

О виде и видообразовании

С.М.Яблоков-Хнзорян

Второе издание. Первая публикация в 1981*

Вопросы о том, как протекает процесс видообразования и что следует считать критерием видового таксона, до сих пор не решены, хотя за последние годы по ним обоим накоплены новые данные. В этой статье мы хотим вкратце рассмотреть оба этих вопроса.

Долгое время процесс видообразования обязательно связывали с наличием изоляции между популяциями, в которых со временем накапливалось всё большее количество различных мутаций, что приводило в конечном счёте к их обособлению в разные виды. Когда же такая изоляция отсутствовала, спаривание мутантов друг с другом и с дикой формой должно было якобы привести к перемешиванию геномов то тех пор, пока мутанты не оказывались изолированными физиологически, в результате чего их спаривание становилось невозможным или приводило к появлению неполноценного потомства. Соответственно и видовая принадлежность устанавливалась исходя из наличия физиологической изоляции.

Крайнюю позицию в этом отношении издавна заняли Майр (Mayr 1942 и многие последующие работы) и его многочисленные приверженцы, утверждавшие, что всякое видообразование должно протекать обязательно аллопатрически, т.е. в пространственно изолированных друг от друга популяциях. Однако под давлением очевидности сам Майр (Mayr 1978) вынужден сейчас признать наличие и других путей видообразования, в том числе и симпатрического. В своей последней работе Уайт (White 1978) выделяет пять таких путей: 1) аллопатрический, соответствующий исходным представлениям Майра; 2) симпатрический, связанный в основном с трофической специализацией; 3) стазипатрический, по терминологии Уайта, вызванный хромосомными перестройками; 4) полиплоидный, обычный у растений, но редкий у животных; 5) асексуальный (бесполое размножение).

Особо рассматриваются процессы видообразования, связанные с клинальной и локализованной изменчивостью (area-effect); гибридизация хотя и рассматривается, но в особый процесс не выделяется.

Из всех этих путей видообразования в изоляции нуждается лишь первый, но Уайт продолжает приписывать ему большую роль, что спорно.

* Яблоков-Хнзорян С.М. 1981. О виде и видообразовании // *Журн. общ. биол.* **42**, 6: 814-821.

Исследованиями популяционных генетиков уже давно установлено (Ли 1978), что перестройка частоты двух аллелей в геноме любой популяции под влиянием отбора может протекать очень быстро, когда частота этих аллелей сходная, и очень медленно, когда одна из них становится редкой. Соответственно, геном популяции в целом способен перестраиваться быстро, но вытеснение из него любой аллели требует очень длительного времени, в особенности при слабом воздействии отбора.

Блестящим подтверждением этого факта служат многочисленные общеизвестные явления.

Так, широкое применение химикатов против самых разнообразных вредителей привело к появлению среди них, часто даже за несколько поколений, новых форм, иммунных к этим химикатам. Хорошо известна также замена белой окраски крыльев в чёрную у многих бабочек в связи с загрязнением среды в фабричных местностях, где стволы деревьев, на которые садились эти бабочки, из светлых стали тёмными из-за гибели покрывающих их лишайников (Kettlewell 1961).

В обоих случаях преобразования были вызваны не появлением новых целесообразных мутаций, а перестройкой генома за счёт уже в нём имеющихся, но очень редких мутантов. Во всех случаях изменившиеся популяции не были изолированы от тех соседних, которые сохранили свой исходный геном.

Этими данными доказывается, что, несмотря на наличие скрещиваний между такими популяциями, это не отражается на конечном результате. Таким же путём популяции смогут изменить свой геном при возникновении мутаций или любого другого наследственного преобразования, если это для них полезно. Иными словами, любая популяция, оказавшаяся в особых условиях среды, способна целесообразно перестроить свой геном независимо от наличия изоляции от соседних, а дальнейшие изменения среды приведут к новым перестройкам таким же путём. Этими простыми соображениями объясняется также появление клинальной или локализованной изменчивости, которые заведомо не зависят от изоляции, и наличие бесчисленных примеров разорванных видовых ареалов, дизъюнкции которых восходят иногда к миоцену, а может быть, и древнее. Так, существует много видов, общих Новому и Старому Свету, материкам и издавна обособившимся островам, многие виды, известные из Европы и Дальнего Востока, не обнаружены в Сибири и т.д. Имеются также примеры современных видов, неотличимых от инклюзов янтаря, в том числе: *Fannia scalaris* F. (Diptera), *Ceratoppia bipilis* Hermann, *Eremaes oblongus* Koch, *Nothrus horridus* Hermann (= *Camisia horrida*) (все три – орибатидные клещи), *Eutyrrapha pacificcia* (Coquebert) (Blattoidea), *Machilis polypoda* Linnaniemi (Thysanura), *Schindalmonotus hystrix* Attems (Diplopoda),

Lasius niger L. (= *Schiefferdeckeri* Mayr) (Formicidae) и т.д. (Larsson 1978), а также мавританская козявка *Tenebroides mauritanica* L. (Coleoptera).

Наряду с очень древними видами известны и очень молодые, из которых, пожалуй, наиболее замечательные связаны с фауной озера Ланао на Филиппинах (Myers 1960). Согласно палеогеографическим данным, это озеро образовалось приблизительно 10 тыс. лет тому назад, оно заселено 18 эндемичными видами рыб, возникшими, все, от одного вида усача из рода *Barbus* (Cyprinidae), широко распространённого на этих островах. Эти виды распределены по пяти эндемичным родам, правда, малохарактерным. В озере Набугато (Уганда) не менее пяти видов рыб образовалось за 4 тыс. лет. В озере Виктория, появившемся в плейстоцене около 500 тыс. лет тому назад, известно 170 близких эндемичных видов рыб и т.д.

Эти данные и многие сходные свидетельствуют о том, что процесс видообразования не является ни функцией времени, ни функцией пространства, как это часто допускается, но зависит лишь от хода изменений условий существования организмов, специфичных для каждого вида. Но эти условия не тождественны условиям изменения среды, так как эти последние могут отразиться по-разному на разных видах или не отразиться вовсе. Так, давно известны примеры как эвритопных, так и стенотопных видов, степень приспособления которых к определённым условиям среды может быть совершенно разной. Некоторые растения нуждаются в весьма постоянном рН воды, для других он может изменяться в широких пределах, некоторые паразиты способны развиваться лишь в определённом хозяине, а другие – в весьма разнообразных и т.д. Многие эвритопные виды, как, например, облепиха, могут заселять громадные пространства, не проявляя внутривидовой изменчивости, другие изменяются клинально или образуют ряд подвидов, викарирующие виды также нередки.

Вообще процесс видообразования должен протекать тем интенсивнее, чем больше колеблются условия среды, хотя экстремальные колебания приводят к массовому вымиранию видов. Таким образом, возможно наметить расположение и активность основных центров видообразования на земном шаре, как мы об этом уже писали (Яблоков-Хнзорян 1959, 1961, 1971). Как правило, чем экосистема богаче экологическими нишами, тем богаче её биота, как это легко показать на примере горных массивов. Наряду с этим мы уже отмечали (Яблоков-Хнзорян 1971), что у насекомых внутривидовая изменчивость зависит от их местообитания и наиболее богата в лесной подстилке. То же можно сказать и об их видовом составе. Соответственно, у насекомых всюду преобладает симпатрическое видообразование, хотя этот факт ещё не нашёл общего признания. Однако по этому поводу Уайт (White

1978, с. 249) пишет: «Симпатрическое видообразование не является, по-видимому, исключительным процессом, имеющим в целом скромное значение, но одним из главных процессов эволюции, по крайней мере у таких организмов, как растительноядные насекомые и многие паразиты, которые специализировались трофически и по образу жизни». Однако трофическая специализация отнюдь не является главным условием симпатрического видообразования, как это легко показать на множестве примеров.

Чтобы не быть голословным или слишком многословным, я ограничусь лишь следующими напоминаниями.

Навозом питаются лишь немногие группы насекомых, в основном из жесткокрылых и двукрылых. Среди жесткокрылых навозники насчитывают богатый ассортимент родов, в том числе роды *Aphodius* Ill. и *Onthophagus* Latr., которые распространены почти всесветно и включают каждый более тысячи видов. Хотя некоторые из них проявляют определённую трофическую специализацию, но большинство питается одним и тем же субстратом и на одной навозной куче часто легко обнаружить богатый видовой ассортимент навозников. Хотя экология этих видов ни для одного из них тщательно не изучена, вряд ли можно сомневаться в том, что она в чём-то специфична для каждого вида. Однако большинство из них образовалось в степях в эпоху расцвета гиппарионовой фауны и в значительной мере симпатрично.

Среди ксилофагов многие группы насчитывают ряд близких многоядных видов. Однако на одном дереве они распределены по разным участкам в зависимости от толщины коры и некоторых других показателей. При случайном обеднении видового состава площадь этих участков расширяется так, чтобы захватить весь ствол, что свидетельствует о роли конкуренции. Конкуренция должна также играть большую, хотя часто невыясненную роль в распределении многих других организмов, в том числе и навозников. Во всех случаях возможность сожительства видов следует приписать отличиям в их экологии. К сожалению, точные данные на этот счёт немногочисленны. Пожалуй, наиболее достоверные из них имеются для некоторых вредителей складов.

Так, канадские энтомологи длительное время изучали экологию двух близких видов чернотелок, по-видимому, аллопатрического происхождения, но обычных космополитов – *Tribolium castaneum* Herbst и *T. confusum* Duv. Ими было показано, что, хотя эти виды прекрасно размножаются на одном и том же корме и при тождественных условиях среды, если они постоянны, один вид вытесняет другой из-за большей выживаемости и плодовитости при данных условиях; но незначительное изменение условий, обычное на складах, часто обеспечивает совместное размножение обоих видов (хотя в Армении первый из них гораздо обычнее второго). Этими данными лишний раз подтверждается

полноценность закона Гаузе, согласно которому два вида не могут ужиться в одной и той же экологической нише.

Но если у насекомых преобладает симпатрический процесс видообразования, у позвоночных, в особенности у высших, этот процесс имеет гораздо меньшее значение из-за их большей степени свободы по отношению к физическим условиям среды, большей подвижности, многоядности и т.д., так что их экологические ниши достаточно отличаются от таковых у насекомых. Соответственно, у позвоночных преобладает аллопатрический процесс видообразования, что побудило Майра и многих других специалистов по позвоночным к слишком поспешным обобщениям. Именно скромности значения симпатрического видообразования следует приписать скудость видового состава позвоночных. У растений крупную роль играет процесс полиплоидного видообразования.

В конечном счёте процесс видообразования всегда сводится к преобразованию организмов, вызванному способностью приспособиться к условиям среды. Часто он связан с изменениями этих условий, но он протекает также под воздействием популяций, сожительства в экосистеме.

Вообще, когда популяция оказывается в экстремальных для неё условиях среды, её эволюция в первую очередь направлена на хоть сколько-нибудь возможное выживание в этих условиях. Но в подавляющем большинстве случаев условия среды для неё нормальные, а её выживание будет зависеть в первую очередь от влияния биологического фактора, чем определяется выбор её экологической ниши. Так, тли находят защиту от своих врагов – кокциnellид на некоторых растениях (Hodek 1973), многие галофиты растут на солончаках не потому, что нуждаются в солёной воде, но чтобы избавиться от конкуренции, многие насекомые ищут защиту в муравейниках и термитниках и т.д. Будущие экологические исследования выявят, по-видимому, ещё громадное количество новых, до сих пор не изученных зависимостей такого рода, но уже сейчас такие примеры обильны. Однако приспособление к определённым экологическим нишам часто влечёт за собой перестройку популяционного генома.

Таким образом, любой процесс видообразования определяется ходом экологической специализации вида и именно она должна в принципе служить её настоящим критерием уже потому, что условия существования любого вида определяются лишь его экологией. Но на практике охарактеризовать этот критерий невозможно из-за его большой внутривидовой лабильности.

Представление об экологической специфичности давно уже признано многими биологами, в частности Майром (Mayr 1969), а покойный академик С.С.Шварц (1969) усиленно настаивал на этом моменте.

Оно находит своё выражение в признании за каждым видом особой экологической ниши. Однако это положение до сих пор оспаривается, в частности Уайтом (White 1978), который при этом ссылается на обилие исключений, хотя сам приводит лишь пример парапатрических видов.

Как известно, парапатрическими называют родственные виды, ареалы которых частично перекрываются, так что, по мнению Уайта, эти виды заселяют местами одну и ту же экологическую нишу. Но он при этом полностью игнорирует закон Гаузе, которого вообще не цитирует. Однако вряд ли можно сомневаться в том, что во всех случаях сожителство видов возможно лишь по тем же причинам, что и для видов чернотелок, о которых мы уже упоминали выше.

Если процесс видообразования всегда связан с изменением экологической ниши вида, то этим ещё не объясняется ход эволюции, который всегда зависит от действия естественного отбора, но подчиняется двум разным направлениям его, названным нами дарвиновским и «трофическим» (Яблоков-Хнзорян 1972). Именно этот последний определяет основные структурные особенности любой экосистемы и направляет основной ход макроэволюции, сыграв в природе громадную роль. К сожалению, здесь нам нет возможности остановиться на этом важном вопросе, который к тому же не отражается на понимании видового таксона.

Невозможность установить чёткое определение вида ни на морфологической, ни на экологической основе привело к выдвиганию биологического критерия вида, нашедшего очень широкое признание. Оно охарактеризовано наличием у каждого вида физиологической изоляции от прочих. Но как возникает такая изоляция?

Любой процесс видообразования связан с перестройкой геномов. Если она окажется настолько значительной, что отразится отрицательно на потомстве от скрещивания изменённой формы с исходной, то всякая мутация, вызывающая или усиливающая физиологическую изоляцию этих форм, будет благотворной, так как она сократит количество неполноценных гибридов и ограничит растрачивание гамет. Поэтому она закрепится в популяции, но лишь в тех случаях, когда она избавит её от нежелаемых скрещиваний. Следовательно, физиологическая изоляция излишня между видами, которые по той или иной причине в природе скрещиваться не могут, что проверяется на таких примерах, как белый *Ursus maritimus* и бурый *U. arctos* медведи и на многих других (Gray 1954, 1958; Шварц 1969). Таким образом, физиологическая изоляция отнюдь не обязательно связана с процессом видообразования. Иными словами, «виды не потому виды, что они не скрещиваются, а они потому не скрещиваются, что они виды» (Шварц 1969, с. 149). Однако в природе встречается очень много гибридов, в особенности среди растений, а у примитивных могут скрещиваться и

особи разных родов. Что же касается последовательности в процессе видообразования, то, хотя, как правильно об этом писал С.С.Шварц, физиологическая изоляция должна обычно наступить лишь после образования видов, в некоторых случаях, как при стазипатрическом или полиплоидном процессе видообразования, эти процессы могут совпасть с физиологической изоляцией, а иногда и предшествовать ей. Однако уже тот факт, что хромосомные перестройки и полиплоидия необязательно связаны с появлением новых видов, свидетельствует о второстепенном значении этих явлений, хотя остаётся бесспорным, что популяции, вполне изолированные физиологически, не могут принадлежать к одному и тому же виду. Но такая изоляция может проявиться не скачкообразно, как это было бы желательно для использования её как видового критерия, а ступенчато.

Так, например, при скрещивании двух плохо различимых видов жесткокрылых – кокцинеллид *Propylea quatuordecimpunctata* L. и *P. japonica* Thunb., – местами сожительствоющих, жизнеспособность гибридов первого поколения почти нормальная, но у следующих она всё менее полноценна, а шестое поколение стерильно (Sasaji *et al.* 1975). Поскольку это количество поколений нет причин считать предельным, то нет основания отрицать возможность появления стерильных гибридов и в более поздних поколениях, что обезоруживает исследователей. Степень полноценности гибридов может зависеть от пола или специфики партнёров. Так, гибридные самцы могут быть стерильными, а самки – плодовитыми или стерильность гибридов может зависеть от видовой принадлежности самца (Ayala *et al.* 1974; Dobzhansky 1975). Иногда стерильность гибридных самцов вызвана микроорганизмами, являющимися безвредными симбионтами их родителей. У некоторых комаров такими симбионтами оказалась риккетсия *Wolbachia pipientia* (Yen, Barr 1974), у дрозофил – ещё неописанный вид микоплазм (Ehrman, Williamson 1965; Kernaghan, Ehrman 1970; Williamson, Ehrman 1968). Воздействием микоплазм стремятся также объяснить, почему гибридные самцы от двух близких видов дрозофил, взятых в природе, могут быть плодовитыми, но становятся стерильны, когда родителей размножают в лаборатории около года (Dobzhansky, Pavlovsky 1975).

Во многих случаях использование биологического критерия вида не привело к чётким выводам, поэтому одними биологами некоторые формы расцениваются как виды, а другими – как подвидовые таксоны, называемые разными терминами (incipient species, semispecies etc.).

Создавшаяся неопределённость побудила ряд биологов изучать наследственность организмов на молекулярном уровне. Однако проведённые исследования строения нуклеиновых кислот и белков, несмотря на их тщательность, не сумели разрешить вопроса. Увлечение кариологией, в особенности у рода дрозофил, привело к описанию громадного

количества новых видов этого рода, но и здесь возникли трудности. Так, сейчас известны виды, неотличимые друг от друга по строению гигантских хромосом, которые названы гомосеквентными (Carson *et al.* 1967). Известны также виды, гигантские хромосомы которых отличаются лишь толщиной их полос, вызванных, по-видимому, их дупликацией, но у одного и того же вида она может быть многократной, например, двукратной у одной особи и четырёхкратной – у другой. Интересные отличия обнаружены у хромосом ламповых щёток амфибий. Но в большинстве случаев даже применение новейших методов не позволяет различать хромосомы разных видов, а у одного и того же вида число хромосом и их форма могут быть весьма разными. Хромосомным перестройкам сейчас стали приписывать большое эволюционное значение, однако они могут быть разнообразными у одного и того же вида. Так, у 42 видов дрозофил обнаружено 592 инверсии, причём в среднем на каждый вид их приходится 14 различных, а в пределе – 50 (Stone 1962).

Много работ посвящено изучению частоты нахождения определённых аллелей в хромосомах одного и того же вида и разных видов с подсчётом «коэффициента отдалённости» или обратному ему «коэффициента сходства» с помощью той или иной математической формулы ((Nei 1972; Rogers 1972). Но у разных видов одного и того же рода коэффициент сходства может колебаться от 0.15 до 0.99, а у подвидов – от 0.65 до 0.92 (White 1978), что, возможно, связано с малым количеством изученных аллелей (от 14 до 41), так что до сих пор этим методом полезных указаний для нашей цели не получено.

Таким образом, следует признать, что, хотя любой таксон должен обладать специфическим геномом, охарактеризовать его какими бы то ни было количественными показателями невозможно, по-видимому, потому, что даже единичная точечная мутация может иметь для вида гораздо большее значение, чем сложная перестройка. Иными словами, решающее значение имеет не количество, а качество, как это убедительно явствует из сравнительных исследований человека и человекообразных обезьян, геномы которых удивительно близки.

Сейчас стали придавать всё большее значение изучению белков и выявлению аллозимов, т.е. сходных ферментов, обладающих, однако, видовой специфичностью. Этим путём удалось охарактеризовать ряд видов позвоночных и моллюсков, но не насекомых. Если этот критерий выдержит проверку временем, то в систематике он сыграет огромную роль, однако трудно себе представить, что не обнаружатся мутации, изменяющие строение аллозимов, но не отражающиеся на видовой принадлежности мутанта.

Видовой критерий пробовали также обнаружить в серологических, физиологических и этологических реакциях, но до сих пор безуспешно.

Поэтому и сегодня остаётся полноценным заключение С.С.Шварца (1969, с. 173), что «специфика вида проявляется лишь на эволюционном и экологическом уровне. Формальный критерий определения вида, даже основанный на применении новейших методов исследования (кариологии, “протеиновой таксономии”, иммунологии) принципиально непригоден». Но этим заключением несколько не снижается большая биологическая ценность этих исследований, а установление чёткого эволюционного и экологического критерия вида сейчас невозможно. Тем не менее вряд ли можно сомневаться в том, что вид остаётся реальной формой в природе существующей категории.

Правда, давно уже писалось, что в природе существуют только особи, и эту точку зрения продолжают защищать и сейчас (Ehrlich, Holm 1962). Но с этих позиций и существование особи оспоримо, так как накапливается всё большее количество указаний о том, что каждая особь представляет своеобразный микробиоценоз, в котором проживает несколько особей, но эти особи часто вошли в такое тесное сожительство, что их обособление становится условным. Так, даже у бактерий обнаружен ряд плазмид (или эписом) и пластид, которым сейчас приписывают симбиотическое происхождение. У эвкариотов от симбиотических микроорганизмов произошли митохондрии и хлоропласты (Boshetti 1978). Часто допускают у всех организмов существование особых вирусов, деятельность которых, однако, проявляется лишь при определённых условиях, например, при раковых заболеваниях или при указанной нами выше стерилизации гибридов. Известно также громадное количество примеров разнообразных симбионтов и паразитов как у животных, так и у растений. Имеются и своеобразные частные случаи, как, например, лишайники, паразитирование самца на самке и т.д., а у ряда видов могут образовываться колонии или кормусы, в которых обособление особей становится достаточно условным.

Несмотря на громадные успехи биологии за последние десятилетия, имеющиеся данные свидетельствуют о том, что выяснение видового критерия не только не уточнилось, но ещё больше запуталось. Однако значение этого вопроса для биологов любого профиля настолько велико, что его решение необходимо по крайней мере как временное правило.

Как мы уже указывали (Яблоков-Хнзорян 1968), любое определение вида приемлемо лишь постольку, поскольку оно характеризует звено. В понимании современных систематиков видовой критерий представляет действительное определение фиктивного понятия, тогда как биологический критерий является фиктивным определением действительного явления. Иными словами, систематический таксон позволяет отнести каждую особь к чётко охарактеризованной группе особей, но этот таксон фиктивный, так как может объединять весьма разные

организмы. Тем не менее сохранение такого таксона необходимо для работы любого биолога, что фактически общепризнано. Поэтому до тех пор, пока не будут разгаданы тайны жизни, наиболее целесообразным нам представляется чёткое принятие понятия вида, выработанного систематиками. Но такое решение приводит к упразднению видов-двойников, если понимать под этим термином лишь те из них, которые неотличимы морфологически на какой либо стадии онтогенеза, в том числе личиночной или яйцевой, учитывая также анатомические и кариологические признаки. Поэтому было бы, по-видимому, желательным выделить эти виды-двойники в особый международно признанный таксон, подчинённый видовому, но обособленный от всех прочих внутривидовых. Этот таксон логично назвать *interspecies*, так как этот термин единственный, имеющийся до сих пор на латинском языке (Ripley 1945) для этого таксона.

Литература

- Ли Ч. 1978. *Введение в популяционную генетику*. М.
- Шварц С.С. 1969. *Эволюционная экология животных*. Свердловск.
- Яблоков-Хнзорян С.М. 1959 // *Зоол. журн.* **38**, 4.
- Яблоков-Хнзорян С.М. 1961 // *Зоол. журн.* **40**, 6.
- Яблоков-Хнзорян С.М. 1968 // *Журн. общ. биол.* **29**, 6.
- Яблоков-Хнзорян С.М. 1971 // *Проблемы эволюции*. Новосибирск, **2**.
- Яблоков-Хнзорян С.М. 1972 // *Журн. общ. биол.* **33**, 6.
- Ayala F.J., Tracey M.L., Hedgecock D., Richmond R.C. 1974 // *Evolution* **28**.
- Boshetti R. 1978. *Biogenese der Chloroplasten und Mitochondrien*. Stuttgart; New York.
- Carson H.L., Clayton F.E., Stalker H.D. 1967 // *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **57**.
- Dobzhansky Th. 1975 // *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **72**.
- Dobzhansky Th., Pavlovsky D. 1975 // *Evolution* **29**.
- Ehrlich P., Holm R.W. 1962 // *Science* **137**.
- Ehman L., Williamson D.L. 1965 // *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **54**.
- Gray P. 1954. *Mammalian hybrids*. London.
- Gray P. 1958. *Bird hybrids*. London.
- Hodek I. 1973. *Biology of Coccinellidae*. Prague.
- Kernaghan R.P., Ehrman L. 1970 // *Chromosoma* **29**.
- Kettlewell H.B.D. 1961 // *Ann. Review of Entomol.* **6**.
- Larsson S.G. 1978. *Baltic amber – a palaeobiological study*. Klampenborg.
- Mayr E. 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia Univ. Press.
- Mayr E. 1969. Species, speciation and chromosomes // *Compar. Mammalian Cytogenetics*.
- Mayr E. 1978 // *Scientific American* **239**, 3.
- Myers G.S. 1960 // *Evolution* **14**.
- Nei M. 1972 // *Amer. Natur.* **106**.
- Ripley S.D.J. 1945 // *Washington Acad. Sci.* **35**.

- Rogers J.G. 1972 // *Studies in Genetics* 7. Univ. Texas Publ. № 7213.
Sasaji H., Yahara R., Saito M. 1975 // *Mem. Fac. Educ. Fukui Univ.* 2 (25), 3.
Stone W.S. 1962 // *Studies in Genetics* 2. Univ. Texas Publ. № 6205.
White M.J.D. 1978. *Modes of speciation*. San Francisco.
Williamson D.L., Ehrman L. 1968 // *Nature* 219.
Yen J.H., Barr A.R. 1974. *The use of genetics in insect control*. Amsterdam.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2012, Том 21, Экспресс-выпуск 717: 51

Встреча таёжной мухоловки *Ficedula mugimaki* в окрестностях Сургута

А.А.Емцев, А.А.Дренин

Второе издание. Первая публикация в 2006*

Западная граница гнездового ареала таёжной мухоловки *Ficedula mugimaki* в Западной Сибири проходит в Томской области и лишь незначительно на северо-западе – в Тюменской (крайний восток Ханты-Мансийского автономного округа) (Рябицев 2001). Западнее, в Ханты-мансийском автономном округе, её отмечали как залётную в Юганском заповеднике (Стрельников, Стрельникова 1998).

В 2002 году в окрестностях деревни Сайгатина (24 км к западу от Сургута) в первой половине июля таёжные мухоловки нам встретились дважды. В первом случае наблюдали самца, поющего на проводе ЛЭП возле сосняка-брусничника, во втором, несколькими днями позже, сидящую на кусте ивы у низинного болота птицу, предположительно – самку.

Литература

- Рябицев В.К. 2001. *Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири: Мправочник-определитель*. Екатеринбург: 1-608.
Стрельников Е.Г., Стрельникова О.Г. 1998. Краткие комментарии к распространению некоторых видов птиц в бассейне Большого Югана // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 173-180.



* Емцев А.А., Дренин А.А. 2006. Встреча таёжной мухоловки в окрестностях Сургута // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 74-75.