

## **Возможна ли единая концепция вида в орнитологии? (Мнение практикующего систематика)**

А.А.Назаренко

Александр Александрович Назаренко. Лаборатория орнитологии. ФНИЦ Биоразнообразия ДВО РАН. Проспект 100-летия Владивостока, д. 159, Владивосток, 690022, Россия.  
E-mail: birds@biosoil.ru

Второе издание. Первая публикация в 2001\*

Давайте успокоимся, разойдёмся по домам.

Булат Окуджава

Обсуждение так называемой проблемы вида в биологии продолжается уже в течение двух столетий (Haffer 1992; и др.). Крайне примечательно то, что в этой затянувшейся дискуссии противостоящие стороны никак не могут прийти к согласию, либо хотя бы к компромиссу. Число выдвигаемых концепций вида возрастает. Так, недавно Мэйден (Meyden 1997) привёл обзор 22 существующих концепций вида и их разновидностей. Мне кажется, в этой проблеме есть нечто, что, странным образом, ускользает от внимания спорящих сторон, что, как мне представляется, позволит радикально решить эту мучительную проблему. Это и послужило стимулом для написания данной статьи.

В задачу статьи не входит критический анализ философско-методологических оснований проблемы вида: полезную (но не легко извлекаемую) информацию на этот счёт заинтересованный читатель может найти в недавно опубликованном сборнике «Современная систематика: методологические аспекты» (Павлинов 1996). Наша задача более скромная: на примере одной таксономической группы – птиц попытаться ответить на вопрос, вынесенный в заголовок данной статьи. Заметим, что именно в орнитологии дебаты вокруг проблемы вида носят наиболее оживлённый и острый характер, поскольку здесь сталкиваются позиции двух школ, радикально различающихся в понимании того, что есть вид<sup>†</sup>.

С некоторым опозданием к дискуссии подключились и отечественные орнитологи, в том числе и на страницах «Журнала общей биологии» (Фридман 1991,1993; Рубцов 1996; и др.). В особенности мне хотелось бы отметить проницательную работу Е.Н.Панова (1993), в значи-

\* Назаренко А.А. 2001. Возможна ли единая концепция вида в орнитологии? (Мнение практикующего систематика) // *Журн. общ. биол.* **62**, 2: 180-186.

<sup>†</sup> См.: Haffer 1992; тематический выпуск *Bull. Brit. Ornith. Club* «Avian taxonomy from Linneus to DNA» (Cheke, Snow 1997) и мн. др.

тельной степени определившую направленность нашего поиска.

Как упомянуто, в современной орнитологии остро конкурируют две взаимоисключающие – по своим онтологическим основаниям и пониманию реального биоразнообразия (БР) – концепции вида: традиционная – биологическая концепция вида (БКВ) и так называемая филогенетическая концепция вида (ФКВ) (Cracraft 1983, 1989; McKitrick, Zink 1988; Zink, McKitrick 1995; Zink 1997). Поскольку эти концепции ниже будут детально сопоставляться, здесь мы приводим лишь их основные определения (по: Mayden 1997):

**БКВ:** вид – это группа популяций, которая **репродуктивно изолирована** от других подобных групп.

**ФКВ:** вид – это наименьшая (далее неделимая) монофилетическая группа популяций, диагностируемая по **уникальному сочетанию любых признаков**.

Может показаться парадоксальным, но БКВ первоначально вошла в научный обиход орнитологов и продолжает определять стиль мышления систематиков и эволюционистов Старого Света, так сказать, *de facto*: в качестве так называемого политипического – широко понимаемого – вида, и в этом бесспорная заслуга принадлежит Хартерту – его фундаментальной сводке «Птицы Палеарктической фауны» (Hartert 1903-1922). Вори (Vaurie 1959, 1965) лишь осовременил фактологическую основу сводки Хартерта.

*De jure* в качестве теоретического основания политипической концепции это произошло лишь в послевоенные годы благодаря главным образом выдающейся творческой и издательской активности Эрнста Майра (1947, 1968, 1974 и др.). Надо отдать должное личности Майра: глубоко убеждённый в незыблемости оснований БКВ (см. Mayr 1996), он в упомянутых выше работах достаточно снисходительно относился к своим критикам, и у читателей русских переводов его основополагающих работ не возникало и тени сомнения в том, что что-то может быть и по-другому. Впрочем энергичная критика БКВ началась лишь на протяжении последних двадцати лет. Первой «критической ласточкой» со стороны орнитологов явилась публикация Крэкэрфта (Cracraft 1983). За ней последовала статья МакКитрик и Зинка (McKitrick, Zink 1988). Критикуя БКВ с позиций ФКВ, в последующих своих публикациях эти авторы без обиняков заявили, что БКВ должна уступить своё место ФКВ. В рамках поставленной в статье задачи и в аспекте оценки этих концепций нам придётся сделать несколько неизбежных отступлений логико-методологического характера.

