

УДК 598 : 57.063.7+575.856 (04)

ДВІЙНИКОВІ ТАКСОНОМІЧНІ КОМПЛЕКСИ СЕРЕД ПТАХІВ ФАУНИ СХІДНОЇ ЄВРОПИ

І. Загороднюк, Г. Фесенко

Двійникові таксономічні комплекси серед птахів фауни Східної Європи. — І. Загороднюк¹, Г. Фесенко². — Розглянуто поширення серед птахів Східної Європи двійникових та інших груп проблематичних видів, визнання та ідентифікація яких дають найбільший внесок в оцінки різноманіття фауни. У Східній Європі таких груп 58, у т. ч. 31 група належить до негоробиних і 27 груп – до горобиних птахів (разом 136 видів). В переважній більшості проблемні види складають алопатричні пари або є “польовими двійниками”, тобто “частковими двійниками”, визначення яких ускладнене при розпізнаванні окремих віково-статевих груп. Прояв двійниковості у птахів має виразну сезонність і є найнижчим у репродуктивний період. Частка двійникових груп у птахів найнижча (11 %) порівняно з іншими класами хребетних, що визначається рівнем розвитку комунікативних систем. Розглядається можливе адаптивне значення часткової двійниковості птахів у зв'язку з їх репродуктивним циклом.

Ключові слова: види-двійники, близькі види, птахи, фауна, видове багатство, біорізноманіття, Східна Європа.

Адреса: ¹ Ужгородський національний університет, вул. Волошина, 54, Ужгород, 88000, Україна, електронна пошта: zoozag@ukr.net. ² Інститут зоології НАН України, вул. Хмельницького, 15, Київ–30, 01601, Україна.

Sibling Taxonomical Complexes among Birds of Fauna of the Eastern Europe. — I. Zahorodniuk¹, H. Fesenko². — Occurrence of sibling and other groups of problematical species is analyzed among East-European birds, whose recognition and identification bring an essential contribution into estimations of fauna abundance. There are 58 such groups in the Eastern Europe; of which 31 superspecies groups belong to non-passerine and 27 – to passerine birds (136 species in a total). The most of problematical species form the allopatric pairs or are “sibling in field”, i.e. “partial siblings”, identification of those is difficult for some age and sex groups. Sibling of birds is characterized by clear seasonal changes, with the smallest degree in the reproductive period. Number of complexes of sibling species among birds (11 %) is a smallest in comparison with other vertebrate classes that is determined by high level of development of bird communicative systems. Possible adaptive significance of “partial sibling” in birds is discussed in relation to their reproductive cycle.

Key words: sibling species, closed species, birds, fauna, species richness, biodiversity, East Europe.

Address: ¹ Uzhgorod National University, Voloshyn str. 54, Uzhgorod, 88000, Ukraine; e-mail: zoozag@ukr.net. ² Institute for Zoology at the NAS of Ukraine, Khmelnytsky str. 15, Kyiv–30, 01601, Ukraine; e-mail: utop@iptelecom.net.ua.

Вступ

Птахи є однією з найбагатших за видовим і родовим складом груп хребетних. У фауні Східної Європи в тих межах, які наведено нижче, налічується 431–434 видів птахів [41], з яких 305 є гніздовими, 14 трапляються тільки взимку, а 115 належать до транзитних мігрантів і залітних; 3-поміж гніздових видів 143–149 тут зимують.

Видовий склад птахів регіону досить повно представлений у фауні України: тут їх налічують 416 видів. Серед них 267–270 гніздові, з яких 132–138 зимуючі; 17 з'являються лише на зимівлі, 129 спостерігаються лише у період сезонних міграцій або мають статус залітних [3, 44].

Оцінки видового багатства орнітофауни Східної Європи та будь-якої її частини суттєво відрізняються в оглядах різних дослідників, що визначається кількома факторами, в тому числі:

1) багаторічними змінами складу фауни, включаючи зникнення (вимирання) та інвазії видів;

2) детальністю вивчення тієї чи іншої території, що зумовлено ступенем охоплення різних біотопів, екологічних груп та сезонів року;

3) змінами поглядів на склад фауни, включаючи зміни у таксономії і розумінні обсягу виду, а також уточнення видових діагнозів.

Останній фактор вносить суттєві розбіжності в наші уявлення про багатство фауни [31, 36]. У зв'язку з цим важливо окреслити коло видів, які формують найменш стабільну частину фауністичних переліків і уявлення про таксономічний статус яких можуть змінити загальні оцінки таксономічного різноманіття біоти.

Подібний аналіз в інших класах наземних хребетних цього регіону, – амфібій, плазунів і ссавців [11, 12, 16 та ін.] – показав, що цей фактор обумовлює до 20–30 % розбіжностей у формальних списках фауни і є головним у наших поточних уявленнях про багатство фауни.

Поняття полівидового комплексу

“...тут існує замкнене коло, яке вдається подолати, якщо стане можливим визначити хіатуси між таксонами” [47: 5]

Під полівидовим розумітимемо такий таксономічний комплекс, який до середини ХХ ст. визнавався як єдиний вид (часто політипний і широкоареальний), проте після систематичних ревізій розділений на два або декілька так званих “малих” видів, включаючи види-двійники і форми сумнівного рангу [11]. Такі групи близьких видів зазвичай позначають як *надвиди* (superspecies), таксономічна структура всередині яких є проблематичною [39, 50, 51, 52]. Поміж інших класів тварин птахи не є винятком, і серед них існує чимало проблемних груп [28, 40, 59].

Цей огляд присвячено всьому обсягу *проблемних видів* птахів, які закономірно цілорічно або тимчасово перебувають на території Східної Європи у природному стані. До кола проблемних ми відносимо такі категорії близьких видів: аловиди; види з обмеженою гібридизацією; морфологічно близькі види з відмінностями в голосі й поведінці; види, надійні відмінності між якими відомі лише для окремих віково-статевих груп (зокрема шлюбних самців); види, що добре відрізняються в камеральних умовах, але для їх визначення в природі потрібен певний досвід.

Загалом у складі орнітофауни регіону є 58 проблемних груп видів (табл. 1–2). Основу цих груп складають види, що мало відмінні у польових умовах, зокрема при дистанційному визначенні, а також ті, що визначаються переважно не за фенотипними особливостями (розміри або забарвлення), а за більш тонкими біологічними ознаками: біотоп перебування, особливості польоту, поклик або шлюбна пісня. Гібридні форми та кольорові аберації, через які також нерідко виникають проблеми з видовою діагностикою, тут докладно не розглядаються¹.

Межі регіону

Наш аналіз стосується території Східної Європи в тих межах, які були визначені для подібних досліджень, проведених нами в інших класах тетрапод [11, 13, 16 та ін.], що дозволяє зробити відповідні порівняння.

Південна межа регіону дослідження проходить від гирла Сірету до гирла Дунаю і далі – вздовж узбережжя Чорного моря, включаючи Крим, – до гирла Кубані, а потім – через Кумо-Маницьку западину – до узбережжя Каспію. На сході регіон обмежений Волгою, від гирла до впадіння в неї Ками, далі – Вяткою та її притокою р. Молома до р. Юг, що є притокою Сухони.

¹ Проблема гібридів між диференційованими видами не має прямого відношення до теми поширення двійникових систем у птахів, але в частині випадків явище гібридизації тісно співвідноситься з явищем двійниковості. Проблемними у птахів є також кольорові аберанти – меланісти, флавісти, альбіноси.

Північна межа регіону не досягає північних морів і проходить через верхів'я р. Вага, між озерами Веже і Лача до Онезького озера, а далі – по р. Свир, південним берегом Ладозького озера, вздовж р. Нева і південного узбережжя Фінської затоки. На заході межа регіону йде пд.-сх. узбережжям Балтики до гирла Німана і далі – через верхів'я річок Нарев, Західний Буг, Прип'ять, Вепш, Сан, по центральному вододілу Східних Карпат і, замикаючи коло, вздовж Сірету – до його впадіння в Дунай.

Розширення меж регіону дослідження до північних морів, Уральський гір і північних схилів Кавказу дуже мало вплинуло би на склад орнітофауни, і її список збільшився би лише на 2–3 %. Це не може істотно позначитися на результатах нашого дослідження. Птахи формують надзвичайно динамічні популяційні системи, межі поширення видів, як загалом та і сезонні, доволі мінливі. У будь-якому разі обсяг регіону достатній для вирішення поставлених задач.

Негоробині птахи

“При детальному розгляді білощокий крячок виявився білокрилим” (зі щоденника колеги)

Загалом у фауні Східноєвропейського регіону є 31 проблемна група негоробиних птахів, які представляють 9 рядів з 21 наявного, у тому числі: Гагароподібні (2 групи), Пірникозоподібні (1), Гусеподібні (3), Соколоподібні (6), Куроподібні (1), Журавлеподібні (1), Сивкоподібні (14), Голубоподібні (2), Зозулеподібні (1) (див. табл. 1).

Майже в усіх цих групах чіткі візуальні (дистанційні) міжвидові відмінності пов'язані з віком, статтю і сезоном. Такі відмінності властиві, насамперед, дорослим птахам, нерідко тільки в шлюбному вбранні (див. табл. 1). При цьому у видів, яким властивий статевий диморфізм, краще відрізняються, як правило, самці, а самок, як і молодих птахів, розрізнити значно складніше.

Через таку дистанційну двійниковість частини негоробиних птахів в ряді регіонів описано чимало помилкових знахідок тих чи інших видів, що створює значний “інформаційний шум”. Проте у більшості випадків такі види непогано розрізняються на колекційних зразках.

Частина видів формує складні аловидові комплекси, в яких видовий ранг окремих форм або рас довгий час не визнавали. Яскравий приклад цього – група білоголових мартинів [9, 32, 47], серед яких у фауні регіону найбільшу проблему становлять два види – мартин жовтоногий (*Larus cachinnans*) та мартин сріблястий (*L. argentatus*), з котрих останній на території України – залітний птах [45].

Серед птахів поширена міжвидова гібридизація, в результаті якої з'являються особини або популяції з проміжними ознаками [30, 41], проте на рівні фауни регіону це явище не часте.

В одному з випадків – тетерук (*Lyrurus tetrix*) і глушець (*Tetrao urogallus*) – спонтанна гібридизація має місце при високому рівні міжвидових відмінностей. Те саме стосується і гібридизації між дятлами звичайним (*Dendrocopos major*) і сирійським (*D. syriacus*) [Фр95], жовнами зеленою (*Picus viridis*) і сивою (*P. canus*) [20] та іншими видами, частина яких представляє різні роди (!).

Велику проблему для визначення не тільки в полі, але і в камеральних умовах становлять підорлик великий (*Aquila clanga*) і підорлик малий (*A. pomarina*), між якими відомі численні гібриди [8]. Зниження рангу цих форм до аловидового [10] не вирішує проблему, оскільки в їх поширенні існує зона симпатрії [54] з високою часткою гібридних особин [58].

Таблиця 1. Перелік груп негоробиних птахів, до складу яких входять проблемні види фауни Східної Європи ²
Table 1. List of groups of non-passerine birds, including problematic species of the fauna of the Eastern Europe

№	Група	Видовий склад	Суть проблеми, статус видів
1.	гагари (сіроголові)	гагара червоношия (<i>Gavia stellata</i>) + гагара чорношия (<i>G. arctica</i>)	Ускладнене визначення позашлюбних дорослих і молодих. В польових умовах часто складно визначити вид. Зблизька і в руках визначаються за формою дзьоба. Обидва види гніздяться на півночі, а зимують на півдні регіону.
2.	гагари (чорноголові)	гагара полярна (<i>Gavia immer</i>) + гагара білодзьоба (<i>G. adamsii</i>)	Ускладнене визначення позашлюбних дорослих і молодих. В польових умовах можна помітити деякі відмінності, проте без досвіду визначити складно. Зблизька і в камеральних умовах визначаються за формою дзьоба. Обидва види залітні.
3.	пірникози (менші)	пірникоза чорношия (<i>Podiceps nigricollis</i>) + пірникоза червоношия (<i>P. auritus</i>)	Складне визначення позашлюбних дорослих і молодих. В польових умовах відрізнити складно, хоча є деякі відмінні елементи забарвлення. В камеральних умовах види визначаються за формою дзьоба. Чорношия пірникоза гніздиться на півдні регіону, а червоношия – у північній частині регіону; обидва види зимують на півдні регіону.
4.	гуся (плямистолобі)	гуска білолоба (<i>Anser albifrons</i>) + гуска мала (<i>A. erythropus</i>)	Складне визначення в цілому. На відстані види складно ідентифікуються, хоча мала гуска має трохи менші розміри, більшу білу лобну пляму, жовте навколоочне кільце, але ці ознаки перекриваються. Найкраще визначаються в руках, проте є випадки гібридизації. Обидва види пролітні і зимуючі.
5.	чирянки ("зеленоголові")	чирянка мала (<i>Anas crecca</i>) + чирянка-квоктун (<i>A. formosa</i>)	Складне визначення позашлюбних самців, самок і молодих. Є деякі відмінності у забарвленні дзьоба самок; крім того, у квоктуна є білі плями при основі дзьоба, але визначення ускладнене і в камеральних умовах. Чирянка мала гніздиться переважно на півночі регіону, зимує на півдні; інший вид – залітний.
6.	черні (чорноголові)	чернь чубата (<i>Aythya fuligula</i>) + чернь морська (<i>A. marila</i>)	Ускладнене визначення самок і молодих. Частина птахів складна у визначенні через однаковий розмір білих плям навколо дзьоба, які у чубатій черні зазвичай менші. Види можуть гібридувати. Чубата чернь гніздиться переважно на півночі регіону; обидва види зимують на півдні.
7.	шуліки	шуліка рудий (<i>Milvus milvus</i>) + шуліка чорний (<i>M. migrans</i>)	Ускладнене визначення в цілому. Між видами є певні відмінності у забарвленні й формі хвоста, але без досвіду в польових умовах визначення ускладнене, особливо молодих птахів. Чорний шуліка – гніздовий, рудий – ймовірно гніздовий.
8.	луні (сірі)	лунь польовий (<i>Circus cyaneus</i>) + лунь степовий (<i>C. macrourus</i>) + лунь лучний (<i>C. pygargus</i>)	Складне визначення самок і молодих, ускладнене – самців. В полі складно визначаються самці перших двох видів, хоча в польоті їх можна розрізнити за будовою верхівки крила; в забарвленні самок і молодих всіх видів різниця не чітка, тому визначити їх складно. Надійно визначаються в руках за морфологією крила. Гніздові: степовий лунь гніздиться на пд.-сх. регіону, польовий – на півночі. Польовий лунь зимує на півдні.
9.	яструби (дрібні)	яструб малий (<i>Accipiter nisus</i>) + яструб коротконогий (<i>A. brevipes</i>)	Ускладнене визначення в цілому. Відмінні за деталями забарвлення і кольором райдужної оболонки ока, проте на відстані визначити складно. Обидва види гніздові: коротконогий яструб гніздиться на півдні регіону, малий – зимує повсюдно.

² Примітка: українські назви птахів подано за працею Г. Фесенка та А. Бокотєя [46].

№	Група	Видовий склад	Суть проблеми, статус видів
10.	канюки (“руді”)	канюк звичайний (<i>Buteo buteo</i>) + канюк степовий (<i>B. rufinus</i>)	Складне визначення молодих птахів в цілому і окремих дорослих. В польових умовах складно відрізнити молодих степових канюків від усіх вікових груп звичайного канюка, в руках відрізняються розміщенням ніздрів відносно краю дзьоба. Степовий канюк гніздиться на півдні регіону і подекуди зимує; звичайний канюк гніздиться повсюдно, а зимує на півдні.
11.	підорлики	підорлик великий (<i>Aquila clanga</i>) + підорлик малий (<i>A. pomarina</i>)	Складне визначення в цілому. Дуже подібні, є деяка різниця в розмірах тіла і забарвленні, проте в польових умовах відрізнити на відстані складно, що також обумовлено наявністю гібридів. Гніздові: малий підорлик – на заході регіону.
12.	боривітри	боривітер звичайний (<i>Falco tinnunculus</i>) + боривітер степовий (<i>F. naumanni</i>)	Складне визначення самок і молодих. Відрізняються лише забарвленням кігтів: біло-жовтими – у степового боривітра і чорними – у звичайного. Обидва види гніздові: степовий боривітер гніздиться лише на півдні регіону. Звичайний боривітер зимує на півдні регіону.
13.	куріпки (рудюшки)	куріпка сіра (<i>Perdix perdix</i>) + куріпка даурська (<i>P. daurica</i>)	Складне визначення самок і молодих. Не відрізняються. Сіра куріпка – трапляється цілорічно. Даурська куріпка після спроб інтродукції зникла з фауни регіону.
14.	погоничі (менші)	погонич малий (<i>Porzana parva</i>) + погонич-крихітка (<i>P. pusilla</i>)	Складне визначення в цілому. В полі добре розрізняють за голою, але надійніше визначаються за морфологією крила. Обидва види вважаються гніздовими, хоча стосовно погонича-крихітки багато помилкових повідомлень.
15.	сивки (“темноголові”)	сивка звичайна (<i>Pluvialis apricaria</i>) + сивка бурокрила (<i>P. fulva</i>)	Складне визначення в цілому. Дуже подібні, надійно відрізняються лише кольором споду крил, який у звичайної сивки – білий, а у бурокрилої – бурий. Сивка звичайна гніздиться в Прибалтиці, сивка бурокрила – залітна.
16.	коловодники (менші)	коловодник лісовий (<i>Tringa ochropus</i>) + коловодник болотяний (<i>T. glareola</i>)	Ускладнене визначення позашлюбних дорослих і молодих. Види мають різницю в забарвленні хвоста (у лісового коловодника – 2–3 чорні смуги на білому хвості, у болотяного – 7–8) і споду крила (у лісового – темно-бурий, у болотяного – світло-бурий), але для визначення в полі потрібен досвід. Камерально добре визначаються добре. Обидва види гніздові на півночі регіону.
17.	плавунці	плавунець круглодзьобий (<i>Phalaropus lobatus</i>) + плавунець плоскодзьобий (<i>Ph. fulicarius</i>)	Складне визначення позашлюбних дорослих і молодих. У дорослих найбільші відмінності в забарвленні спини (у круглодзьобого плавунця – з виразнішими білими смугами) і голови (у плоскодзьобого потилична пляма контрастніша). Молоді теж відрізняються забарвленням голови (плями контрастніші у круглодзьобого плавунця). Відрізнити на відстані складно, камерально добре визначаються за формою дзьоба. Круглодзьобий плавунець – пролітний, плоскодзьобий – залітний.
18.	побережники (низьконогі)	побережник малий (<i>Calidris minuta</i>) + побережник білохвостий (<i>C. temminckii</i>)	Ускладнене визначення позашлюбних дорослих. Є невеликі відмінності в забарвленні верху тіла, але достовірно відрізняються лише забарвленням хвоста: у малого побережника – він сірий, у білохвостого – білий. Обидва види пролітні в регіоні.
19.	побережники (високоногі)	побережник чорногрудий (<i>Calidris alpina</i>) + побережник червоногрудий (<i>C. ferruginea</i>)	Ускладнене визначення позашлюбних дорослих. В оперенні найбільші відмінності – у забарвленні надхвістя і хвоста: надхвістя у червоногрудого – біле, у чорногрудого – з темною смугою. Обидва види мігрують через територію регіону. Чорногрудий побережник також гніздиться в Прибалтиці.
20.	брижач і жовтоволик	брижач (<i>Phylomachus pugnax</i>) + жовтоволик (<i>Tringoides subruficollis</i>)	Ускладнене визначення молодих. Є деякі відмінності у розмірах, зокрема за довжиною дзьоба: у жовтоволика він коротший; найбільше ж цей вид відрізняється темним надхвістям, у брижача надхвістя біле. Брижач гніздиться на півночі регіону, жовтоволик – залітний.
21.	баранці (більші)	баранець звичайний (<i>Gallinago gallinago</i>) + баранець великий (<i>G. media</i>)	Ускладнене визначення в цілому. Є деяка різниця в забарвленні і поведінці; в полі визначаються за характером злітання і токування; добре відрізняються в камеральних умовах. Обидва види гніздяться в північній частині регіону.

№	Група	Видовий склад	Суть проблеми, статус видів
22.	кульони	кульон великий (<i>Numenius arquata</i>) + кульон середній (<i>N. phaeopus</i>) + кульон тонкодзьобий (<i>N. tenuirostris</i>)	<i>Складне визначення в цілому.</i> Через мінливість у розмірах і загальному фоні забарвлення визначення значно ускладнене, хоча дорослі визначаються краще через помітніші відмінності у формі плям на боках тулуба і смугу на голові (середній кульон). Камерально визначаються також за співвідношенням розмірів дзьоба і цівки. Великий і середній кульони – гніздові, середній виключно на півночі регіону; великий – зимує на півдні; тонкодзьобий кульон – пролітний.
23.	дерихвости	дерихвіст лучний (<i>Glareola pratincola</i>) + дерихвіст степовий (<i>G. nordmanni</i>)	<i>Ускладнене визначення в цілому.</i> В польових умовах відрізняються найкраще в польоті: у лучного дерихвоста каштановий спід крил і біла смужка по краю другорядних махових пер, у степового – спід крил чорний, білої смужки нема. Обидва види гніздяться на півдні регіону.
24.	поморники	поморник середній (<i>Stercorarius pomarinus</i>) + поморник короткохвостий (<i>S. parasiticus</i>) + поморник довгохвостий (<i>S. longicaudus</i>) + поморник великий (<i>S. skua</i>)	<i>Складне визначення молодих в цілому.</i> Через варіабельність забарвлення визначення значно ускладнене. Навіть помітно більшого з усіх видів – великого поморника на відстані складно відрізнити від середнього. Короткохвостий поморник належить до пролітних видів, інші – до залітних.
25.	мартини (білоголові)	мартин жовтоногий (<i>Larus cachimans</i>) + мартин сріблястий (<i>L. argentatus</i>) + мартин чорнокрилий (<i>L. fuscus</i>)	<i>Складне визначення дорослих перших двох видів і молодих.</i> Мартини жовтоногий і сріблястий – аловиди. У зимовому вбранні у сріблястого голова – з темними рисками ³ ; є різниця у відтінках кольору спини, крил та ніг (у сріблястого ноги рожеві, у жовтоногого – жовті). Складності додає можлива присутність у регіоні у час міграцій і зимівлі мартина східного (<i>L. heuglini</i>), який має темно-сіру спину і верх крил, жовті або світло-рожеві ноги, а в зимовому вбранні також темні риси на голові. Види можуть гібридизувати. Молоді птахи всіх видів дуже подібні. Сріблястий і чорнокрилий гніздяться вздовж Балтійського узбережжя, жовтоногий – на півдні регіону, де й зимує.
26.	крячки (болотяні)	крячок білошочкий (<i>Chlidonias hybrida</i>) + крячок білокрилий (<i>Ch. leucopterus</i>)	<i>Ускладнене визначення позащлюбних дорослих і молодих.</i> В польових умовах без досвіду відрізнити важко. В камеральних умовах відрізняються за довжиною крила. Обидва види є гніздовими, переважно на півдні регіону.
27.	крячки (червонодзьобі)	крячок річковий (<i>Sterna hirundo</i>) + крячок полярний (<i>S. paradisaea</i>)	<i>Складне визначення в цілому.</i> У полярного крячка трохи темніше оперення і верхівки складених крил не доходять до краю хвоста; відрізнити в полі складно, а камерально – відносно просто. Річковий крячок гніздиться по всьому регіону, полярний – лише на узбережжі Балтики.
28.	кайра і гагарка	кайра тонкодзьоба (<i>Uria aalge</i>) + гагарка мала (<i>Alca torda</i>)	<i>Ускладнене визначення в цілому.</i> На відстані в польових умовах визначення ускладнене, незважаючи на помітну різницю в товщині дзьоба. Зблизька і камерально визначаються добре. Гніздові птахи узбережжя Балтики.
29.	рябок і саджа	рябок чорночеревий (<i>Pterocles orientalis</i>) + саджа (<i>Syrhaptus paradoxus</i>)	<i>Складне визначення молодих.</i> У цих видів між молодими птахами є деякі відмінності в забарвленні, але у польових умовах їх визначити складно, в камеральних – просто (за будовою пальців). Обидва види залітні.
30.	горлиці (строкатокрилі)	горлиця звичайна (<i>Streptopelia turtur</i>) + горлиця велика (<i>S. orientalis</i>)	<i>Складне визначення в цілому.</i> Парapatричні види (ареали частково перекриваються в Азії). Є невеликі відмінності в розмірах і забарвленні; добре відрізняються голосом. Камерально визначаються за дрібними деталями забарвлення хвоста. Звичайна горлиця – гніздовий птах всього регіону, велика – залітна.
31.	зозулі (смугастоволі)	зозуля звичайна (<i>Cuculus canorus</i>) + зозуля глуха (<i>C. saturatus</i>)	<i>Складне визначення в цілому.</i> Розрізняються за фоном підхвістя (у першої – білий, у другої – рудуватий), але надійно – за голосом; камерально – за забарвленням покривних пер крила. Перший вид – гніздовий по всьому регіону, другий – залітний.

³ Вперше ознака відмічена М. Боїнственським і О. Кістяківським [4], хоча після них види ще довго не розрізняли.

Горобині птахи

У фауни регіону є 27 (дещо менше, ніж серед негоробиних) проблемних груп горобиних видів, що представляють доволі різні родини: від жайворонкових, плискових, кропив'янкових – до мухоловкових, синицевих, горобцевих і вівсянкових (табл. 2). Чимало видів з таких груп при дистанційному визначенні є дуже подібними або майже не відрізняються. У той самий час, види з цих груп зазвичай відносно нескладно ідентифікуються за самцями (забарвлення оперення й шлюбна пісня) та на колекційних зразках.

Найбільше проблемних груп належить до дрібних птахів, але насіннідні (напр., в'юркові) види розрізняються за зовнішністю краще, ніж комахоїдні. В той же час комахоїдні види часто розріз-

няються за піснею самців, що важливо при формуванні літньої просторової структури популяцій, для збереження чистоти генофонду і біотопної диференціації в період розмноження.

Варто згадати деякі проблемні групи з цього переліку (табл. 2). Серед них – плиски жовта (*Motacilla flava*) і чорноголова (*M. feldegg*), що лише нещодавно виокремлені як різні види після детального морфо-екологічного аналізу цієї групи [2], кам'янки лиса (*Oenanthe pleschanca*) та іспанська (*Oe. hispanica*) [23], шишкарі сосновий (*Loxia pytyopsittacus*) та ялиновий (*L. curvirostra*), яких довгий час вважали підвидами одного виду [34, 35]. Давньою проблемою є визнання видового статусу солов'їв [56, 57].

Таблиця 2. Перелік груп горобиних птахів, до складу яких входять проблемні види фауни Східної Європи
Table 2. List of groups of passerine birds, including problematic species of the fauna of the Eastern Europe

№	Група	Видовий склад	Суть проблеми, статус видів
1.	жайворонки (менші)	жайворонок малий (<i>Calandrella cinerea</i>) + жайворонок сірий (<i>C. rufescens</i>)	Складне визначення в цілому. Є деяка різниця у формі дзьоба і забарвленні; в полі дорослі визначаються за характером шлюбного польоту; камерально – за морфологією крила. Обидва гніздяться на півдні регіону, сірий жайворонок також зимує.
2.	щеврики (строкатобокі)	щеврик лісовий (<i>Anthus trivialis</i>) + щеврик лучний (<i>A. pratensis</i>) + щеврик гірський (<i>A. spinoletta</i>) + щеврик червоногрудий (<i>A. cervinus</i>)	Складне визначення молодих і ускладнене – дорослих. В польових умовах гірський і червоногрудий щеврики один від одного і від решти відрізняються шлюбним вбранням, а лучний і лісовий – за біотопом, піснею і характером шлюбного польоту. Молоді всіх видів дуже подібні. Камерально розрізняються за довжиною цівки і кігтя заднього пальця. Червоногрудий щеврик – пролітний, інші – гніздові (гірський – тільки в Карпатах); лучний щеврик також зимує.
3.	плиски (цитринові)	плиска жовта (<i>Motacilla flava</i>) + плиска чорноголова (<i>M. feldegg</i>)	Ускладнене визначення самок і молодих. Аловиди, яких раніше вважали підвидами одного виду. Можливі складності у визначенні окремих особин. Мають відмінності у забарвленні голови, і нерідко їх біотопи сегреговані. Жовта плиска – гніздовий птах майже всього регіону, чорноголова – тільки на півдні.
4.	сорокопуди (сірокрили)	сорокопуд сірий (<i>Lanius excubitor</i>) + сорокопуд чорнолобий (<i>L. minor</i>)	Ускладнене визначення молодих. Після вильоту з гнізда у молодих птахів з часом зникають відмінності у забарвленні через зношення оперення, тому часто бувають помилки у їх визначенні. Камерально добре визначаються за формулою крила. Чорнолобий сорокопуд гніздиться у південній частині регіону, сірий – у північній, а зимує також на півдні.
5.	грак і ворона	грак (<i>Corvus frugilegus</i>) + ворона чорна (<i>C. corone</i>)	Ускладнене визначення молодих граків. Є різниця у формі дзьоба: у грака дзьоб загострений, у ворони – на кінці заокруглений, але без досвіду у визначенні часто бувають помилки. Грак – гніздовий, зимує на півдні регіону; чорна ворона – залітна, хоча безперечні докази зальотів відсутні.
6.	галки (гірські)	клушиця (<i>Pyrhacorax pyrrhacorax</i>) + галка альпійська (<i>P. graculus</i>)	Ускладнене визначення молодих. У птахів є відмінності у довжині дзьоба і розташуванні верхівок складених крил відносно краю хвоста: у клушиці – вони заходять за край хвоста, у альпійської галки – не заходять, але на відстані визначення ускладнене. Обидва види залітні.
7.	кобилочки (неплямисті)	кобилочка річкова (<i>Locustella fluviatilis</i>) + кобилочка солов'їна (<i>L. lusciniodes</i>)	Складне визначення в цілому. Є невеликі відмінності у забарвленні (строкатість вола у річкової кобилочки), але надійно відрізняються лише за шлюбною піснею. В руках визначаються за морфологією крила. Обидва види гніздові, солов'їна кобилочка на півночі регіону не гніздиться.

№	Група	Видовий склад	Суть проблеми, статус видів
8.	очеретянки (темноголові)	очеретянка тонкодзьоба (<i>Luscinola melanopogon</i>) + очеретянка лучна (<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>) + очеретянка прудка (<i>A. paludicola</i>)	Ускладнене визначення в цілому. Є деякі відмінності в забарвленні оперення; в полі достовірно розрізняються за піснею та поведінкою самців під час співу: у лучної очеретянки є токовий політ. Гніздові види, тонкодзьоба – тільки в пониззях Дунаю, Дону, Кубані та Волги, прудка – переважно в лісовій смузі.
9.	очеретянки (однотонні)	очеретянка індійська (<i>Acrocephalus agricola</i>) + очеретянка ставкова (<i>A. scirpaceus</i>) + очеретянка чагарникова (<i>A. palustris</i>) + очеретянка садова (<i>A. dumetorum</i>)	Ускладнене визначення в цілому. Є певні відмінності у відтінках оперення і розвитку “брови”, проте в полі усі види найкраще відрізняються за шлюбною піснею самців. Крім того, індійська та ставкова очеретянки гніздяться в інших біотопах, ніж решта видів. Камерально визначаються за формулою крила. Всі види гніздові: садова очеретянка – тільки на півночі регіону, індійська – лише на півдні.
10.	берестянки (сірі)	берестянка бліда (<i>Hippolais pallida</i>) + берестянка мала (<i>H. caligata</i>)	Складне визначення в цілому. Аловиди – фенотипово дуже подібні; в полі розрізняються лише за шлюбною піснею самців. Складно визначити і в камеральних умовах. Мала берестянка гніздиться на сході регіону, бліда – на півдні.
11.	кропив’янки (буробокі)	кропив’янка прудка (<i>Sylvia curruca</i>) + кропив’янка червоновола (<i>S. cantillans</i>) + кропив’янка співоча (<i>S. hortensis</i>) + кропив’янка середземноморська (<i>S. melanocephala</i>) + кропив’янка Рюппеля (<i>S. ruppeli</i>) + кропив’янка біловуса (<i>S. mystacea</i>)	Складне визначення молодих і ускладнене – самок. Група фенотипово близьких видів; самки та молоді в польових умовах подібні до прудкої кропив’янки, самці добре відрізняються і за зовнішнім виглядом, і піснею. Прудка кропив’янка гніздиться майже по всьому регіону, за винятком південного сходу; біловуса кропив’янка – лише на південному сході. Інші зазначені види – залітні.
12.	вівчарики (оливковокрилі)	вівчарик-ковалик (<i>Phylloscopus collibita</i>) + вівчарик весняний (<i>Ph. trochilus</i>) + вівчарик світлочеревий (<i>Ph. bonelli</i>)	Ускладнене визначення в цілому. Фенотипово схожі. Ковалик – темноногий, весняний – світлоногий, у білочеревого – як правило, контраст між кольорами спини і попереку. В полі визначаються за піснею, камерально – за морфологією крила. Вівчарик-ковалик і весняний – гніздові, білочеревий – залітний.
13.	вівчарики (рябокрилі)	вівчарик зелений (<i>Phylloscopus trochiloides</i>) + вівчарик жовточеревий (<i>Ph. nitidus</i>)	Складне визначення в цілому. Аловиди, фенотипово дуже подібні; у шлюбний період є невиразні відмінності у забарвленні, надійно відрізняються піснею. Зелений вівчарик – гніздовий на півночі регіону, жовточеревий – залітний.
14.	мухоловки (рябі)	мухоловка строката (<i>Ficedula hypoleuca</i>) + мухоловка білошия (<i>F. albicollis</i>)	Складне визначення самок і молодих. В полі відрізнити складно; пісні самців подібні. (у білошиї – мелодійніша). Кавказька алоформа білошиї мухоловки, яку часто виділяють в окремий вид <i>F. semitorquata</i> , подібна до строкатої (!). Камерально визначаються за формулою крила. Обидва гніздові, білошия – в південній частині регіону, кавказька алоформа – залітна.
15.	трав’янки	трав’янка лучна (<i>Saxicola rubetra</i>) + трав’янка чорноголова (<i>S. torquata</i>)	Ускладнене визначення позашлюбних самок та молодих. У лучної трав’янки світлі “брови”, основа стернових пер біла (крім центральних), а у чорноголових – “брів” нема, хвіст цілком темно-бурий, але визначення ускладнене: рудуваті пера надхвістя накривають білу основу стернових. Камерально визначаються також за морфологією крила. Обидва види гніздові; чорноголова трав’янка лише на півдні регіону.
16.	кам’янки (“чорнохвості”)	кам’янка звичайна (<i>Oenanthe oenanthe</i>) + кам’янка попеляста (<i>Oe. isabellina</i>)	Складне визначення позашлюбних самок і молодих. Загалом помірно схожі. Є відмінності в забарвленні хвоста (у попелястої кам’янки – ширша кінцева чорна смуга) та споду крил; самці відмінні і зовні, і за піснею. Обидва види гніздові, попеляста кам’янка – тільки на півдні.
17.	кам’янки (рябі)	кам’янка лиса (<i>Oenanthe pleschanka</i>) + кам’янка іспанська (<i>Oe. hispanica</i>)	Ускладнене визначення в цілому. Парапатричні види. Самок у позашлюбний період і молодих розрізнити складно, особливо темногорлу форму кам’янки іспанської. Деякі самці цих видів мають проміжне забарвлення. Різниця у забарвленні хвоста не є надійною. Гніздяться на півдні регіону.

№	Група	Видовий склад	Суть проблеми, статус видів
18.	соловейки	соловейко східний (<i>Luscinia luscinia</i>) + соловейко західний (<i>L. megarhynchos</i>)	<i>Складне визначення в цілому.</i> Парапатричні види. Фенотипово дуже подібні, в польових умовах відрізняються переважно піснею, яка схожа; у колекціях найкраще визначаються за формулою крила. Між видами можлива гібридизація. Гніздові види; західний соловейко – лише на заході і півдні регіону.
19.	дрозди (рудобокі)	дрізд співочий (<i>Turdus philomelos</i>) + дрізд білобровий (<i>T. iliacus</i>)	<i>Ускладнене визначення молодих.</i> У білобрового дрозда виразніші рудуваті “брови” і рудіший спід крил, але найкраще визначаються камерально. Обидва види гніздові; білобровий дрізд – переважно в північній частині регіону.
20.	гаїчки	гаїчка-пухляк (<i>Parus montanus</i>) + гаїчка болотяна (<i>P. palustris</i>)	<i>Складне визначення в цілому.</i> Дуже подібні, майже не відрізняються забарвленням (у пухляка – дещо більша чорна плямка на горлі і білувата пляма на складених другорядних махових перах); в польових умовах достовірно визначаються лише за покликом. Обидва види осілі і кочові, крім півдня регіону.
21.	підкоришники	підкоришник звичайний (<i>Certhia familiaris</i>) + підкоришник короткопальний (<i>C. brachydactyla</i>)	<i>Складне визначення в цілому.</i> В полі (фенотипово) майже не відрізняються: у звичайного підкоришника трохи коротший дзьоб, довший кіготь заднього пальця тощо, але найкраща різниця в пісні самців. Достовірно види визначаються лише в камеральних умовах (в руках). Осілі; короткопальний підкоришник поширений лише на заході регіону.
22.	горобці (чорноволі)	горобець хатній (<i>Passer domesticus</i>) + горобець чорногрудий (<i>P. hispaniolensis</i>)	<i>Складне визначення самок і молодих.</i> Види, що гібридизують (в зоні контакту ареалів утворюють форму, яку іноді виділяють в окремий вид <i>Passer italiae</i>). Самки і молоді практично не відрізняються, самці добре відрізняються (хатній горобець – сіроголовий і сірогрудий, чорногрудий має каштановий верх голови). Хатній горобець – осілий, чорногрудий – гніздовий на південному заході регіону.
23.	чечітки (червонолобі)	чечітка звичайна (<i>Acanthia flammea</i>) + чечітка біла (<i>A. hornemanni</i>)	<i>Ускладнене визначення в цілому.</i> Надійно відрізняються лише дрібними деталями забарвлення поперек і надхвістя: у звичайної чечітки – вони з темними рисками, у білої – без рисок. Достовірно визначення можливе в камеральних умовах. Звичайна чечітка – зимуюча, біла – залітна.
24.	шишкарі (бурокрилі)	шишкар ялиновий (<i>Loxia curvirostra</i>) + шишкар сосновий (<i>L. pytyopsittacus</i>)	<i>Ускладнене визначення в цілому.</i> Види, яких раніше вважали внутрішньовидовими формами одного виду. Відрізняються непогано за розмірами (особливо за розміром дзьоба). Обидва види гніздові і зимуючі: сосновий шишкар – на крайній півночі регіону, ялиновий – також південніше.
25.	вівсянки (сіродзьобі)	вівсянка звичайна (<i>Emberiza citrinella</i>) + вівсянка лучна (<i>E. aureola</i>) + вівсянка білоголова (<i>E. leucoccephala</i>) + вівсянка гордня (<i>E. cirrus</i>)	<i>Ускладнене визначення самок і молодих.</i> Є відмінності у забарвленні дзьоба (у лучної – нижня щелепа жовтувата), поперек і надхвістя (у городньої – вони оливково-сірі), голови (у лучної – світла смуга на тім’ї), але в полі визначаються складно, камерально – надійно. Звичайна вівсянка – гніздова і зимуюча, лучна – гніздова на півночі регіону, білоголова – залітна (зимуюча?), городня – залітна.
26.	вівсянки (темноголові)	вівсянка очеретяна (<i>Emberiza schoeniclus</i>) + вівсянка-ремез (<i>E. rustica</i>) + вівсянка-крихітка (<i>E. pusilla</i>) + вівсянка жовтоброва (<i>E. chrysophrys</i>)	<i>Ускладнене визначення позащлюбних самців, самок і молодих.</i> Є різниця в забарвленні голови (у вівсянки-ремез – зашийок рудий, у вівсянки-крихітки – руда смуга на тім’ї, у жовтобрової – на тім’ї біла смуга і жовтуваті “брови”) і поперек (у вівсянки-ремез і жовтобрової – він рудий, у решти – бурий), але потрібен досвід для визначення в полі. В руках визначити простіше. Очеретяна вівсянка – гніздова, на півдні регіону зимує; вівсянка-ремез – на сході і півночі регіону пролітна, вівсянка-крихітка і жовтоброва – залітні.
27.	вівсянки (“вусаті”)	вівсянка садова (<i>Emberiza schoeniclus</i>) + вівсянка скельна (<i>E. buchanani</i>) + вівсянка сивогорова (<i>E. caesia</i>)	<i>Складне визначення молодих і ускладнене – самок.</i> Є різниця між самками в забарвленні “вусів” (у садової і скельної – вони жовті, у сивооголової – руді) і вола (у скельної – воно рудувате, у решти – сірувате). Молоді в польових умовах не відрізняються. Камерально визначаються за морфологією крила. Садова вівсянка – гніздова, два інші види – залітні.

Варіанти відмінностей

Аналіз проявів міжвидових відмінностей у наведених вище двійникових групах (табл. 1–2) дозволяє визначити кілька рівнів диференціації близьких видів (класифікація оригінальна):

1. *Аловиди*: відмінності не дуже значні і загалом відповідають моделям мінливості одного політипного виду. Таке явище, відоме як “транзитивні таксономічні системи” [15], характерне для багатьох широкоареальних видів птахів з виразною географічною мінливістю у розмірах й забарвленні (білоголові мартини, цитринові пліски, рябі кам’янки тощо), яких раніше вважали лише підвидами одного політипного виду (табл. 1–2).

2. *Фенотипна (морфологічна) двійниковість при диференціації за голосом і поведінкою*: види в польових умовах надійно відрізняються, насамперед, за голосом, прикладів чому безліч [30]. Зокрема, чимало морфологічно близьких видів зі складу проблемних груп є добре відмінними за шлюбною піснею і поведінкою або токовим польотом самців (очеретянки, шеврики, вівчарики) [45]. У інших тетрапод (напр., у кажанів-неотопирів) такі види-двійники стали розрізняти лише останніми роками⁴.

3. *Позашлюбна двійниковість*: види не відрізняються або слабо відмінні у позашлюбному оперенні (молоді, зимові). Таких прикладів чимало в усіх систематичних групах [27, 45]. Варто звернути увагу на те, що яскраві відмінності важливі у репродуктивний період, а в інший час фенотипна (морфологічна) різниця між видами зменшується і еконіші видів стають ближчими. Можливо диференціація видів у позашлюбний період підтримується іншими чином⁵.

4. *Самкова двійниковість*: самки не відрізняються або мало відмінні як за розмірами і забарвленням, так і за голосом та локомоцією (токові польоти властиві переважно самцям). Самкова двійниковість поширена в різних групах (луні, борівитри, мухоловки, вівсянки). Проте у більшості випадків ця двійниковість є дистанційною, і камерально види визначають відносно легко.

5. *Дистанційна двійниковість*: види, подібні в польових умовах, але добре відрізняються в руках чи на колекційних серіях. Серед них шуліки, дрібні яструби, червонодзьобі крячки, які в полі визначаються лише завдяки великому досвіду дослідника [45]. В інших класах тетрапод (зокрема, при дослідженні дрібних ссавців) такі ситуації звичайно навіть не розглядають.

⁴ Так, види-двійники неотопирів визначаються незалежно від віку, статі та в будь-який сезон, тоді як у птахів їх голос (у т. ч. шлюбна пісня) – діагностична видова ознака, яка властива майже завжди лише дорослим шлюбним самцям.

⁵ Наприклад, поведінкою або зміщенням ніші. Без сумніву, трофічна ніша птахів у шлюбний період є іншою, ніж у позашлюбний, коли не треба годувати молодь. Хоча спеціальні дослідження цього нам не відомі, у позашлюбний період еко-видів у птахів безперечно менше, ніж у період розмноження.

6. *Пари видів, що гібридизують*: серед птахів відомо чимало пар видів, між якими відбувається гібридизація. Зокрема, широка гібридизація має місце між малим і великим підорликами [8], відомі гібриди між гусками білолобою (*Anser albifrons*) і малою (*A. erythropus*), звичайним і сирійським дятлами [49], соловейками східним (*Luscinia luscinia*) і західним (*L. megarhynchos*) [56, 57], синицями блакитною (*Parus caeruleus*) і білою (*P. cyamus*) [26, 55] тощо.

Природа відмінностей

Відповідно до розглянутої вище класифікації відмінності між близькими видами проявляються (а фактично формуються) у певному порядку. Цей порядок збігається з напрямком розвитку видових ознак протягом онтогенезу. Найчастіше (і закономірно) не відрізняються молоді птахи, а також позашлюбні самці й самки. У більшості проблемних груп міжвидові відмінності проявляються тим краще, чим більший вік особини, переважно тоді, коли вона стає статевозрілою.

У багатьох випадках чіткі видові ознаки розвиваються як результат міжвидових взаємовідносин через дію статевого добору, в процесі якого найвиразніші відмінності формуються, насамперед, між самцями [21]. Найбільшими, відповідно, будуть відмінності між дорослими самцями у репродуктивний період: як за зовнішнім виглядом, так і за голосом і поведінкою.

Отже, відповідальність за чистоту генофонду у птахів природа покладає саме на самців в час їх репродуктивної активності, і формування міжвидових відмінностей є механізмом підтримки незалежних репродуктивних (видових) систем і міжвидової дистанції загалом.

У ряді випадків ці механізми реалізуються не так у екстер’єрних ознаках, як у етологічних відмінностях, зокрема у голосі (пісні), за яким (нерідко лише так) можна відрізнити види в окремих двійникових групах (напр., види соловейків, вівчариків, очеретянок, кобилочок).

Варто зауважити, що у зв’язку з високим розвитком у птахів комунікативних систем – насамперед слуху (за голосами і дослідники розрізняють чимало складних видів) – серед птахів можна було б очікувати значно вищій відсоток фенотипних двійників порівняно з іншими класами тетрапод. Проте цього нема, що свідчить про велику роль не тільки голосу, але й забарвлення і поведінки як систем розпізнавання шлюбних партнерів та тонкого поділу видових еконіш.

Тут варто повернутися до пункту 3 з попереднього розділу (позашлюбна двійниковість): фенотипна диференціація, схоже, є засобом для охорони генофонду лише у репродуктивний період, і вона не має прямого зв’язку з власне екологічною диференціацією близьких видів, що часто виявляється в інших класах хребетних тварин (зокрема, у різних групах ссавців).

Очевидно, що механізми міжвидової диференціації у птахів можуть відрізнятися від тих, які уявляє собі людина. Існують два альтернативні погляди на це: диференціація ніш в зонах контакту близьких видів і сходження ознак у схожих умовах (аналіз таких моделей розглянуто нами раніше на прикладі ссавців [17]).

Так, наявні у фауні Східної Європи строкати мухоловки демонструють ситуацію, яка відповідає дивергентній моделі М. Воронцова [6], а не гіпотезі зворотного ізоморфізму Л. Степаняна [40]. Відомо, що кавказька алоформа мухоловки білошиї (*Ficedula albicollis*) дуже подібна до мухоловки строкатої (*F. hypoleuca*) (!), тоді як у зоні їх симпатрії в межах досліджуваного регіону ці види добре відмінні, тобто тут співіснують найбільш відмінні підвиди [33].

Розподіл полівидових систем за рядами

Дані про кількість рядів птахів у складі фауни регіону та про кількість полівидових таксономічних груп узагальнено в таблиці 3. Назви і послідовність вищих таксонів птахів подаються згідно з останнім зведенням стосовно орнітофауни України [46], з урахуванням новітніх даних про видовий (таксономічний) склад орнітофауни теренів колишнього СРСР [41].

Загалом частка проблемних видів серед птахів складає близько третини усього складу орнітофауни: серед 434 відомих у фауні регіону видів є 58 проблемних груп, що включають 136 видів. Відповідно, ці види складають 31 % від повного списку орнітофауни Східної Європи. Тобто проблемні види визначають до 20 % змін складу орнітофауни, залежно від поглядів дослідника та періоду дослідження фауни. Проте далеко не всі виділені полівидові групи у птахів повністю відповідають поняттю “вид-двійник”.

Поширення проблемних видів у різних систематичних групах птахів носить загалом випадковий характер і залежить лише від обсягу цих груп. Найменше таких видів серед таксономічно бідних груп, а найбільше їх в групах з великим видовим багатством, зокрема в ряді Passeriformes (рис. 1). Відповідно, найбільші зміни, які стосуються видового складу фауни, можна і необхідно чекати саме серед горобиних птахів.

Прямолінійна залежність кількості полівидових комплексів від загальної кількості видів у систематичних групах птахів (рис. 1), відомих у складі фауни регіону, виявилася аналогічною тій, що встановлена нами раніше для ссавців [11] та амфібій [16]: в усіх випадках число проблемних груп залежить від обсягу ряду.

Таблиця 3. Кількість видів та проблемних груп в рядах птахів фауни Східної Європи
Table 3. Number of bird species and problematic groups in fauna of the Eastern Europe

Ряд	Видів у фауні Східної Європи	Кількість проблемних груп		
		усього груп	фенотипних ("повних") двійників *	польових двійників (позашлюбних, сам- кових, дистанційних)
Gaviiiformes – Гагароподібні	4	2	–	2
Podicipediformes – Пірникозоподібні	5	1	–	1
Procellariiformes – Буревісникоподібні	4	0	–	–
Pelecaniformes – Пеліканоподібні	5	0	–	–
Ciconiiformes – Лелекоподібні	13	0	–	–
Phoenicopteriformes – Фламінігоподібні	1	0	–	–
Anseriformes – Гусеподібні	38	3	1	2
Falconiformes – Соколоподібні	36	6	1	5
Galliformes – Куроподібні	9	1	–	1
Gruiformes – Журавлеподібні	14	1	1	–
Charadriiformes – Сивкоподібні	81	14	4	10
Columbiformes – Голубоподібні	9	2	1	1
Psittaciformes – Папугоподібні	1	0	–	–
Cuculiformes – Зозулеподібні	3	1	1	–
Strigiformes – Совоподібні	13	0	–	–
Caprimulgiformes – Дрімлюгоподібні	1	0	–	–
Ardeiformes – Серпокрильцеподібні	2	0	–	–
Coraciiformes – Ракшеподібні	5	0	–	–
Upupiformes – Одудоподібні	1	0	–	–
Piciformes – Дятлоподібні	10	0	–	–
Passeriformes – Горобцеподібні	179	27	13	14
Разом	434	58	22	36

Примітка: * — до категорії “фенотипних двійників” віднесено всі групи птахів з перелічених в табл. 1–2 з позначеннями “складне визначення в цілому” та “ускладнене визначення в цілому”.

Отже, у нас нема підстав говорити про зв'язок явища двійниковості у птахів з тими чи іншими особливостями систематичних груп.

Серед птахів фауни регіону досліджень відомі давні проблемні групи, але є й нові: переважно серед залітних птахів (напр., серед кропив'янок, вівсянок) або серед нещодавно ревізованих широко поліморфних груп (напр., цитринові плиски, білоголові мартини). До давніх проблемних груп, зокрема, відносяться види підорликів, вівчариків, підкоришників і очеретянок, яких частина дослідників визнавала давно [5, 42, 43], інші – плутають або не визнають дотепер.

Отже, в одних випадках мова йде про зміни наших фактичних знань про склад фауни (нові знахідки, перевизначення), у інших – про зміни наших поглядів на тлумачення поняття “вид” як класифікаційну категорію.

Поширення полівидових систем у тетрапод

Вдаючись до порівняння птахів з іншими класами хребетних і маючи на меті з'ясувати, наскільки широко проблемні види представлені в різних класах тетрапод, необхідно використати загальний принцип окреслення кола таких видів. В попередніх дослідженнях, що стосувалися амфібій, плазунів і ссавців, групи проблемних видів виокремлювалися на основі їх фенотипної подібності [11, 12, 16], оскільки саме такі форми в строгому розумінні є видами-двійниками [24].

Тому в цій роботі для порівняльного аналізу птахів коректно залучити саме групи фенотипних (морфологічних) двійників, кількість яких вказана в таблиці 3 (їх 22). Інші групи птахів виділені за принципом часткової фенотипної подібності (група “польових двійників”), і не можуть бути використані в такому аналізі. Отже, для коректного порівняння з іншими класами тетрапод в аналізі варто включити саме 22 групи фенотипних двійників, а не всі 58 проблемних груп.

Спостерігається не випадковий розподіл кількості проблемних видових груп за класами тетрапод. В цілому, відсоток таких груп прямо пропорційний до загального геологічного віку (і еволюційної просунутості) класу і зворотно пропорційний до його сучасного видового обсягу як на рівні регіональної, так і світової фауни. Відповідно, найбільше полівидів – серед амфібій (45%), найменше (11%) – серед птахів⁶ (табл. 4).

Якщо розглядати біологічні особливості окремих класів тетрапод, то частка проблемних видів в них виявляється прямо пропорційною до ступеню осіlosti видів і зворотно пропорційною рівню розвитку систем розпізнавання (розвиненості комунікативних систем), у тому числі – нюху (запах), слуху (голос) і зору (забарвлення).

⁶ Якщо рахувати всі 58 проблемних груп (тобто разом з польовими двійниками), то ця частка сягає 31%.

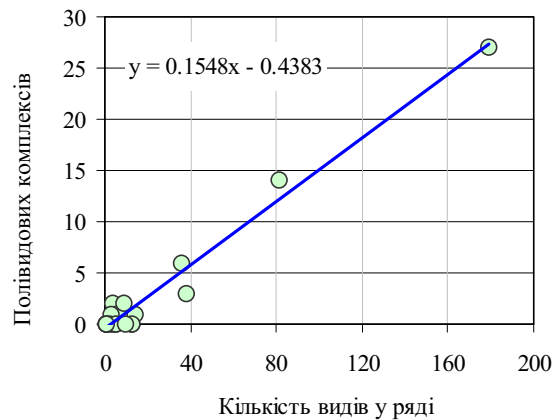


Рис. 1. Співвідношення між видовим обсягом рядів і кількістю полівидових комплексів (за даними табл. 3). Найвіддаленіша точка – ряд Passeriformes.

Дві останні системи – слух і зір – досягають у птахів найвищих для тетрапод рівнів розвитку [22]. Очевидно, завдяки їм формується тонко організована система поведінкових реакцій, які роблять більш ефективними механізми міжвидової диференціації. Отже, висока частка двійників у певному класі відбиває не лише стан наших знань, але й вказує на реальний рівень поширення двійникових комплексів. Цей рівень очевидно залежить від притаманних класу систем розпізнавання свого виду, а отже – від механізмів уникнення гібридизації з близькими формами.

Серед птахів мало випадків такої диференціації, як утворення широко симпатричних і при тому фенотипно ідентичних форм [38, 40], тобто таких, що відповідають найбільш строгому визначенню поняття “вид-двійник”, хоча рівень дослідження цієї проблеми в орнітології (принаймні з генетичної точки зору) незначний.

Найпоширенішим типом дійсно полівидових систем у птахів є аловиди [31], які дуже характерні також для амфібій [16] і ссавців [11, 13, 15]. При цьому, якщо серед інших класів тетрапод аловидові комплекси найчастіше представляють собою пару або трійку вікарних форм, то у птахів відомі численні і більш складні комплекси, які утворюють т. зв. “кола рас”, багаторазово описані в літературі [31, 37, 40].

Такі “нестандартні” типи взаємовідносин, як формування гібридних зон, спонтанна гібридизація, а також інтерградація напіввидових форм, трапляються серед різних груп тварин, проте для птахів це явище мало характерне (табл. 4), принаймні на рівні фауни регіону. Випадки міжвидової гібридизації та гібридогенні форми, відомі для амфібій, трапляються і серед птахів [31, 48], але у птахів гібридизація симпатричних пар – відносно рідкісне явище, а частка симпатричних близьких видів – найбільша.

Таблиця 4. Порівняння класів тетрапод фауни Східної Європи за видовим обсягом та часткою полівидових груп (класи розміщено в порядку зменшення частки проблемних видових пар)

Table 4. Comparison of the Tetrapoda classes presented in the fauna of the Eastern Europe, by species richness and portion of multispecies complexes (classes are listed in the order of decreasing of portion of problematic species)

Назва класу	Кількість видів (найбільше)	Проблемних груп	Відсоток проблемних видів	Джерело
Amphibia – Земноводні	20–22	5	10 / 22 = 45 %	дані авторів [12, 16]
Mammalia – Звірі	117–125	19	38 / 125 = 30 %	дані авторів [11 та ін.]
Reptilia – Плазуни	23–25	3	6 / 25 = 24 %	дані авторів [12]
Aves – Птахи *	431–434	22	48 / 434 = 11 %	цей огляд
Разом для тетрапод	max = 606	49	102 / 606 = 17 %	цей огляд

Примітка: якщо приймати найширше трактування “проблемних” груп (а таких 58, тобто 136 проблемних видів), то відповідні розрахунки дадуть для птахів 31 % проблемних видів (136 / 434 = 31 %).

Щодо гібридів варто зробити два зауваження:

1) значна частка фактів виявлення гібридів пов’язана з дистанційним визначенням, а тому потребує додаткових доказів;

2) такі факти порушують уявлення про вид як морфологічно відмінну і репродуктивно ізольовану систему [14, 31, 48]. Так, через значну частку (часом переважання) гібридних форм в районах симпатрії великого і малого підорликів деякі дослідники ставлять під сумнів сам факт їх видової самостійності [8, 10, 58].

Загалом розподіл рівнів прояву двійниковості у тетрапод в масштабі регіональної фауни корелює з такими особливостями їх класів:

- частка двійників: амфібії > ссавці > плазуни > птахи,
- обсяг фауни: амфібії < плазуни < ссавці < птахи,
- геологічний вік групи: амфібії > ... > птахи,
- статевий диморфізм: амфібії < ... < птахи,
- міграційна здатність: амфібії < ... < птахи,
- розвиток систем розпізнавання: те саме,
- просторова складність угруповань: те саме.

Якщо описати ці ряди стисло, то птахи поміж інших тетрапод вирізняються найменшим відсотком двійникових пар, що визначається високим рівнем розвитку систем ідентифікації [29], міграційними здібностями та іншими механізмами забезпечення екологічної диференціації, які дозволяють тонко реагувати на просторово-часові зміни якості та ємності середовища.

Власне це і є основою підтримання характерної для птахів високої таксономічної щільності угруповань. Ефективність дії цих механізмів забезпечується лабільними і, відповідно, енергетично дешевими системами підтримки видових ознак: за рахунок поведінкових особливостей і набуття ключових ознак лише однією з віково-статевих груп (переважно шлюбних самців).

Обговорення

Більшість наведених прикладів двійниковості у птахів не відповідає характеру її прояву в інших класах тетрапод (насамперед, ссавців) і належить до явища *часткової двійниковості*.

Суть його полягає в тому, що при традиційних дистанційних обліках фауни частина видів не має суттєвих (для дослідника!) відмінностей. Проте при близькому розгляді (на колекційних зразках тощо) такі відмінності зазвичай виявляються, що не завжди буває при роботі з іншими тетраподами. Крім того, чіткі міжвидові відмінності у птахів часто властиві лише окремим віко-статевим групам: двійниковість, як зазначено вище, проявляється переважно у молодих особин і самок, а також позашлюбних самців. Це може призводити до артефактів при аналізі складу фауни:

- на рівні формальної інвентаризації, коли визначення певних видів вимагає камеральної перевірки або супроводжується численними примітками до польових спостережень,
- на рівні дослідження та аналізу міжвидових бар’єрів, коли подібність самок не дозволяє (досліднику) відрізнити власне конспецифічні шлюбні пари від гібридних.

Численні реєстрації міжвидових гібридів, які найчастіше пов’язують з руйнуванням етологічних і біотопних бар’єрів або умовністю видових меж [31], в ряді випадків можуть бути пояснені подрібненням класифікації і звуженням діагностичних видів, через що частка близьких видів і проблемних форм, зокрема колишніх “проміжних” підвидів, зростає. Окрім того, за “гібридні” можна приймати такі гніздові пари, в яких визначення видової належності самок і частини самців (які не набули шлюбного вбрання), є сумнівним (напр., самки у чорноволих горобців).

Не менш суттєвим чинником збільшення проблемних груп стає зниження обсягів польових досліджень на тлі подрібнення видів і звуження видових діагностичних. Так, ще 20–30 років тому досвід дослідника становив 100–150 польових днів на рік, а наразі – до 20–30 днів, що суттєво.

Врешті, значні обмеження морфології, пов’язані з польотом, можуть суттєво впливати на кількість ступенів волі при набутті птахами того чи іншого морфоекотипу, що суттєво обмежує комбінаторику ознак, а, отже, веде до зменшення кількості реалізованих морфоніш.

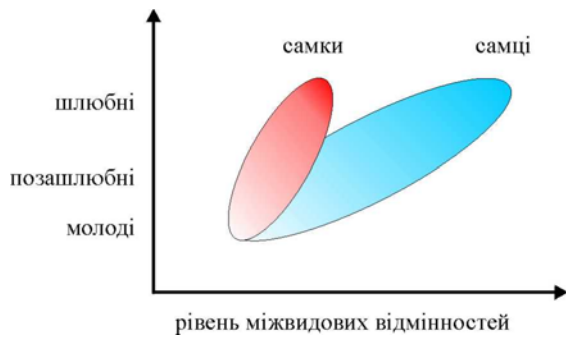


Рис. 2. Схема співвідношення рівнів відмінностей (оперення, забарвлення, голос, поведінка) в цілому у близьких видів птахів залежно від віку і статі.

Така обмеженість морфологічного типу може вести до численних морфологічних паралелізмів і гомеоморфій, тобто до “тиражування” успішних варіантів (див. [1]). Ймовірно, саме цим можна пояснити велику частку польових двійників і позашлюбну двійниковість у більшості проблемних таксонів птахів.

Представлені на рис. 2–3 схеми демонструють особливості прояву відмінностей у близьких видів птахів і динаміку рівня цих відмінностей: впродовж онтогенезу (рис. 2) і річного циклу (рис. 3)⁷. Схоже, ця закономірність є принципово важливим надбанням птахів і визначається обмеженнями на морфологічну мінливість та потребою її прояву лише у критичні періоди життя.

У позашлюбний період птахи демонструють значно менший рівень міжвидових відмінностей, ніж в період розмноження (рис. 3). Можна припустити, що формування відмінностей між близькими видами птахів пов’язане більше з репродукцією і охороною генофонду, ніж з екологічною диференціацією, оскільки у близьких видів не відомо чітких відмінностей, які стосуються кормової спеціалізації чи особливостей пересування. Маючи обмеження мінливості, пов’язані з польотом, птахи реалізують потребу відрізнятись не так за рахунок морфології, як за рахунок забарвлення, вокалізації та поведінки.

Це, очевидно, і визначає надзвичайну динамічність поняття “двійник” у птахів порівняно з іншими класами хребетних. Фактично всі відмінності між близькими видами птахів проявляються найбільшою мірою у репродуктивний період і полягають у змінах ознак, прямо не пов’язаних з польотом чи екологією (тобто, просторовою і кормовою нішею видів, вікових і статевих груп).

Мова, очевидно, повинна йти про дві головні задачі виду як репродуктивної системи та як члена угруповання – власне про охорону генофонду (уникнення гібридизації) і підтримання “щільної упаковки” угруповань [18, 53].

⁷ Фактично, більшість визначників орієнтовано на визначення лише шлюбних самців [19].

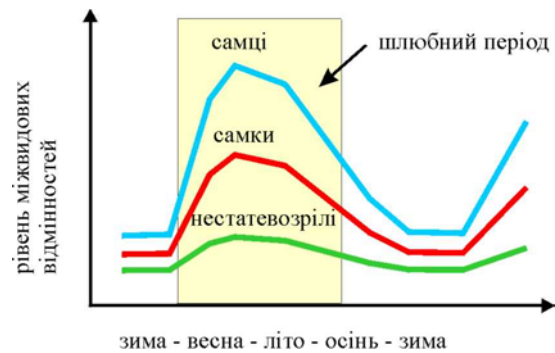


Рис. 3. Схема динаміки рівнів відмінностей в цілому у близьких видів птахів протягом річного циклу залежно від статі і віку.

Останнє певною мірою збігається з концепцією, нещодавно відродженою О. Гіляровим [7] і яку підтримував, зокрема, О. Мальчевський [25]. Мова йде про обмеження, які визначаються середовищем: існування у схожих умовах вимагає морфологічної схожості. Тобто *близькі види мають бути настільки подібними, наскільки це дозволяють системи охорони генофонду*.

Це відповідає ідеї “зворотного ізоморфізму” Л. Степаняна [40], який визнає зростання подібності внаслідок заселення близькими видами схожих місцеперебувань. Хоча це може бути пояснено іншими причинами, зокрема, автогенетичними механізмами [17]. Закономірні флуктуації рівня двійниковості, які безперечно пов’язані зі статтю, віком і сезоном, свідчать, що явище двійниковості у птахів більше визначається їх екологічними особливостями, а явище морфологічної диференціації – репродуктивними задачами.

Висновки

Аналіз свідчить, що більшість двійників і проблемних груп серед птахів – це або результат малої практики польових досліджень, або традиційні для всіх класів хребетних проблеми подрібнення таксонів і визначення рангу алопатричних форм. Головні висновки цього дослідження такі:

1. Частка проблемних груп серед птахів фауни Східної Європи є найменшою поміж інших тетрапод і сягає лише 11 % від загальної кількості наявних видів, що значно менше відповідних оцінок для інших класів хребетних. Але якщо б ми могли оцінювати відмінності у інших класах тетрапод за сприйняттям, скажімо, запаху чи особливостями поведінки, то частка проблемних видів, можливо, зменшилася б і у ссавців, і у амфібій.

2. Кількість проблемних видів птахів прямо пропорційна видовому багатству їхніх систематичних груп (зокрема, рядів), і явище двійниковості у птахів прямо не пов’язане із систематичним положенням тих чи інших груп, що збігається з даними для інших класів тетрапод (зокрема, амфібій, плазунів та ссавців).

3. Більшість проблемних видів птахів належать до так званих “польових” (дистанційних) двійників, які нерідко добре розрізняються у камеральних умовах. За таким критерієм більшість близьких видів з інших класів тетрапод (зокрема, частина амфібій і чимала кількість ссавців) може бути віднесена до таких самих двійників. Амфібії і ссавці використовують здебільшого інші системи дистанційного розпізнавання, ніж птахи.

4. Серед птахів високий рівень схожості видів формується за рахунок фенотипної подібності частини віково-статевих груп (молодь і самки), і більшість міжвидових відмінностей проявляється лише у репродуктивний період, коли відбувається активна демонстрація самцями видових ознак (насамперед, забарвлення і голосу).

5. Двійниковість дорослих птахів у позашлюбний період може бути пояснена напруженням метаболізму у зв'язку з польотом та кормодобувною активністю, з одного боку, а з іншого – потребою збільшення фенотипної дистанції (відмінностей) між видами у період розмноження.

лізму у зв'язку з польотом та кормодобувною активністю, з одного боку, а з іншого – потребою збільшення фенотипної дистанції (відмінностей) між видами у період розмноження.

6. У позашлюбний період відбувається сходження фенотипної відстані між близькими видами птахів (морфологічних ніш), що, з огляду на численні приклади формування мішаних багатовидових скупчень (зокрема, зимових скупчень коловодних і дрібних горобиних птахів) може свідчити про сходження видових еконіш з метою збереження можливості використовувати в цей час ширший спектр кормових ресурсів.

Останнє є предметом окремого спеціального дослідження і може бути пов'язане зі змінами середовища: як внаслідок його сезонного розвитку, так і в результаті розвитку та реалізації власне міграційної активності птахів.

Подяки. Автори щиро дякують колегам, які взяли активну участь у обговоренні теми статті та окремих її положень, а також сприяли пошуку інформації та редагували окремі розділи рукопису: Сергію Лопарюву (Київський національний університет), Олександрю Цвєлиху, Наталії Атамась, Ігорю Смельянову (Інститут зоології НАН України, Київ), Оксані Станкевич (об'єднання “Екосфера”, Ужгород), Андрію Бокотею (Державний природознавчий музей НАН України, Львів), Богдану Годованцю (Карпатський біосферний заповідник), Олексію Луговому та Василю Чумаку (Ужгородський національний університет). Дякуємо Юрію Семенову (Національний науково-природничий музей НАН України), Людвігу Потішу (Ужгородський національний університет) та всьому колективу Бібліотеки Інституту зоології НАН України за допомогу у бібліографічному пошуку.

1. Анистратенко В. В. Гомеоморфія: суть явлення і його значення для систематики і філогенетики // Вестник зоології. – 1998. – Т. 32, № 1–2. – С. 98–107.
2. Бахтадзе Г. Б. Изменчивость желтой трясогузки (комплексе “*Motacilla flava*”) на юге Европейской части СССР (таксономический анализ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Киев, 1987. – 22 с.
3. Войнственський М. А. Птахи. – Київ: Рад. шк., 1984. – 304 с.
4. Войнственський М. А., Кістяківський О. Б. Визначник птахів УРСР. – К.: Рад. шк., 1952. – 351 с.
5. Войнственський М. А., Кістяківський О. Б. Визначник птахів УРСР. – 2-е вид. – К.: Рад. шк., 1962. – 371 с.
6. Воронцов Н. Н. Дивергенция близких видов на стыках их ареалов // Проблемы эволюции. – Новосибирск: Наука, 1968. – Т. 1. – С. 202–207.
7. Гиляров А. М. Виды сосуществуют в одной экологической нише // Природа. – Москва, 2002. – № 11. – С. 71–74.
8. Домбровский В. Ч. Гибридизация малого (*Aquila pomarina*) и большого (*Aquila clanga*) подорликов в Беларуси: правило или исключение? // Subbuteo: Беларускі арніталагічны бюлетень. – 2000. – Т. 5, № 1. – С. 23–31.
9. Езу П. [Yésou P.]. Современные успехи в изучении больших белоголовых чаек (*Larus argentatus*, *L. cachinnans*, *L. fuscus*, *L. marinus*) во Франции // Серебристая чайка: распространение, систематика, экология / Под ред. В. А. Зубакина и др. – Ставрополь: Ставроп. пед. ин-т, 1992. – С. 8–10.
10. Жежерін В. П. До систематичних взаємовідносин підорлика великого (*Aquila clanga* Pall.) та підорлика малого (*Aquila pomarina* Vrehm) // Збірник праць Зоологічного музею. – Київ, 1969. – Вип. 33. – С. 91–97.
11. Загороднюк І. В. Політипні види: концепція та представленість у теріофауні Східної Європи // Доповіді НАН України. – 1998. – № 7. – С. 171–178.
12. Загороднюк І. Види і надвидові групи нижчих тетрапод України // Земноводні та плазуни України під охороною Бернської конвенції / За ред. І. В. Загороднюка. – К., 1999. – С. 73–92.
13. Загороднюк І. В. Уровни таксономической и морфологической дифференциации европейских групп грызунов семейства Muridae (Mammalia) // Доповіді НАН України. – 2001а. – № 5. – С. 151–157.
14. Загороднюк І. В. Вид в біології як неперервна система // Феномен співіснування двох парадигм: креаціонізму та еволюційного вчення. – Київ: НВП “Вирій”, 2001б. – С. 153–181.
15. Загороднюк І. В. Транзитивные таксономические системы и их структура у сусликов (*Spermophilus*) // Доповіді НАН України. – 2002. – № 9. – С. 185–191.
16. Загороднюк І. В. Види нижчих тетрапод України: у природі та на папері // Вісник Львівського університету. Серія біол. – 2003а. – Вип. 33. – С. 80–90.
17. Загороднюк І. В. Автогенетичні закономірності формування двійникових комплексів у ссавців // Доповіді НАН України. – 2003б. – № 11. – С. 179–187.
18. Загороднюк І. В., Смельянов І. Г. Вид в екології як популяційна система та як компонент біотичного угруповання // Вісник Дніпропетровського ун-ту. (Серія Біологія, Екологія). – 2003. – Випуск 11 (Том 1). – С. 3–13.
19. Иванов А. И., Штегман Б. К. Краткий определитель птиц СССР. – Ленинград: Наука, 1978. – 559 с.
20. Иванчев В. П. Случай межвидовой гибридизации дятлов рода *Picus* // Гибридизация и проблемы вида у позвоночных. – Москва: Изд-во МГУ, 1993. – С. 197–200. – (Сборник Трудов Зоологического музея МГУ. Т. 30).
21. Кістяковський А. Б. Половой отбор и видовые опознавательные признаки у птиц. – Киев: Изд-во Киев. гос. ун-та им Т. Г. Шевченко, 1958. – 200 с.
22. Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных. – Перевод с англ., в 3-х томах. – Москва: Мир, 1993. – Т. 2: Палеонтология и эволюция рептилий (продолжение), птиц и примитивных млекопитающих. – 280 с.
23. Лоскот В. М. О систематическом положении черно-пегой каменки и каменки-пleshанки: *Oenanthe hispanica* (L.) и *Oenanthe pleschanka* (Lepesch.) // Збірник праць Зоол. музею. – Київ: Наукова думка, 1976. – № 36. – С. 84–89.
24. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. – Перевод с английского, под ред. В. Г. Гептнера. – Москва: Мир, 1974. – 460 с.

25. Мальчевский А. С. Дисперсия особей и эволюция видов и популяций у птиц // Орнитология в СССР: Материалы 5-й Всесоюз. орнитол. конф. – Ашхабад: Ылым, 1969. – Кн. 1. – С. 111–124.
26. Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана. – Ленинград: Изд-во Ленинград. ун-та, 1983. – Т. 2. – 504 с.
27. Марисова И. В., Талпош В. С. Птахи України: Польовий визначник. – К.: Вища шк., 1984. – 184 с.
28. Михайлов К. Е. Типологическое осмысление "биологического вида" и пути стабилизации околотовидовой таксономии у птиц. – (Интернет-версия, 2002).
29. Панов Е. Н. Механизмы коммуникации у птиц. – Москва: Наука, 1978. – 304 с.
30. Панов Е. Н. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. – Москва: Наука, 1989. – С. 1–512.
31. Панов Е. Н. Граница вида и гибридизация у птиц // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. Москва: Изд-во МГУ, 1993. – С. 53–95. – (Сборник Трудов Зоологического музея МГУ, Т. 30).
32. Панов Е. Н., Монзиков Д. Г. Интерградация между серебристой чайкой *Larus argentatus* и хохотуньей *L. cachimans* в Европейской России // Зоологический журнал. – 1999. – Т. 78, № 3. – С. 334–348.
33. Пекло А. М. Мухоловки фауны СССР. – Киев: Наук. думка, 1987. – 180 с.
34. Портенко Л. А. Птицы СССР // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом Академии наук СССР. – 54. – М., Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1954. – Ч. 3. – 254 с.
35. Портенко Л. А. Птицы СССР // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом Академии наук СССР. – 69. – М., Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1960. – Ч. 4. – 416 с.
36. Рубцов А. С. Биологическая концепция вида в орнитологии: анализ теоретических основ // Журнал общей биологии. – 1996. – Т. 57, № 6. – С. 747–759.
37. Серебровский П. В. Критика «теории» кругов форм (кризис систематики в орнитологии) // Труды Зоол. ин-та АН СССР. – Ленинград, 1941. – Т. 6. – С. 158–190.
38. Степанян Л. С. Виды-двойники и некоторые вопросы их изучения на орнитологическом материале // Журнал общей биологии. – 1966. – Том 24, № 2. – С. 233–243.
39. Степанян Л. С. Концепция надвида (superspecies) и пределы ее приложения // Зоологический журнал. – 1970. – Том 49, вып. 5. – С. 653–659.
40. Степанян Л. С. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. – Москва: Наука, 1983. – 294 с.
41. Степанян Л. С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). – Москва: ИКЦ Академкнига, 2003. – 808 с.
42. Страутман Ф. И. Птицы Советских Карпат. – Киев: Изд-во АН УССР, 1954. – 331 с.
43. Страутман Ф. И. Птицы западных областей УССР. – Львов: Изд-во Львовского ун-та, 1963. – Т. 1. – 169 с. – Т. 2. – 182 с.
44. Фесенко Г. В. Орнітофауна України в ХХ столітті // Біологія і хімія в школі. – 2003. – № 1. – С. 41–44.
45. Фесенко Г. В., Бокотей А. А. Птахи фауни України: Польовий визначник. – К, 2002а. – 416 с.
46. Фесенко Г. В., Бокотей А. А. Анотований список українських наукових назв птахів фауни України. – Київ–Львів, 2002б. – 2-е вид. – 44 с.
47. Фильчагов А. В. Состояние изученности некоторых признаков чаек комплекса *argentatus – cachimans – fuscus*, населяющих Восточную Европу и Северную Азию // Серебристая чайка: распространение, систематика, экология / Под ред. В. А. Зубакина и др. – Ставрополь: Ставроп. пед. ин-т, 1992. – С. 3–8.
48. Фридман В. С. «Кризис» биологической концепции вида и таксономический статус гибридизирующих и гибридных форм // Журнал общей биологии. – 1991. – Т. 52, № 4. – С. 475–487.
49. Фридман В. С. О гибридизации большого пестрого и сирийского дятлов в Украине: есть ли отбор против гибридов? // Проблеми вивчення та охорони птахів: Мат-ли VI наради орнітологів Західної України. – Львів–Чернівці, 1995. – С. 133–135.
50. Amadon D. The superspecies concept // Syst. zool. – 1966. – N 15. – P. 245–249.
51. Haffer J. Superspecies and species limits in vertebrates // Z. zool. Syst. Evol.-forsch. – 1986. – Vol. 24. – P. 169–190.
52. Haffer J. The history of species concepts and species limits in ornithology // Bull. British Ornithologists Club. – 1992. – 112A. – P. 107–158.
53. MacArthur R. Fluctuations of animal populations, and measure of community stability // Ecology. – 1955. – Vol. 36, № 3. – P. 533–536.
54. Meyburg B. U. Zur Brutbiologie und taxonomischen Stellung des Schreiadlers // Der Falke. – 1974. – Bd. 21, N 4. – P. 126–134; Bd. 21, № 5. – P. 166–171.
55. Mullarney R., Swensson L., Zetterström D., Grant P. J. Bird Guide. The most complete field guide to the birds of Britain and Europe. – London, 2001. – 400 p.
56. Nankinov D. The state of nightingale in Bulgaria // Беркут. – 2002. – Т. 11, вип. 1. – С. 84–97.
57. Nankinov D., Bozhilov V. Das Brüten des Sprossers *Luscinia luscinia* in Bulgarien // Ornithologische Mitteilungen. – 2002. – № 6. – S. 217–222.
58. Sládek J. Príspevok k výskumu orla krikľavého (*Aquila pomarina*) na Slovensku // Tichodroma. – Bratislava, 1993. – Vol. 6. – S. 29–47.
59. Zink R. M. Species concepts // Bull. British Ornithologists Club. – 1997. – Vol. 117, № 2. – P. 97–109.

Отримано: 12 грудня 2003 р.

Прийнято до друку: 27 травня 2004 р.