

••• ЗООЛОГІЯ ТА ЕКОЛОГІЯ •••
 (спеціальний розділ, присвячений 120-річчю від дня народження
 професора Іллі Борисовича Волчанецького)
••• ZOOLOGY AND ECOLOGY •••
 (special section dedicated to the 120th birth anniversary of
 Professor Ilya Borisovich Volchanetskiy)

УДК: 598.2: 591.4

**Морфологическое направление в орнитологических исследованиях
 профессора И.Б.Волчанецкого**
М.А.Есилевская

Мюнхенское научное общество (Германия)
 Yesilev@gmx.de

Профессор Илья Борисович Волчанецкий занимался морфологическими исследованиями птиц, изучая закономерности окраски и рисунка оперения близких видов и подвидов, обитающих в разных частях ареала. Этой тематике он посвятил более полувека, начав свою научную деятельность в 1927 г. Последняя его статья вышла в 1980 году. Согласно результатам его исследований, климатическое правило не может отражать всей сложности динамики окраски оперения птиц. Изменение наряда (посветление окраски или редукция рисунка) связано с историческим расселением определенной систематической группы птиц. И.Б.Волчанецкий впервые проанализировал окраску и другие морфологические особенности отдельной систематической группы птиц в целом, сопоставив их с ареалом вида. Были проанализированы: подсемейство Дятловых из семейства Дятлов, семейство Жаворонков, семейство Трясогузковых, подвиды сойки *Garrulus glandarius* L., длиннохвостой синицы *Aegithalos caudatus* L., серой мухоловки *Muscicapa striata* Pall. Профессор И.Б.Волчанецкий пришел к выводу, что географическое изменение наряда происходит в направлении окраины ареала и только иногда совпадает с изменением климата. Кроме того, И.Б.Волчанецкий приходит к общебиологическим вопросам истории становления видов и их расселения. Он высказывает предположение о возможном происхождении семейства Жаворонковых в Лесостепи.

Ключевые слова: история науки, птицы, окраска и рисунок оперения, центр происхождения вида, ареал.

**Морфологічний напрям в орнітологічних дослідженнях професора
 І.Б.Волчанецького**
М.А.Єсілевська

Професор Ілля Борисович Волчанецький займався морфологічними дослідженнями птахів, вивчаючи закономірності забарвлення і малюнка оперення близьких видів і підвидів, що мешкають в різних частинах ареалу. Цій тематиці він присвятив понад півстоліття, почавши свою наукову діяльність в 1927 р. Остання його стаття вийшла в 1980 році. Згідно з результатами його досліджень, кліматичне правило не може відображати всієї складності динаміки забарвлення оперення птахів. Зміна наряду (посвітління забарвлення або редукція малюнка) пов'язана з історичним розселенням певної систематичної групи птахів. І.Б.Волчанецький вперше проаналізував забарвлення і інші морфологічні особливості окремої систематичної групи птахів в цілому, зіставивши їх з ареалом виду. Були проаналізовані: підродина Дятлових з родини Дятлів, родина Жайворонків, родина Плискових, підвиди сойки *Garrulus glandarius* L., синиці довгохвості *Aegithalos caudatus* L., сірої мухоловки *Muscicapa striata* Pall. Професор І.Б.Волчанецький прийшов до висновку, що географічна зміна наряду відбувається в напрямку окраїни ареалу і тільки іноді збігається зі зміною клімату. Крім того, І.Б.Волчанецький приходиться до загальнобіологічних питань історії становлення видів і їх розселення. Він висловлює припущення про можливе походження родини Жайворонків в Лісостепу.

Ключові слова: історія науки, птахи, забарвлення і малюнок оперення, центр походження виду, ареал.

The morphological trend in ornithological studies of Professor I.B.Volchanetskiy M.A.Yesilevska

Professor Ilya Borisovich Volchanetskiy carried out morphological investigations of birds by studying the patterns of color and plumage pattern of similar species and subspecies living in different parts of the area. To this subject he devoted more than half a century since beginning his scientific career in 1927. His last article was published in 1980. According to the results of his research, Gloger's rule cannot reflect the complexity of the dynamics of the whole plumage of birds. Change of plumage (color lightening or reduction of the drawing) is connected to the historic settlement of a certain taxonomic group of birds. I.B.Volchanetskiy first analyzed the color and other morphological features of a separate taxonomic group of birds in general, comparing them with the range of the species. There have been analyzed: the subfamily Picinae of the family Picidae, family Alaudidae, family Motacillidae, the subspecies of Jay *Garrulus glandarius* L., Long-tailed Tit *Aegithalos caudatus* L., and the Spotted Flycatcher *Muscicapa striata* Pall. Professor I.B.Volchanetskiy has concluded that geographical change of plumage going towards the edges of the area, and only occasionally coincides with climate change. In addition, I.B.Volchanetskiy comes to questions of general biological history of the formation of species and their resettlement. He speculates about the possible origin of the family Alaudidae in the Forest-Steppe.

Key words: *history of science, birds, color and plumage pattern, center of species origin, area.*

Илья Борисович Волчанецкий был одним из ведущих зоологов бывшего Советского Союза. Его научная и преподавательская работа в основном связана с Харьковским университетом (1935–1980 гг.) Фаунистические работы И.Б.Волчанецкого по орнитофауне Северо-Восточной и Восточной Украины, Крыма, Предкавказья, Молдавии, по формированию орнитофауны полесазщитных лесных насаждений хорошо известны.

Другое, морфологическое направление его работ, на наш взгляд, получило меньшее освещение, хотя они представляют значительный интерес не только для орнитологов, но и для большого круга зоологов, поскольку касаются многих общебиологических проблем. Этим морфологическим работам по изучению закономерностей изменений окраски и рисунка оперения в нескольких семействах и у отдельных видов птиц в различных частях их ареала, а также вытекающим отсюда предположениям о центрах их происхождения и расселения посвящена данная статья.

И.Б.Волчанецкий был зоологом широкого профиля. Он проявлял большой интерес к вопросам зоогеографии, видообразования и эволюции. Свои научные исследования он строил в направлении, заложенном зоологами-эволюционистами 20-го столетия – А.Н.Северцовым, И.И.Шмальгаузенем, В.В.Станчинским, М.А.Мензбиром и целой плеядой биологов первых десятилетий прошлого века. Естественно, что теоретические работы И.Б.Волчанецкого имеют эволюционную, эколого-зоогеографическую направленность. Илья Борисович отлично знал природу. Еще в молодости, а затем, работая в Саратовском университете, он много ездил с экспедициями. В послевоенные годы он стал заведующим кафедрой зоологии позвоночных Харьковского университета и оставался на этой должности 35 лет, до конца жизни. Успешную научную работу он сочетал с преподавательской деятельностью. После защиты докторской диссертации ему присвоили звание профессора.

Несмотря на чрезвычайно трудное положение в стране после разрушительной войны, профессор Волчанецкий сумел организовать многие комплексные экспедиции биологического факультета, в которых, кроме орнитологов, участвовали териологи, энтомологи, ботаники. Более 15 лет он был бессменным руководителем этих экспедиций.

И.Б.Волчанецкий тщательно готовился к экспедициям, предварительно собирая сведения по литературным источникам. Широко использовалась русская и зарубежная литература крупнейших библиотек: энциклопедии, сводки, монографии, каталоги, в том числе наиболее полный каталог Британского музея.

Выезжая в тот или иной пункт, он уже точно знал, где нужно искать определенные виды птиц и сколько их следует добывать. Совершая экспедиции в различные районы, он стремился собрать материал для изучения закономерностей изменения окраски и рисунка оперения близких видов и подвидов птиц, обитающих в разных частях ареала, а также для пополнения фондовой коллекции музея университета. Сведения, собранные в экспедициях, он дополнял, изучая фондовые коллекции наиболее крупных музеев страны: Института зоологии АН Украины (Киев), Зоологического института АН СССР (Ленинград), Зоологического музея Московского университета, Института зоологии Казахстана (Алма-Ата) и др.

Обладея незаурядными способностями рисовальщика, на основе собранного и изученного и материала Илья Борисович составлял типы рисунков оперения исследованных групп птиц. Для сравнения и анализа полученных результатов он наносил на контурные карты изменения окраски и рисунка оперения в разных частях ареала. Прделав огромную работу, на основе своих исследований И.Б.Волчанецкий делает интересные общебиологические выводы эволюционного характера.

Птицы, как и млекопитающие, находятся на вершине эволюционного развития животного мира. Однако, обладая многими сходными прогрессивными чертами, эти группы имеют и существенные различия, прежде всего потому, что произошли они от разных предков класса рептилий. Птицы, в отличие от млекопитающих, в основном дневные животные, поэтому для них окраска перьевого покрова играет существенную многоплановую роль. Еще в XIX в. Ч.Дарвин в своей фундаментальной работе «Происхождение человека и половой отбор» раскрывает значение полового диморфизма птиц в окраске оперения (Дарвин, 1953). Половой отбор – это процесс, в основе которого лежит конкуренция за полового партнера между особями одного пола. Это может быть причиной эволюции некоторых характерных черт вида, т.е. это, по определению Дарвина, частный случай естественного отбора. Так, яркая окраска наряда самца птиц, привлекая самок, способствует их половой стимуляции и, следовательно, развитию генофонда популяции. К тому же, охраняя территорию, самец привлекает на себя внимание своим ярким нарядом, голосом и поведением. Отвлекая хищников, он охраняет самку и сохраняет потомство. Это положение, высказанное Дарвином, широко обсуждалось впоследствии орнитологами XX века. Как и всякие новые гипотезы, оно подвергалось критике и в то же время нашло широкую поддержку и дальнейшее развитие во многих орнитологических работах. К примеру, можно привести книгу А.Б.Кистяковского «Половой отбор и видовые опознавательные признаки у птиц», в которой автор уделил внимание наименее разработанным в то время вопросам полового отбора – опознавательным признакам в окраске и поведении птиц, указал на биологическое значение брачного полиморфизма на примере турухтана (Кистяковский, 1958). Он также представил закономерности географического распределения орнаментальных признаков птиц.

И.Б.Волчанецкий рассматривал изменение окраски и рисунка наряда птиц, анализируя распространение семейства, вида или иной систематической единицы. Он неоднократно подчеркивал многостороннее значение наряда. В одной из своих статей он пишет: «Наряд птиц – видимая поверхность оперения – как экран, отображает сложные формы преобразования информации, исходящей из глубоких внутренних источников, в генетическую и морфофизиологическую систему организма» (Волчанецкий, 1972).

Окраска животных, в частности оперения птиц, воспринимается в экологии, прежде всего, как покровительственная или защитная. Было широко распространено представление, что наиболее яркая насыщенная окраска характерна для животных, обитающих среди яркой растительности тропических лесов. Такое явление изменения окраски гомойотермных животных в связи с обитанием в различных климатических зонах выражено даже в правиле Глогера (1833) (так называемое климатическое правило). Оно заключается в том, что у животных с постоянной температурой тела в пределах одного вида или группы близких видов пигментация сильнее выражена у особей, обитающих в теплом климате. Однако, при изучении распространения различных систематических групп птиц, которое обычно проводится на большом материале фондовых коллекций, это правило заводило орнитологов в тупик, т.к. оно часто не соответствовало действительности.

Уже в своих первых работах по изучению окраски и рисунка оперения птиц И.Б.Волчанецкий установил ограниченность этого широко распространенного мнения. Очень подробно им было изучено семейство дятлов (Picidae), имеющее широкое распространение. По окраске и рисунку оперения дятлов И.Б.Волчанецкий опубликовал несколько статей (Волчанецкий, 1927, 1941, 1946а и др.) В список литературы мы включили все известные нам работы И.Б.Волчанецкого морфологического направления. В 1945 г. в Харькове он защитил докторскую диссертацию по теме: «Закономерности эволюции рисунка и окраски оперения дятлов (сем. Picidae)». В этих работах было показано, что, например, некоторые дятлы: большой пестрый дятел (*Dendrocopus major*), средний (*D. medius*) и малый (*D. minor*) имеют пестрое черно-белое оперение и красное пятно на темени или на всей голове, а также на подхвостье, т.е. они имеют яркую окраску, хотя обитают в умеренном и холодном климате. В наших лесах нет очень ярких цветов, тем более что дятлы в основном передвигаются по стволам. Если даже представить, что красный цвет на голове служит светофильтром и предохраняет головной мозг от солнечных лучей, то все равно остается непонятным, почему у некоторых птиц красное оперение на голове есть у самцов, а у самок его нет, и зачем тогда дятлам красное подхвостье.