### Реален ли «вид»?

В дискуссиях по проблеме вида обращает на себя внимание одно важное противоречие: несоответствие между тезисом о реальности ви-

да в природе, а на этом аспекте специально останавливались Майр в своих работах (Mayr 1996), его последователи (Coyne 1994; Coyne, Orr 1998), критики (Рубцов 1996) и откровенные оппоненты (Zink 1997), и резким различием числа этих «реальностей» в свете разных концепций вида. Для конфликтующих БКВ и ФКВ число видов в мировой фауне – важный аспект разногласия (Haffer 1992; Snow 1997; Zink 1997; и др.). Это характерно и для других концепций вида (Mayden 1997). Тезис о том, что термином «вид» называют разные вещи в природе, давно осознан (Haffer 1992; Mayden 1997; и др.).

Из всего изложенного можно сделать лишь одно заключение: «вид» это не то, что «есть на самом деле», а нечто иное – это то, что думают систематики (и философы от биологии) о том, что «есть на самом деле» в свете неких априорных представлений. «Вид» – это логический конструкт, понятие. Так, в линнеевской иерархической системе (способе упорядочения) реального биологического разнообразия вид – это категория низшего ранга.

Не «виды», а популяции с их уникальным свойством самовоссоздания и потому потенциально неограниченным существованием во времени это и есть то, что «есть на самом деле». Я думаю, птицы, а речь идёт о них, нимало не озабочены тем, являются ли они «видами» или нет, но крайне озабочены тем, являются ли они сочленами единого репродуктивного сообщества – популяции (и в этом они могут и учить систематиков, но и сами заблуждаться).

Для максимально успешного решения этой задачи в процессе эволюции было создано множество средств самоидентификации – так называемые опознавательные признаки. И систематики в своей работе, в сущности, оперируют тем, что им доступно из этого «банка данных»: на музейной стадии систематики это признаки морфологии, на «полевой» стадии – это особенности экологии, поведения, вокализации. А «молекулярная» стадия воспользовалась тем, что явилось уже побочным продуктом эволюции и того, и другого (и о чём носители этих признаков даже не подозревают). Именно посредством всех этих признаков систематики, в целом **объективно**, вычленивают из природного БР популяции, нарекая их уникальными научными именами (которые лишь в силу укоренившегося заблуждения принято называть видовыми или подвидовыми).

Замечательно, что по поводу понимания того, что есть «популяция» среди биологов, по крайней мере среди эволюционистов, нет, как известно, никаких разночтений. В эволюционной биологии популяция – единственный субъект эволюции, а её особи – реальные носители как программ «стандартного» развития, так и эволюционных инноваций, вне зависимости от того, явилось ли это следствием отбора, либо прихоти случая (сравни: Фридман 1996).

## Реальная структура (pattern) БР

и адекватность отражения её концепциями вида

В рамках проблемы вида историческое и реальное БР принято различать и обозначать разными терминами (Cracraft 1989; и др.). Существующие во времени популяции именуется филетическими линиями. Это обозначается как процесс (процесс эволюции БР). Современный временной срез процесса именуется структурой (pattern). Таким образом, структура – это реально существующее БР. Поскольку этот срез по отношению к любой данной филетической линии есть событие принципиально случайное, как бы ни понимался процесс, как градуализм, или же как «прерывистое равновесие» – что ближе отражает реальности, например, четвертичного периода (Назаренко 1982), в плоскости современности «сечения» филетических линий будут находиться **на самом разном удалении** друг от друга.

Продолжая аналогию, в так называемом «пространстве признаков» (а это единственное мерло филетического родства разных популяций) структура БР может быть уподоблена некоей топографической карте, где каждой изогипсе соответствует свой признак. Изогипсы низких уровней – это общие, так называемые плезиоморфные признаки, а хребты и вершины образованы изогипсами – апоморфиями («продвинутыми», уникальными признаками). Так, сойки *Garrulus* на этой «таксономической карте» будут выглядеть в виде двух одиноких и уединённых вершин – *G. lanceolatus* и *G. lidthi* и целой «грозди» вершин и плосковерхих хребтов (клины), но опять-таки с разной степенью сгущения – это популяции обыкновенной сойки *G. glandarius*.

БКВ и ФКВ, в противоположность некоторым другим концепциям, претендуют на отражение именно структуры БР.

«Вид» в понимании БКВ – это популяции с замкнутым геномом. Операционально – в реальности – это подтверждается на примере симпатрических и парапатрических популяций. Поскольку к пространственно изолированным популяциям этот критерий принципиально неприложим, таксономический ранг подобных популяций определяется путём умозаключений (Maug 1996; и др.). Иными словами, он неизбежно имеет субъективный, относительный характер. Различия в филетическом родстве между популяциями отражаются путём использования «неформальных» промежуточных таксономических категорий: подвид, полувид и т.п. Соответственно, структура БР в свете этой концепции выглядит так, как мы к этому привыкли: 28.5 тыс. подвидов (Haffer 1992) в составе 10-12 тыс. видов птиц мировой фауны.

Приверженцы ФКВ обходят затруднения БКВ радикально, но и лукаво: «видом» они объявляют любую популяцию, особи которой диагностируются по уникальным признакам (апоморфии), либо по уникальному сочетанию неуникальных признаков (Mayden 1997; и др.).

Критерий репродуктивной изоляции вообще не входит в определение (онтологическую характеристику) «филогенетического вида» (Cracraft 1983; McKittrick, Zink 1988; Zink, McKittrick 1995; