому, реально разрыв между гнездовыми ареалами подвигов *atlantis* и *britannicus*, между которыми относительно редко наблюдаются гибриды и переходные особи (Майо, 1940); такой крупный знаток чаек, как Дж. Двайт, вполне определенно относил однако подвид *atlantis* к виду *Larus fuscus* L. Так как хиатус между *atlantis* и *britannicus* все же больше, чем между *michahellesi* и *atlantis*, то к виду *Larus fuscus* L. можно отнести подвиды *fuscus* L., *intermedius* Schiöl и *britannicus* Lowe. Значительно труднее разграничение серебристой чайки от хохотуны. Многие систематики считали важным признаком

окраску ног; но, как мы видели, подвиды *birulae*, *taimyrensis* и *mongolicus* диморфны по этому признаку. Можно было бы к виду серебристых чаек относить все подвиды от *argentatus* до *birulae* включительно, так как, начиная с подвида *taimyrensis*, ряд форм группы *cachinnans* приобретает новое экологическое свойство — способность заселять внутренние водоемы; но эта особенность свойственна и подвиду *smithsonianus*, населяющему всю область Великих Озер, а близкие к *cachinnans* подвиды *michaellesi* и *atlantis* являются типичными формами морских побережий. Поэтому единственно возможным было бы провести разделение между серебристыми чайками и хохотуньями по Берингову проливу и морю, между подвидами *smithsonianus* и *vegae*; помимо удобства границы между континентами здесь происходит смена в окраске мантии от серо-голубой (типичной для серебристых чаек) на серо-бурую (типичную для хохотунь и клуш). Но, конечно, и эта граница весьма условна.

Из чисто практических соображений следовало бы сохранить, если не все три вида, то хотя бы виды *Larus fuscus* L. и *Larus argentatus* Pontopp. Мы считаем, таким образом, что рассмотренные выше 20 подвигов следует вновь разделить на три вида — *Larus californicus* Lawr., *L. fuscus* L. и *L. argentatus* Pontopp., а может быть выделить из последнего и восстановить *L. cachinnans* Pall. При этом совершенно сознательно подчеркивается выражение «из чисто практических соображений». Совершенно ясно, что в данном случае мы имеем дело с видами *in statu nascendi*, и все подвиды (кроме калифорнийских чаек) образуют цепь, тесно связанных друг с другом переходами форм. Разделение всех форм серебристых чаек, клуш и хохотуней на два или три вида имело бы, по нашему мнению, практическое значение в двух отношениях. Во-первых, это внесло бы более стройную иерархию в многообразие форм этих чаек, занимающих огромный и весьма своеобразный ареал. Во-вторых, это подчеркнуло бы значение дальнейшего точного изучения всей этой сложной системы подвигов и сконцентрировало бы внимание исследователей на наиболее интересных районах: Беломорско-Балтийском, Бискайско-Гибралтарском, Западной Сибири и Дальнем Востоке. Особенно важно разобраться детально и точно во взаимоотношениях групп *argentatus* и *cachinnans* с систематической, зоогеографической и эколого-генетической точек зрения; в частности, остается не выясненным вопрос о взаимоотношениях между подвидами *argentatus* и *omissus*. Это является в основном задачей советских орнитологов.

4. Заключение

Вышеописанная группа из 19 подвигов образует, таким образом, сложную цепь связанных друг с другом переходами и географически викарирующих форм. Естественно возникает вопрос о начальных и конечных звеньях этой сложной цепи форм и о ее центре происхождения.

Конечные звенья выделяются довольно ясно на основании как морфофизиологических признаков, так и эколого-зоогеографических отношений: это подвиды *fuscus*, *argentatus*, *omissus* и *antelius*, встречающиеся в Балтийско-Беломорском районе. Но началом или исходным звеном всей цепи форм можно формально считать самые различные подвиды. Можно, например, считать исходным звеном *argentatus* и от него продвигаться на запад (так, как мы это делали выше при обзоре форм) в Северную Америку, оттуда через Азию возвращаться опять в район Прибалтики или Северной Атлантики (считая, что от подвида *taimyrensis* произошла трифуркация к *antelius*, через *cachinnans* к *omissus* и через *michaellesi* и *atlantis* к *fuscus*. Но, принимая во внимание геологическую историю северо-западной Сибири, северной Европы и северо-восточной

Америки в ледниковое и послеледниковое время, такая гипотеза представляется весьма мало вероятной. Еще менее вероятен обратный путь, от *antelius*, *omissus* или *fuscus* на восток или юго-восток; при этом становятся совершенно непонятными взаимоотношения всех явно конечных звеньев цепи форм в Балтийско-Беломорском районе. По-видимому, надо исходить из совершенно других предположений. Еще Гейр (1938) совершенно правильно указал, что предки современных подвидов (несомненно значительно менее дифференцированные на группы) этих чаек занимали уже в доледниковое время, по-видимому, весьма обширный и почти циркумполярный ареал. С наступлением ледникового периода они должны были быть вытеснены из обширного центра оледенения, простиравшегося от восточной Америки через северную Европу до северо-западной Сибири. С другой стороны, уже П. П. Сушкин (1922, 1925), а затем Б. К. Штегман (1932, 1934) показали, что существовавшая в районе Берингова моря и свободная от оледенения суша, названная ими Берингией, играла существенную роль в формировании современных фаунистических и флористических типов; там, в частности, лежал центр происхождения и расселения таёжной флоры и орнитофауны. Весьма возможно, что и центром ледникового и послеледникового формообразования и расселения интересующей нас группы чаек лежал там же, т. е. на стыке ареалов современных подвидов *vegae* и *smithsonianus*. Отсюда в межледниковую и послеледниковую эпохи шло сложное вторичное расселение этих чаек, с одной стороны, на восток через Америку в северную Атлантику, а с другой стороны, и на запад по северным побережьям Сибири до Баренцова моря, с ответвлением в средней и западной Сибири на юг форм, экологически приспособившихся к гнездованию на внутренних водоемах и, в свою очередь, продвигаясь на запад по средиземноморской подобласти, достигших Атлантического океана. Такое представление значительно вероятнее, а сложная история западной Сибири и северной Европы в ледниковую и в начале послеледниковой эпох объясняет чрезвычайную сложность формообразовательных процессов и явное разделение на несколько цепей форм в западной половине Северной Палеарктики. Это представление о генетических взаимоотношениях подвидов схематически изображено на рис. 3.

Своеобразная структура (циркумполярная цепь форм с разветвлениями в западной Евразии) и огромная площадь всего ареала интересующих нас чаек, при чрезвычайном разнообразии географо-экологических условий в разных его частях, создают идеальные условия для видообразования на пути географической изменчивости. Огромное число индивидов расселявшихся и заселивших это громадное и разнообразное по условиям пространство благоприятствовали эволюционно исторической реализации большого числа различных генетических потенций этой группы организмов. Кольцевая форма циркумполярного ареала легко позволяет встретиться различным географически дифференцированным подвидам, успевшим в процессе своего расселения и дифференцировки приобрести целый ряд морфологических, физиологических и экологических различий. В нашем случае такая встреча форм произошла в Беломорско-Балтийском районе и в северной Атлантике, где подвиды серебристых чаек, клуш, а, может быть, и хохотуний (в других местах цепи форм свободно скрещивающихся и образующих постепенные переходы) оказались в природных условиях биологически совершенно изолированными друг от друга. Биологическая изоляция этих подвидов основана на экологических и физиологических различиях, в особенности, по-видимому, тех, которые касаются биологии воспроизведения (условий и сроков гнездования); но изоляция не достигла еще, собственно, генетической, вызывающей ве-

жизнеспособность или бесплодие гибридов (Тимофеев-Ресовский, 1939, 1940, 1958). Это видно из того, что в редких случаях и в особых условиях в природе, а иногда так же в неволе, наблюдается появление вполне жизнеспособных и плодовитых гибридов даже между наиболее отличающимися подвидами *argentatus* и *fuscus* (Брувер, 1928—37; Вандоббен, 1931; Гете, 1937; Ленберг, 1919—33; Майо, 1940; Рихтер, 1938; Юнге, 1934).

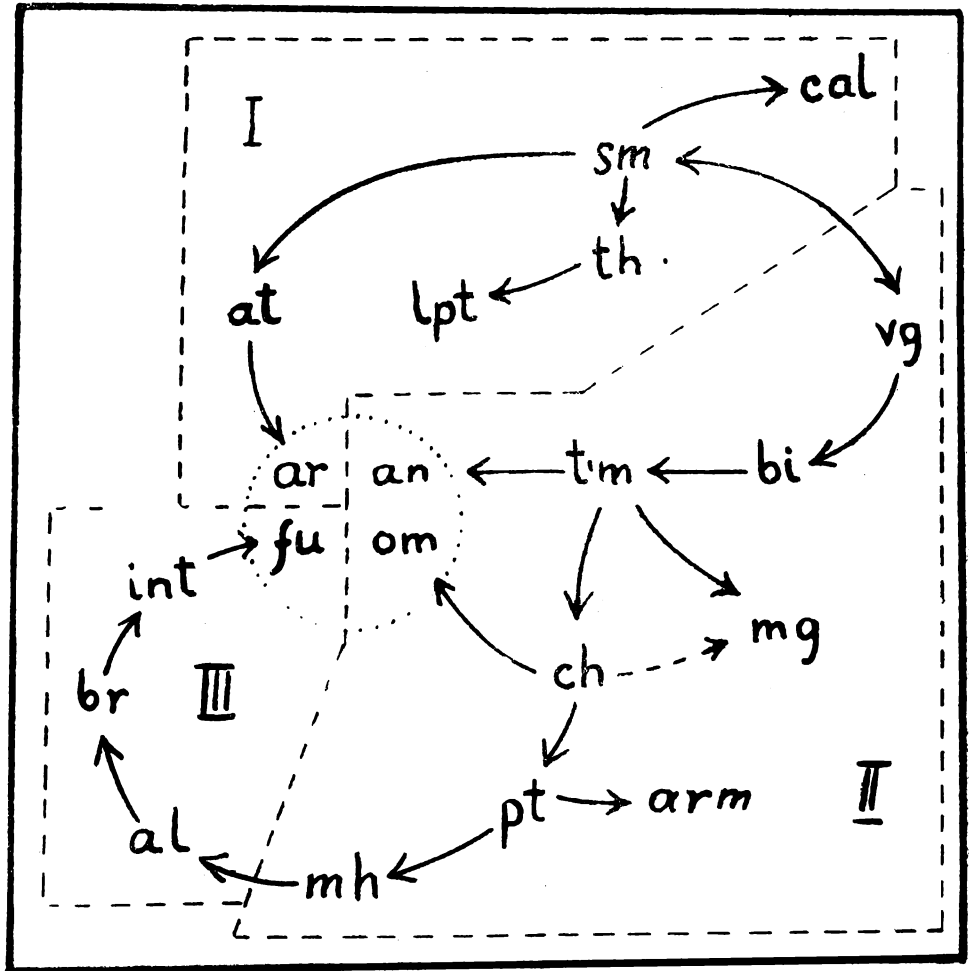


Рис. 3. Схема генетических отношений между двадцатью подвидами настоящих чаек.

Чрезвычайно интересной и важной задачей дальнейших орнитологических исследований должно явиться тщательное изучение феногеографии, экологии и гибридизации различных форм этих чаек в зоогеографически наиболее важных, узловых пунктах ареала их распространения. Кольцевой ареал распространения этих чаек создает исключительно благоприятные условия для изучения видообразования через географическую изменчивость. Накопленный до сих пор материал и описанная выше схема его интерпретации являются, конечно, совершенно предварительными; лишь дальнейшее накопление большого нового материала, его точный анализ, проводимый с учетом основной проблематики, и создание в будущем новой монографической ревизии всех интересующих нас цепей под-

видов даст возможность построить окончательную схему процессов формообразования в этой группе чаек.

Наряду с дальнейшим точным изучением вышеописанных групп чаек, чрезвычайно важно подыскивать дальнейший материал, благоприятный для исследования вопроса о географическом видообразовании. Особенно удобными для этих целей являются те цепи географически викарирующих форм, которые в сумме образуют ареалы более или менее кольцевой формы; это не обязательно циркумполярные группы форм, но также, например, формы, расселенные вокруг Средиземного моря или вокруг центрально-азиатских пустынь. В случаях кольцевого ареала почти неизбежна встреча географически наиболее изолированных подвидов. Но сходная ситуация, т. е. встреча географически и экологически в течение долгого времени изолированных форм может осуществляться и иными путями; например, в результате вторичной конъюнкции дизъюнктивных ареалов, заселения территории из разных центров расселения, повторной иммиграции в изолированные области (например, на острова) через большие промежутки времени и т. д. В некоторых случаях встреча форм в течение долгого времени бывших изолированными друг от друга может осуществиться и другими путями, связанными с географической и экологической историей вида. У нас, в центральной и восточной Палеарктике, несомненно, имеется много подходящих групп форм и географических районов для подобного рода исследований; особенно благоприятным материалом, благодаря относительно хорошей изученности, являются птицы, а особенно интересными районами представляются фаунистически молодые (в результате незакончившейся еще послеледниковой реконструкции фауны) районы средней части Северной Палеарктики, а также геоморфологически, географически и экологически чрезвычайно сложный и интересный комплекс горных цепей, ограничивающих с запада и севера центральную Азию. Наша средняя Азия, благодаря пестроте ее современной орнитофауны (слагающейся из компонентов различных фаунистических типов), также, по-видимому, таит в себе еще очень много интересного (Мензбир, 1912; Штегман, 1938).

В табл. 2, в качестве совершенно сырых и предварительных примеров приведено несколько случаев среди палеарктических видов птиц, в которых, судя по литературным данным, имеются намеки на географическую трансгрессию подвидовых ареалов, без образования в природных условиях заметного числа гибридов или переходных популяций. Конечно, эти предварительные намеки требуют тщательной проверки со стороны специалистов по соответствующим группам птиц; весьма вероятно, что специалисты-орнитологи могут указать и еще целый ряд столь же интересных случаев. Нам хочется здесь лишь подчеркнуть настоятельную необходимость и важность тщательного, проводимого на большом материале по своему плану и с применением разнообразных методов, (морфологический и географический анализ признаков, проведение экологических наблюдений и, в особенности, изучение биологии размножения) исследования становления видов в процессах географического формообразования.

5. Итоги

1. Дается краткое описание географического распространения (рис. 1) и сравнительно—морфологической характеристики (табл. 1) 20 подвидов настоящих чаек из группы серебристых, хохотуний и клуш.

2. Девятнадцать подвидов географически викарируют и образуют сложную, разветвляющуюся циркумполярную цепь связанных переходами друг с другом форм. Конечные звенья этой цепи форм встречаются в Бал-

Т а б л и ц а 2.

Некоторые виды птиц, для которых в литературе имеются указания о значительной трансгрессии ареалов различных подвидов, без заметной гибридизации

Виды и подвиды:	Область совместного обитания подвидов:	Различия в стадах подвидов:	Ссылки на литературу:
<i>Gavia arctica viridigularis</i> Dwight и <i>G. a. pacifica</i> Lawr.	От Индигирки до Анадыря.	—	Дементьев, 1936 (З. Ж.).
<i>Falco gyrfalco altaicus</i> Menzb. и <i>F. g. saceroides</i> Menzb.	Алтай, Тарбагатай, Саяны, Центр. Тянь-Шань.	—	Дементьев, 1933 (А.); 1936 (З. Ж.), Зарудный, 1911 (О. В.).
<i>Falco gyrfalco saceroides</i> Menzb. и <i>F. g. jugger</i> Gray.	Туркестан.	—	Дементьев, 1933 (А.), 1936 (З. Ж.) Зарудный, 1911 (О. В.).
<i>Caprimulgus europaeus</i> Zarusnyi Hart. и <i>C. e. unwini</i> Hume.	Тарбагатай, Сев. Монголия.	Первый преимущественно в горах, второй — на равнине	Дементьев, 1936 (З. Ж.), Козлова, 1930 (Птицы Забайкалья), Сушкин, 1925 (Птицы Алтая).
<i>Dryobates major tenuirostris</i> Buturl. и <i>D. m. transcaucasicus</i> Buturl.	Закавказье.	—	Бутурлин, 1910 (О. В.), Дементьев, 1936 (З. Ж.) Зарудный, 1923 (Изв. Турк. Отд. Р. Геогр. общ.).
<i>Dryobates major leptorhynchus</i> Sev. и <i>D. m. tianshanicus</i> Buturl.	Центр. Тянь-Шань.	—	Бутурлин, 1910 (О. В.); Дементьев, 1936 (З. Ж.); Зарудный, 1923 (Изв. Турк. О. Р. Геогр. общ.).
<i>Corvus corax ruficollis</i> Lesson и <i>C. c. subcorax</i> Sev.	С-З Туркестан.	—	Дементьев, 1936 (З. Ж.)
<i>Pica pica bactriana</i> Br. и P. p. hemileucoptera Stegm.	Таджикистан.	Первый на равнине, второй — в горах.	Дементьев, 1936 (З. Ж.) Иванов, 1940 (Птицы Таджикистана). Штегман, 1927 (Е. З. М.).
<i>Aldaia arvensis cinerascens</i> Ehmke, <i>A. a. inconspicua</i> Sev. и <i>A. a. guttata</i> Brooks.	Туркестан, Таджикистан.	Первый на равнине, второй — в горах, третий в высокогорье.	Дементьев, 1936 (З. Ж.), Иванов, 1940 (Птицы Тадж.), Промптов, 1940 (Птицы), Штегман, 1934 (О.).

<i>Calandrella pispoletta</i> pispoletta Pall. u <i>C. p. leucophaea</i> Sev.	Тугестан, Сыр-Дарья,	Первый в полынных степях, второй — на такырах.	Дементьев, 1936 (З. Ж.), Иванов, 1940 (Птицы Тадж.), Промптов, 1940 (Птицы). Штегман, 1934 (О.).
<i>Motacilla alba dukhunensis</i> Sykes u <i>M. a. personata</i> Gould.	Верховья Оби и Иртыша, С.-З. Алтай.	По-видимому, разные станции.	Дементьев, 1936 (З. Ж.), Залесский, 1931 (МОИП), Сушкин, 1935 (Птицы Алтая).
<i>Turdus naumanni</i> naumanni Tem. u <i>T. p. eupomus</i> Tem.	Сибирь, Н.-Тулуска	—	Дементьев, 1936 (З. Ж.).
<i>Luscinia suecica pallidogularis</i> Zarusud. u. <i>L. s. tianshanica</i> Tugar.	С.-З. Туркестан.	Первый на равнине, второй — в горах.	Дементьев, 1936 (З. Ж.), Тугаринов, 1928 (Е. З. М.).
<i>Acrocephalus arundinaceus</i> Zarusud. u <i>A. a. brunescens</i> Jerdon.	Низовья Сыр-Дарьи.	—	Дементьев, 1936 (З. Ж.).
<i>Pyrhula pyrrhula</i> pyrrhula L. u <i>P. p. cinerea</i> Cab.	Саяны и Минусинский район.	—	Дементьев, 1936 (З. Ж.), Сухомлинов, 1914 (М. П. Ф. Ф.), 1925 (Бостон); Штегман, 1931 (О.).
<i>Emberiza pallasi lydiae</i> Port. u <i>E. p. montana</i> Suschk.	С.-З. Монголия, Ю.-В. Алтай, Тува.	Первый на равнине, второй в горах.	Дементьев, 1936 (З. Ж.), Козлова, 1932 (Птицы Хангая), Портенко, 1928 (Е. З. М.), Сушкин, 1925 (Бостон).

МОИП — Бюлл. Моск. Общ. Исп.
Прир.;
МПФФ — Матер. по фауне и флоре
России.

Сокращения: А — Alauda;
Е. З. М. — Ежегодник Зоол. Муз.
АН СССР;
З. Ж. — Зоол. журн.
О — Journ. f. Ornithologie;
О. В. — Орнитолог. вестник;

тийско-Беломорском районе, не образуя в природе сколько-нибудь заметных гибридных популяций (рис. 2).

3. Создается сложная ситуация: с одной стороны, все эти формы, как связанные переходами подвиды, можно отнести к одному виду; а с другой стороны, так как конечные звенья этой сложной цепи форм, встречаясь в общем ареале, не дают заметной гибридизации, их можно разделить на несколько видов. Из практических соображений предлагается все 20 подвидов подразделять на три *Larus fuscus* L., *L. argentatus* Pontopp. и *L. californicus* Lawr., или даже на четыре вида (три упомянутые и *L. schinnans* Pall.).

4. Предлагается предвзятая гипотеза о центре расселения и генетических отношениях 19 подвидов (рис. 3).

5. Обсуждается значение специального исследования вопроса о становлении видов в процессе географического формообразования и приводится ориентировочный перечень некоторых случаев среди палеарктических птиц, дальнейшее подробное изучение которых может представлять интерес с точки зрения географического видообразования (табл. 2).

ЛИТЕРАТУРА

Бутурлин С. А. и Дементьев Г. П. 1934—41 «Полный определитель птиц СССР». М.-Л.

Дементьев Г. П. 1936. «К вопросу о границах основных систематических категорий». Зоол. журн. 15.

Дементьев Г. П. 1937. «Попытка анализа основных элементов авиафауны восточной Палеарктики». Сб. пам. акад. М. А. Мензбира, изд. АН СССР М.-Л.

Дементьев Г. П. 1951. «Чайки». Птицы СССР. 3. Изд. Сов. наука М.

Майр Э. 1948. «Систематика и происхождение видов». Изд. Ил. М.

Мензбир М. А. 1882. «Орнитологическая география Европейской России». Уч. Зап. Моск. Унив. отд. Ест. Ист. 2—3.

Мензбир М. А. 1895. «Птицы России», М.

Мензбир М. А. 1912. «Зоологические участки Туркестанского края». Тр. Леденц. Общ. М.

Мензбир М. А. 1923. «О происхождении фауны тундр», Бюлл. МОИП, сер. Биол. 32.

Мензбир М. А. 1934. «История фауны Европейской части СССР». Биомедгиз. М.

Промптов А. Н. 1934. «Эволюционное значение миграций птиц». Зоол. журн. 13.

Промптов А. Н. 1934. «Экологические факторы изоляции у птиц». Зоол. журн. 13.

Промптов А. Н. 1938. «Экспериментальное исследование экологической пластичности у птиц». Зоол. журн., 17.

Промптов А. Н. 1940. «Видовое стереотипное поведение птиц». ДАН СССР, 27.

Судиловская А. М. 1935. «О взаимоотношениях между экотипами и географическими расами у *Leptopoeile sophiae* Sew». Бюлл. МОИП, сер. биол. 44.

Сушкин П. П., 1922, «К истории фауны палеарктической Азии». Бюлл. МОИП, сер. Биол. 31.

Сушкин П. П. 1925 «Зоологические участки северной Сибири и опыт истории фауны палеарктической Азии». Бюлл. МОИП, сер. Биол. 34.

Тимофеев-Ресовский Н. В. 1958. «Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы микроэволюционного процесса». Бот. журн. 43.

Тугаринов О. 1929. «О происхождении арктической фауны». Природа.

Штегман Б. К. 1938. «Общие принципы орнитогеографических подразделений Палеарктики». Фауна СССР, Птицы, 1. Изд. АН СССР. М.-Л.

Bauer, H. und N. W. Timofeeff-Ressovsky, 1943. Genetik und Evolutionsforschung bei Tieren. Die Evolution der Organismen. Jena.

Bent A. C. 1923. U. S. Nat. Mus. Bull. 124.

Blasius, J. H. 1865—66. J. Ornithol. 13—14.

Brouwer, G. A., 1928—37., Ardea 1928, 1929, 1930, 1936, 1937.

Bruch, P., 1853. J. Ornithol. 1.

Bruch, P., 1855. J. Ornithol. 3.

Bruch, P., 1857. J. Ornithol. 5.

Clark, W. E., 1912. Studies in bird migration. London.

Coues, E., 1862. Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. 14.

Coues, E., 1874. Monograph of North American Laridae. Birds of the Northwest, N.-Y.

Dementiev, G. P., 1934. Proc. 8. Int. Ornithol. Congr. Oxford 1934.