Илья Борисович приходит к выводу, что климатическое правило не может отражать всей сложности окраски оперения. То, что климатическое правило поддерживалось многими исследователями, объяснялось тем, что они не проводили полного анализа какой-либо систематической группы птиц, сопоставляя изменения окраски оперения и рисунки наряда с их географическим распространением. Исследования, проведенные на дятлах, показали, что ни один тип их наряда не преобладает в каком-либо климате. Яркие элементы наряда свойственны видам как в тропиках, так и в умеренных широтах. И в тропиках есть дятлы со скромным нарядом, а в холодных широтах есть и яркие виды. Мнение о большей яркости тропических видов в значительной мере создается благодаря богатству видами тропической фауны и большому числу существующих там ярких форм. И.Б.Волчанецкий в своих работах по дятлам показал, что самые светлые дятлы обитают не в самом сухом и холодном климате: например, якутские пестрые дятлы темнее камчатских. В то же время побледнение окраски оперения появляется и среди дятлов, населяющих тропические леса. Некоторые наиболее яркие южноамериканские виды дятлов обитают на засушливом Тихоокеанском побережье. Исследования по дятлам приводят И.Б.Волчанецкого к интересному заключению: «географическое изменение наряда (главным образом, посветление окраски и рисунка оперения) происходит в направлении окраины ареала и только иногда совпадает с изменением климата» (Волчанецкий, 1941, 1946, 1948, 1959).

На основе обнаруженных закономерностей географического изменения наряда птиц И.Б.Волчанецкий приходит к общебиологическим вопросам истории становления видов и их расселения. По этому поводу он пишет: «Закономерные географические изменения наряда сводятся к посветлению или потемнению окраски, усилению или редукции рисунка в определенной их последовательности. Они происходят в онто- и филогенезе и зависят от истории расселения вида, от местных и исторических изменений географической обстановки». В этом направлении было подробно исследовано обособленное среди семейств отряда Воробьинообразных семейство Жаворонковых *Alaudidae* (Волчанецкий, 1968). В настоящее время жаворонки распространены преимущественно на открытых пространствах Африки, Южной, Центральной и передней Азии, и гораздо в меньшей степени – в Европе. Однако, как справедливо отмечает П.В.Серебровский (1937), наличие в данном месте многих родов и видов означает лишь, что место благоприятно для обособления вида или рода только в данный геологический момент. Но это не обязательный признак центра происхождения данной группы. Этот центр скорее можно определить по распространению примитивных форм, и окраска оперения в разных частях ареала систематической группы может показать или подтвердить, где находится центр ее происхождения и распространения. Именно для Европы характерны более насекомоядные роды жаворонков – лесной, полевой, хохлатый, рогатый. Как считает И.Б.Волчанецкий, вряд ли можно предположить, что питание насекомыми у жаворонков могло быть вторичным, связанным с упрощением клюва и всего челюстного аппарата, что лишило бы эти виды возможности питаться растительным кормом. Скорее, жаворонки могли произойти при соседстве леса и лесостепи от опушечных и лесопушечных насекомоядных птиц вроде коньков из семейства Трясогузовых. Расширение степей, вероятно, могло способствовать прогрессивному развитию приспособлений для питания зерном. В статье рассматриваются преимущественно палеарктические роды семейства: из африканских родов (*Alaemon*, африканские *Calandrella*, *Rhamphocoris* и некоторые другие).

Основываясь на собственных исследованиях изменения рисунка оперения различных видов жаворонков (рис. 1), а также исследованиях скелета челюстного аппарата и крыла палеарктических представителей этого семейства, проведенных автором данной статьи (Єсілевська, 1968), профессор И.Б.Волчанецкий высказывает предположение о возможном происхождении семейства Жаворонковых в лесостепи. Обособленное положение этого семейства объясняет различные точки зрения на его происхождение и связи с другими семействами в отряде Воробьинообразных. Новые данные, полученные в этом направлении, представляют немалый интерес для уточнения систематики семейства. Предположения И.Б.Волчанецкого о происхождении жаворонков расходятся с мнением некоторых зоологов (Воинственский, 1960), считающих жаворонков исходно связанными с открытыми пространствами. В то же время, точка зрения Ильи Борисовича дополняет высказывания других авторов (Beecher, 1953; Pätzold, 1963), связывающих жаворонковых с лесными биотопами.

Вот что пишет Илья Борисович о жаворонках по этому поводу: «Среди африканских родов нет ни одного с ротовым аппаратом столь насекомоядного типа, как у палеарктического рода *Lullula*. Приспособление жаворонков к жизни в пустыне, по-видимому, нужно считать позднейшим, потребовавшим изменения ротового аппарата, связанного с переходом к зерноядности. Выходу лесных предков жаворонков в открытые пространства, а также последующему приспособлению их к

суровим условиям пустыни, кроме процесса естественного, «добровольного» расселения, могли способствовать периоды усиленного развития пустынь – наступления степей и пустынь на лесную зону (Серебровский, 1937; Пидопличко, 1950)». В этой же статье выдвигается взгляд о вероятности родства жаворонков с насекомоядными лесопушечными и опушечными наземными видами воробьиных птиц семейства Трясогузковых (Motacillidae) – коньками (*Anthus*).

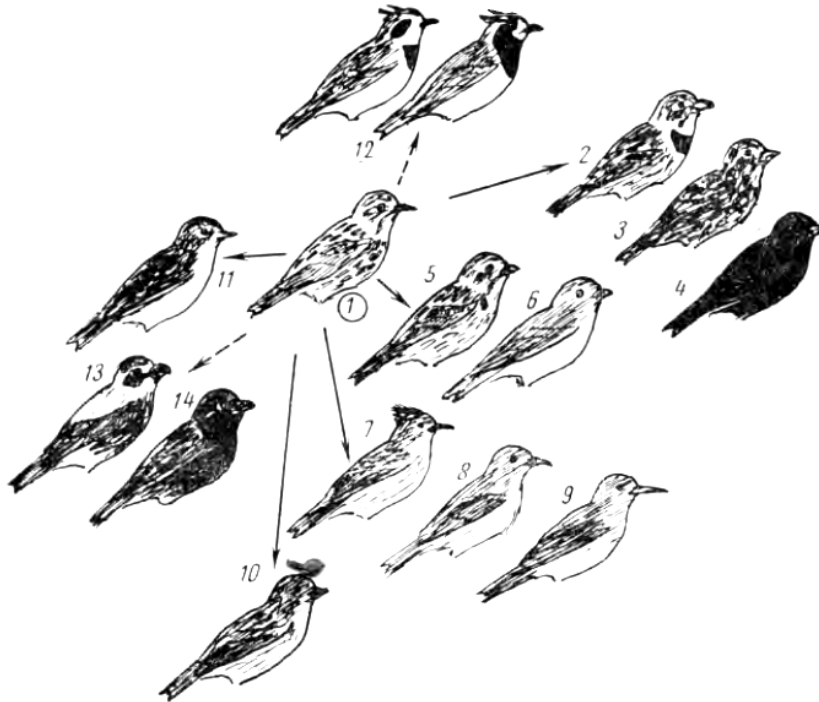


Рис. 1. Наряды жаворонковых: 1 – исходный «жаворонковый» наряд *Lullula – Alauda*; 2 – *Melanocorypha calandra* и *Pterocorus mongolica* (с порижением); 3 – *Saxilauda yeltonyensis* ♀; 4 – *Saxilauda yeltonyensis* ♂; 5 – *Ammomanes* (пустынный наряд); 6 – *Miraphra* («жаворонковый» наряд с покраснением); 11 – контрастированный «жаворонковый» наряд; 12 – *Eremophila*; 13 – *Rhamphocorys*; 14 – *Eremopteryx* (Волчанецкий, 1968)

В дальнейших исследованиях, связанных с изучением органов полета палеарктических жаворонков (Есилевская, 1972), были сделаны некоторые уточнения, касающиеся разделения жаворонковых на две группы внутри семейства – по результатам изучения строения их челюстного и летательного аппаратов. Однако, это не изменило общего представления о вероятной примитивности окраски оперения и ротового аппарата лесного жаворонка и филогенетической близости *Alaudida* с насекомоядным семейством *Motacillidae* (рис. 2).

При рассмотрении окраски оперения отдельных видов и родов этого семейства автор неоднократно ссылается на работы Е.В.Козловой (1952), В.В.Кучерука (1962), Л.А.Портенко (1954), И.Г.Пидопличко (1950), П.В.Серебровского (1937), а также S.Backer (1930), E.Hartert (1910), R.Pätzold (1963), R.Sharpe (1890).

В заключение И.Б.Волчанецкий делает предположение, что в связи с остепнением лесных территорий произошло обособление семейства Жаворонковых, все больший переход их к зерноядности и дальнейшее заселение ими открытых пространств Африки и Азии. В африканских степях и пустынях они нашли благоприятные для себя условия и дали большое разнообразие видов. Африка становится вторичным центром расселения видов семейства Жаворонков, где сейчас встречаются более разнообразные и специализированные формы по строению клюва и виды, имеющие сложный рисунок оперения. Предположение об обратном ходе приспособлений жаворонков

от толстоклювых, преимущественно зерноядных форм, к насекомоядным автор считает маловероятным.

Статья И.Б.Волчанецкого «К изучению географической изменчивости рисунка окраски оперения птиц» написана в результате дискуссии с сотрудниками Института экологии Уральского филиала АН СССР (Береговой, 1963; Береговой, Данилов, 1966). Авторы проводили исследования географической изменчивости интерьерных и экстерьерных отличий геногеографическим методом. Илья Борисович считал, что проведенная работа основана на небольшом выборе отличий – на немногих избранных признаках и на ограниченном числе видов. Это может привести к ложным выводам о географическом изменении наряда и не дать представления о связи этих изменений с расселением вида. Поэтому он исследовал на уровне подвидов те же виды птиц, что были использованы его коллегами – из воробьиных (семейство Трясогузковых) виды: белая трясогузка *Motacilla alba* L. с 14 подвидами (рис. 1), желтая трясогузка *Budytes flava* L. с 16 подвидами (рис. 2).

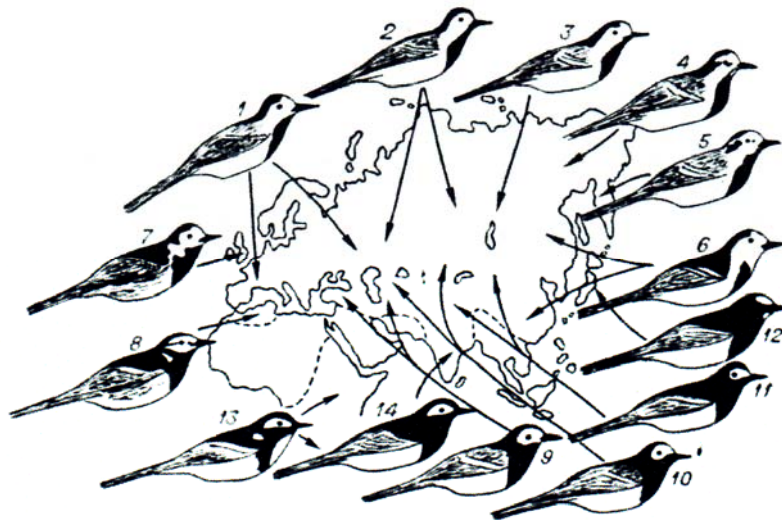


Рис. 2. Географическая изменчивость белой трясогузки. 1 – *Motacilla alba alba*; 2 – *M. a. dukhunensis*; 3 – *M. a. bajkalensis*; 4 – *M. a. ocularis*; 5 – *M. a. lugens*; 6 – *M. a. leucopsis*; 7 – *M. a. yarellii*; 8 – *M. a. subpersonata*; 9 – *M. a. persica*; 10 – *M. a. personata*; 11 – *M. a. alboides*; 12 – *M. a. grandis*; 13 – *M. a. aguimp*; 14 – *M. a. maderaspatensis* (Волчанецкий, 1972)

К этому в работе И.Б.Волчанецкого были добавлены: выделенная в отдельный вид желтоголовая трясогузка *B. citriola* Pall. с 4 подвидами. Дополнительно были исследованы отдельные виды: сойка *Garrulus glandarius* L. с 20 подвидами (рис. 5), долгохвостая синица *Aegithalos caudatus* L. с 21 подвидом (рис. 4), серая мухоловка *Muscicapa striata* Pall. с 4 подвидами. Анализ полученных данных проведен по 9 признакам. В них по анализу изменения рисунка были уточнены ареалы рассмотренных видов. На основе изменения рисунка в разных частях ареала выдвигается для каждой рассмотренной группы ее предполагаемое расселение.

Вместе с тем Илья Борисович подчеркивал значение гормональной системы для изменения наряда оперения: «Известно, что через гормональную систему условия среды воздействуют на обменные процессы, что в свою очередь, отражается на окраске оперения... наряд птиц при самых различных приспособлениях организма к новым экологическим условиям подвергается воздействию изменившегося гормонального режима организма». И дальше: «Однако, вместе с такими отраженными изменениями окраски и этим глубоким внутренним отбором наряд, несомненно, должен подвергаться также прямому отбору на непосредственную полезность (маскировка, распознаваемость и т.п.)».

Последняя работа профессора И.Б.Волчанецкого была связана с исследованием закономерностей географических изменений рисунка и окраски оперения основного подсемейства Овсянковых *Emberizidae* семейства Овсянок *Emberiza* (Волчанецкий, 1980). Эти исследования были проведены по фондовым коллекциям Зоологического института АН СССР в Ленинграде, а также – по

частным коллекциям, использованы цветные рисунки и описания, помещенные в отечественных и иностранных изданиях. Схематические красочные рисунки видов овсянок наносили на картосхемы ареалов. Путем сравнения выясняли характер и направление изменений их наряда.

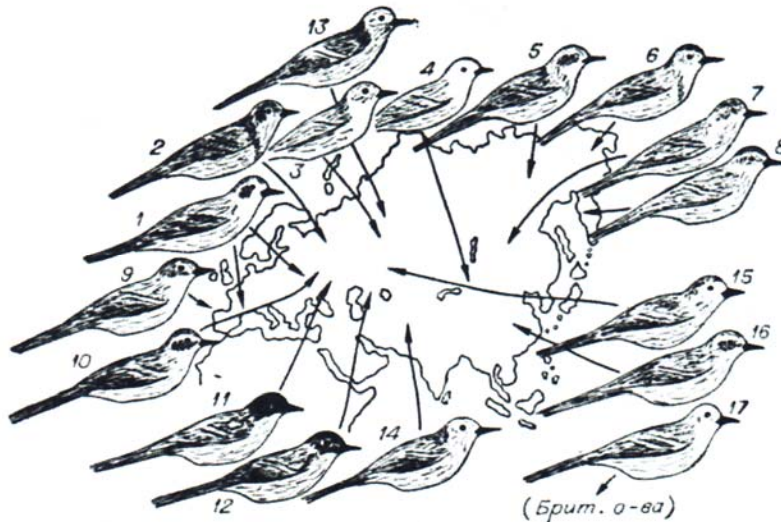


Рис. 3. Географическая изменчивость желтой, желтолобой и желтоголовой трясогузок. 1 – *Budytes flava flava*; 2 – *B. f. thunbergi*; 3 – *B. f. beema*; 4 – *B. f. leucocephala*; 5 – *B. f. plexa*; 6 – *B. f. tschutschensis*; 7 – *B. f. macronyx*; 8 – *B. f. simillima*; 9 – *B. f. iberae*; 10 – *B. f. dombrowskii*; 11 – *B. f. feldegg*; 12 – *B. f. melanogrisea*; 13 – *B. citreola citreola*; 14 – *B. c. calcarata*; 15 – *B. lutea lutea*; 16 – *B. l. tajiana*; 17 – *B. l. flavissima* (Волчанецкий, 1972)

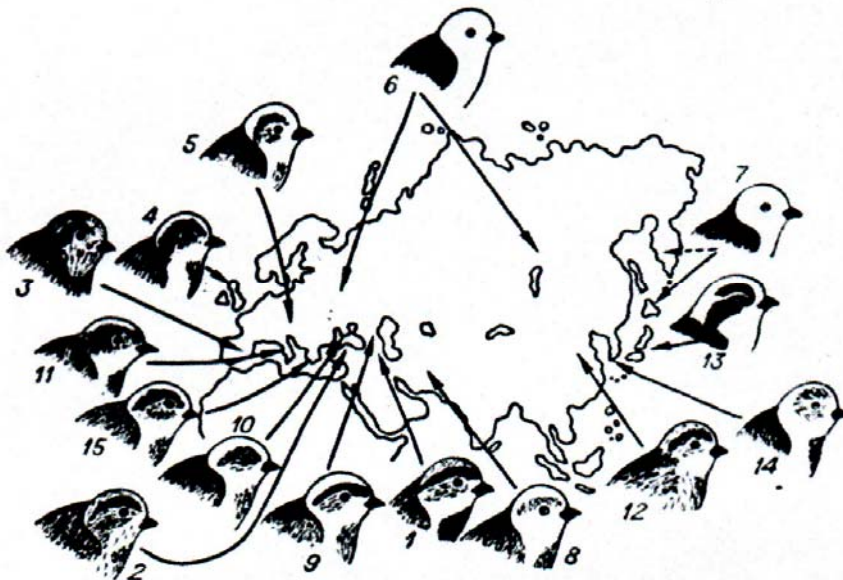


Рис. 4. Географическая изменчивость долгохвостой синицы. 1 – *Aegithalos caudatus alpinus*; 2 – *Aeg. c. tephronotus*; 3 – *Aeg. c. irbii*; 4 – *Aeg. c. rosaceus*; 5 – *Aeg. c. europaeus*; 6 – *Aeg. c. caudatus*; 7 – *Aeg. c. japonicus*; 8 – *Aeg. c. passeki*; 9 – *Aeg. c. major*; 10 – *Aeg. c. tauricus*; 11 – *Aeg. c. italiae*; 12 – *Aeg. c. glaucogularis*; 13 – *Aeg. c. trivirgatus*; 14 – *Aeg. c. magnus*; 15 – *Aeg. c. macedonicus* (Волчанецкий, 1972)

Овсянки составляют значительную часть обширной группы широко распространенных конусоклювых воробьиных, разнообразных по экологии и своему наряду. Было рассмотрено 80 видов овсянок: 40 видов американских овсянок из 17 родов и 40 видов овсянок Старого света из 14 родов. Как и в других работах, были прослежены закономерности морфологических превращений наряда, их повторяемость в разных родах в зависимости от экологических условий и вероятной истории расселения видов. Анализируя географическую изменчивость окраски и рисунка оперения у 80 видов овсянок, Илья Борисович выясняет, что у 6 видов с узким ареалом эта изменчивость не проявляется, у 37 она усиливается к окраинам ареалов по вероятным путям их расселения и не соответствует климатическому правилу. У 30 видов изменение окраски может лишь частично совпадать с правилом Глогера, и только у 4 видов изменение наряда более или менее отчетливо подчиняется этому правилу. По анализу географического изменения наряда было выяснено, что большинство американских овсянок имеет примитивный пятнистый (просяноквый) характер наряда. Более темный наряд свойственен овсянкам Атлантического побережья, наиболее светлый – птицам северо-восточных краев ареала вида. Иногда он может иметь прямое приспособительное значение или соответствовать комплексу новых экологических условий.

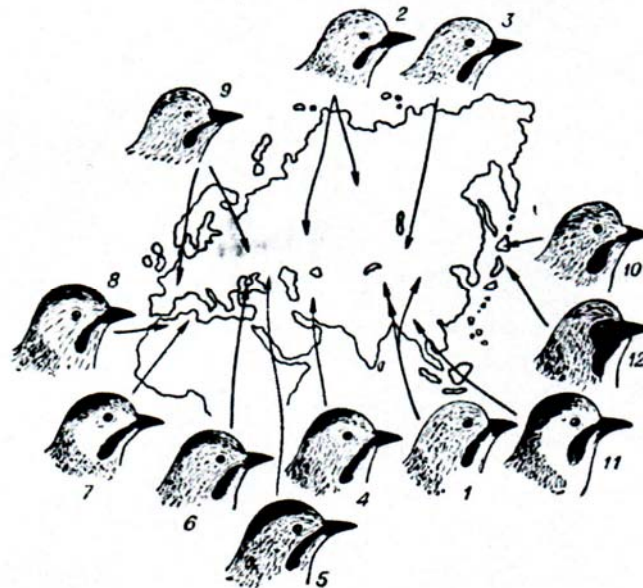


Рис. 5. Географическая изменчивость соек. 1 – *Garrulus glandarius bispecularis*; 2 – *G. gl. brandtii*; 3 – *G. gl. bambergi*; 4 – *G. gl. atricapillus*; 5 – *G. gl. kry nizski*; 6 – *G. gl. iphigeniae*; 7 – *G. gl. cepvicalis*; 8 – *G. gl. wita keris*; 9 – *G. gl. glandarius*; 10 – *G. gl. pallidifrons*; 11 – *G. gl. leucotis*; 12 – *G. gl. japonicus* (Волчанецкий, 1972)

На основании проведенных исследований И.Б.Волчанецкий высказывает некоторые соображения по систематике, зоогеографии и филогении овсянок. Предполагается, что общим предком овсянок, была американская просяноквая форма, близкая к *Passerculus*. Обособились они, очевидно, в травянисто-кустарниковых биотопах южной полосы умеренного пояса Северной Америки во время одного из периодов сокращения площади лесостепи. По геологическим данным (Берингия в кайнозое, 1976), образование моста между Северной Америкой и Азией через Берингов перешеек в третичном периоде происходит почти постоянно. И.Б.Волчанецкий считает, что овсянки, как эвритопные птицы, там обитали и отсюда могли расселяться как в Евразию, так и в Америку. Появление евроазиатских видов овсянок на Американском континенте, также как и обратное появление американских видов в Евразии, отмечалось и в настоящее время (Портенко, 1973). Приспособленность их к лесу, тундре или пустыне, вероятно, была вторичной. Сильный конический клюв должен был сделать овсянок и эврифагами и эвритопами. В этой статье, кроме уже упомянутых, используются работы Н.Н.Карташева (1974), Л.А.Портенко (1973), В.Е.Флинта с соавт. (1968),

W.Makatsch (1966), R.A.Paynter and R.W.Storer (1970), R.A.Paynter (1972), C.Vaurie (1965), A.Wetmore (1964).

Заклучение

Итак, морфологическими исследованиями по изучению закономерностей окраски и рисунка оперения близких видов и подвидов птиц, обитающих в разных частях ареала, И.Б.Волчанецкий занимался более полувека, с начала своей научной деятельности (1927 г.). Последняя его статья по овсянкам вышла в 1980 году. За это время, наряду с работой в других направлениях научной деятельности, интерес к этой теме не угасал. Им было исследовано огромное подсемейство Дятловых из семейства Дятлов, по этому материалу прошла защита докторской диссертации и было написано не менее 8 статей. Уже в этих работах было установлено, что изменение наряда связано с историческим расселением определенной систематической группы птиц. Посветление окраски или редукция рисунка происходит к краям ареала, и связано оно с изменением условий обитания, чаще всего с их ухудшением. Ни в одной климатической зоне нет абсолютного преобладания яркой окраски оперения, также как и наоборот. Потемнение окраски и обогащение рисунка происходит в направлении улучшения условий обитания для данной группы животных.

В семействе Жаворонков, обособленного среди семейств отряда Воробьинообразных птиц, исследовано изменение наряда в 12 родах. Было выдвинуто предположение: а) о вероятной близости жаворонков к семейству трясогузковых как первоначально лесоопушечных птиц; б) с расширением открытых пространств и перехода жаворонков на все большую зерноядность происходит их расселение по открытым пространствам Евразии; в) формирование в этом биотопе группы жаворонков с более мощным клювом и более богатой окраской; г) проникновение некоторых видов жаворонков в Африку, где они находят для себя благоприятные условия обитания; д) в Африке формируется вторичный центр расселения жаворонков с большим разнообразием форм по строению клюва и окраске оперения.

В публикации 1972 года проводился анализ изменения окраски наряда на подвидовом уровне нескольких видов отряда воробьиных птиц. Была показана значимость использования большого материала фондовых коллекций, привлечения многих признаков по изменению окраски оперения в различных частях ареала для установления закономерностей этих изменений и представления о путях распространения изучаемой систематической группы птиц. В последней работе по изменению окраски и рисунка оперения И.Б.Волчанецкий анализирует подсемейство овсянок (более чем 80 видов). На примере этого семейства была убедительно показана зависимость изменений окраски и рисунка оперения от условий обитания, с чем лишь изредка совпадало климатическое правило. По результатам исследования этой группы воробьиных птиц было сделано предположение о формировании семейства овсянок в травянисто-кустарниковом биотопе на юге умеренного пояса Северной Америки при сокращении лесных биотопов; дальнейшее расселение овсянок через Берингову сушу в Восточную Азию и затем – по всей Евразии.

По этой тематике опубликовано 16 статей, сделаны доклады на многих орнитологических и зоогеографических конференциях. В результате были уточнены ареалы изученных видов птиц, а также проведены важные исследования экологического, зоогеографического и эволюционного характера.

Заклучение по обзору работ И.Б.Волчанецкого морфологического направления хотелось бы сделать его словами «Исследования закономерных географических изменений рисунка и окраски оперения птиц показали, что изменения наряда сводятся к посветлению или потемнению окраски, усилению или редукции рисунка, определенной последовательности смены одних окрасок и форм рисунка другими. Эти смены происходят как в онтогенезе, так и в филогенетических ветвях, а также зависят от истории расселения вида и от местных исторических изменений географической обстановки. На основе закономерностей географических изменений наряда птиц можно попытаться восстановить историю их расселения».

Благодарности

Выражаю большую признательность и благодарность своей дочери Беровой Тамаре за безотказную техническую помощь при написании статьи, оформлении текста, рисунков и фотографий. Я также очень благодарна Татьяне Андреевне Атемасовой за помощь в поиске необходимой литературы.

Список литературы

- Береговой В.Е. Закономерности географической изменчивости и внутривидовая систематика птиц на примере трех видов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук / 03.00.08 – зоология. – Свердловск, 1963. – 25с. /Beregovoy V.Ye. Zakonomernosti geograficheskoy izmenchivosti i vnutrividovaya sistematika ptits na primere trekh vidov : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk / 03.00.08 – zoologiya. – Sverdlovsk, 1963. – 25s./
- Береговой В.Е., Данилов Н.Н. Внутривидовая изменчивость птиц и феногеография // Внутривидовая изменчивость животных и микроэволюция. Всес. Совец.: Труды. – Свердловск, 1965. – С.56. /Beregovoy V.Ye., Danilov N.N. Vnutrividovaya izmenchivost' ptits i fenogeografiya // Vnutrividovaya izmenchivost' zhivotnykh i mikroevolutsiya. Vses. Soveshch.: Trudy. – Sverdlovsk, 1965. – S. 56./
- Берингия в кайнозое. Материалы Всесоюзного симпозиума «Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое». – Владивосток, 1976. – 597с. /Beringiya v kaynozoye. Materialy Vses. simpoziuma "Beringiyskaya susha i yeye znachenie dlya razvitiya golarkticheskikh flor i faun v kaynozoye". – Vladivostok, 1976. – 597s./
- Воинственский М.А. Птицы степной полосы Европейской части СССР. – Киев, 1960. – 292с. /Voinstvenskiy M.A. Ptitsy stepnoy polosy Yevropeyskoy chasti SSSR. – Kiev, 1960. – 292s./
- Волчанецкий И.Б. Онтогенетические изменения рисунка оперения у птиц // Доклады АН СССР. Сер. А. – 1927. – №10. – С. 141–146. /Volchanetskiy I.B. Ontogeneticheskiye izmeneniya risunka opereniya u ptits // Doklady AN SSSR. Ser. A. – 1927. – N10. – S. 141 – 146./
- Волчанецкий И.Б. К вопросу о рисунке оперения птиц // Труды 3 Всерос. съезда зоологов, анатомов и гистологов. – Л., 1928. – С.45. /Volchanetskiy I.B. K voprosu o risunke opereniya ptits // Trudy 3 Vseros. s'yezda zoologov, anatomov i gistologov. – L., 1928. – S.45./
- Волчанецкий И.Б. Дятлы рода *Picoides*, их распространение и превращения наряда // Труды науч.-иссл. зообиол. ин-та Харьковского гос. ун-та. – 1940. – С. 168–191. /Volchanetskiy I.B. Dyatly roda Picoides, ikh rasprostraneniye i prevrashcheniye naryada // Trudy nauch.-issl. zoobiol. in-ta Kharkovskogo gos. un-ta. – 1940. – S. 168–191./
- Волчанецкий И.Б. К вопросу систематики и филогении пестрых дятлов (*Dryobates boie* и близкие виды) // Труды науч.-иссл. зообиол. ин-та Харьковского гос. ун-та. – 1941. – Т. 10–11. – С. 381–387. /Volchanetskiy I.B. K voprosu sistematiki i filogenii pestykh dyatlov (*Dryobates boie* i blizkiye vidy) // Trudy nauch.-issl. zoobiol. in-ta Kharkovskogo gos. un-ta. – 1941. – T. 10–11. – S. 381–387./
- Волчанецкий И.Б. Закономерности эволюции рисунка и окраски оперения дятлов (сем. Picidae). Автореф. дис. ... докт. биол. наук / 03.00.08 – зоология. – Харьков, 1945. – 35с. /Volchanetskiy I.B. Zakonomernosti evolutsii risunka i okraski opereniya dyatlov (sem. Picidae). Avtoref. diss. ... dokt. biol. nauk / 03.00.08 – zoologiya. – Kharkov, 1945. – 35s./
- Волчанецкий И.Б. Закономерности рисунка и окраска оперения дятлов (сем. Picidae) // Наукова хроніка Харк. держ. ун-та. – 1946а. – № 3–4 (6–7) – С.8. /Volchanetskiy I.B. Zakonomernosti risunka i okraska opereniya dyatlov (sem. Picidae) // Naukova khronika Khark. derzh. un-ta. – 1946a. – N 3–4 (6–7). – S.8./
- Волчанецкий И.Б. Окраска оперения дятлов и климат // Наук. зап. Харк. держ. пед. ін-ту. – 1946б. – Т. IX. – С. 203–209. /Volchanetskiy I.B. Okraska opereniya dyatlov i klimat // Nauk. zap. Khark. derzh. ped. in-tu. – 1946b. – T. IX. – S. 203–209./
- Волчанецкий И.Б. Превращение окраски и рисунка оперения дятлов (сем. Picidae) // Охрана природы. – 1948. – №5. – С.56–57. /Volchanetskiy I.B. Prevrashcheniye okraski i risunka opereniya dyatlov (sem. Picidae) // Okhrana prirody. – 1948. – N5. – S. 56–57./
- Волчанецкий И.Б. К распространению желчной и черноголовой овсянок // Природа. – 1950. – №8. – С. 45–47. /Volchanetskiy I.B. K rasprostraneniyu zhelchnoy i chernogolovoy ovsyank // Priroda. – 1950. – N8. – S. 45–47./
- Волчанецкий И.Б. Закономерные географические изменения наряда дятлов // Труды науч.-иссл. ин-та биол. и биол. фак-та Харьковского гос. ун-та. – 1959. – Т.28. – С. 161–184. /Volchanetskiy I.B. Zakonomernyye geograficheskiye izmeneniya naryada dyatlov // Trudy nauch.-issl. in-ta biol. i biol. fak-ta Kharkovskogo gos. un-ta. – 1959. – T.28. – S. 161–184./
- Волчанецкий И.Б. Про ендемізм Кримської орнітофауни // Доповіді АН УССР. – 1960. – №12. – С. 1642–1644. /Volchanetskiy I.B. Pro endemism Kryms'koy ornitofauny // Dopovidi AN USSR. – 1960. – N12. – S. 1642–1644./
- Волчанецкий И.Б. Эндемики Крымской орнитофауны с точки зрения закономерностей географической изменчивости // Тр. науч.-иссл. ин-та биол. и биол. ф-та Харьковского гос. ун-та – 1962. – Т.32. – С. 73–87. /Volchanetskiy I.B. Endemiki Krymskoy ornitofauny s tochki zreniya zakonomernostey geograficheskoy izmenchivosti // Trudy nauch.-issl. in-ta biol. i biol. fak-ta Kharkovskogo gos.un-ta. – 1962. – T.32. – S.73-87./
- Волчанецкий И.Б. О географической изменчивости наряда некоторых палеарктических птиц // Проблемы орнитологии. Сб. науч. трудов. – 1964. – С. 83–91. /Volchanetskiy I.B. O geograficheskoy izmenchivosti naryada nekotorykh palearkticheskikh ptits // Problemy ornitologii. Sb. nauch. trudov. – 1964. – S. 83–89./
- Волчанецкий И.Б. Закономерные географические изменения наряда жаворонков и вопрос о распространении этого семейства. // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1968. – Т.73, №2. – С. 5–17. /Volchanetskiy I. B. Zakonomernyye geograficheskiye izmeneniya naryada zhavoronkov i vopros o rasprostraneni etogo semeystva // Bull. MOIP, otd. biol. – 1968. – T.73, N2. – S. 5–17./

- Волчанецкий И.Б. К изучению географической изменчивости рисунка окраски оперения птиц // Проблемы эволюции. Сб. науч. трудов. – Новосибирск, 1972. – Т.2. – С. 56–78. /Volchanetskiy I.B. K izucheniyu geograficheskoy izmenchivosti risunka okraski opereniya ptits // Problemy evolyutsii. Sb. nauch. trudov. – Novosibirsk, 1972. – Т.2. – С. 56–78./
- Волчанецкий И.Б. Изменчивость рисунка и окраски оперения овсянок // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1980. – Т.85, вып.3. – С. 148–159. /Volchanetskiy I.B. Izmenchivost' risunka i okraski opereniya ovsyank // Bull. MOIP, otd. biol. – 1980. – Т.85, vyp.3. – С. 148–159./
- Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор. Пер. с англ. – М., 1953. – 1041с. /Proiskhozhdeniye cheloveka i polovoy otbor. Per. s angl. – M., 1953. – 1041s./
- Есилевская М.А. Эколого-морфологические особенности челюстного аппарата и органов полета палеарктических жаворонков. Автореф. дис. ... канд. биол. наук / 03.00.08 – зоология. – Харьков, 1968. – 25с. /Yesilevskaya M.A. Ekologo-morfologicheskiye osobennosti chelyustnogo apparata i organov polyota palearkticheskikh zhavoronkov. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk / 03.00.08 – zoologiya. – Kharkov, 1968. – 25s./
- Есилевская М.А. Эколого-морфологические особенности челюстного аппарата и органов полета жаворонков (Alaudidae) // Науч. докл. Высшей школы. Биол. науки – 1972. – №7. – С. 25–32. /Yesilevskaya M.A. Ekologo-morfologicheskiye osobennosti chelyustnogo apparata i organov polyota zhavoronkov (Alaudidae) // Nauch. dokl. Vyshey shkoly. Biol.nauki. – 1972. – N7. – С. 25–32./
- Карташев Н.Н. Систематика птиц. – М., 1974. – 367с. /Kartashov N.N. Systematika ptits. – M., 1974. – 367s./
- Кистяковский А.Б. Половой отбор и видовые опознавательные признаки у птиц. Дис. ... докт. биол. наук / 03.00.08 – зоология. – К., 1958. – 200с. /Kistyakovskiy A.B. Polovoy otbor i vidovyye opoznavatel'nyye priznaki u ptits: dis. ... dokt. biol. nauk / 03.00.08 – zoologiya. – K., 1958. – 200s./
- Козлова Е.В. Авифауна Тибетского нагорья, ее родственные связи и история. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1952. – Т.IX, вып.4. – С. 45–78. /Kozlova Ye.V. Avifauna tibetskogo nagor'ya, yeye rodstvennyye svyazi i istoriya // Tr. Zool. in-ta AN SSSR. – 1952. – Т.IX, vyp.4. – С. 45–78./
- Кучерук В.В. Некоторые черты экологии рогатого жаворонка – типичного обитателя монгольских степей // Материалы 3 Всес. орнитол. конф. – Львов, 1962. – Т.2. – С.78. /Kucheruk V.V. Nekotoryye cherty ekologiy roगतого zhavoronka – tipichnogo obitatelya mongol'skikh stepey // Materialy 3 Vses. ornitol. konf. – L'vov, 1962. – Т.2. – С.78./
- Пидопличко И.Г. История фауны степей // Животный мир СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – Т.3. – С. 56–79. /Pidoplichko I.G. Istoriya fauny stepey // Zhivotnyy mir SSSR. – M.-L.: izd-vo AN SSSR, 1950. – Т.3. – С. 56–79./
- Портенко Л.А. Отряд Passeriformes – Воробьиные // Птицы СССР. Ч.3. – М.-Л.: изд-во АН СССР, 1954. – С. 1–256. /Portenko L.A. Otryad Passeriformes – Vorob'inye // Ptitsy SSSR. Ch.3. – M.-L. izd-vo AN SSSR, 1954. – С.1–256./
- Портенко Л.А. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. – Л.: Наука, 1973. – Ч.2. – 343с. /Portenko L.A. Ptitsy Chukotskogo poluostrova i ostrova Vrangelya. – L.: Nauka, 1973. – Ch.2. – 343s./
- Серебровский П.В. Послеледниковое формирование современной фауны и воздействие человека на природу // Животный мир СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1937. – Т.1. – С. 45–78. /Serebrovskiy P.V. Poslelednikovoye formirovaniye sovremennoy fauny i vozdeystviye cheloveka na prirodu // Zhivotny mir SSSR. – M.-L.: izd-vo AN SSSR, 1937. – Т.1. – С.45–78./
- Флинт В.Е., Бёме Р.Л., Костин Ю.В., Кузнецов А.А. Птицы СССР. – М.: Мысль, 1968. – 345с. /Flint V.Ye., Beme R.L., Kostin Yu.V., Kuznetsov A.A. Ptitsy SSSR. – M.: Mysl', 1968. – 345s./
- Backer S. Birds of British India. – London: A.Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt, 1923–1931. – 450p.
- Beecher W.A. Philogeny of the Osciens // Auk. – 1953. – Vol.70, N3. – С. 34–38.
- Hartert E. Vögel der paläarktischen Fauna. – Berlin, 1910. – 936s.
- Pätzold R. Die Feldlerche (*Alauda arvensis*). – Die neue Brehm-Bücherei, 1963. – 123p.
- Makatsch W. Wir beschtimmen die Vögel Europas. – Dresden, 1966. – 456p.
- Pätzold R. Die Feldlerche (*Alauda arvensis*). Die neue Brehm – Bücherei, 1963. – P. 56–58.
- Paynter R.A. Biology and evolution of the Atlapetes (Aves, Emberizinae) // Bull. Mus. Compar. Zool. – Cambridge: Mass., USA, 1972. – Vol.148, №7. – P.45.
- Paynter R.A., Storer R.W. Check-list of birds of the world. – Cambridge: Mass., USA, 1970. – Vol.13. Emberizinae. – 443p.
- Sharpe R.B. Katalog of British Museum. – London, 1890. – Т.XIII „Alaudidae“. – 568s.
- Vaurie C. Bunting // A New Dictionary of Birds. Edited by A. Landsborough Thomson. Nelson, London, and McGraw-Hill, New York, 1964. – P.817.
- Wetmore A. Song and garden birds of America. – Washington, 1964. – 400s.

Представлено: В.Л.Мешкова / Presented by: V.L.Meshkova
 Рецензент: В.А.Токарський / Reviewer: V.A.Tokarsky
 Подано до редакції / Received: 24.04.2015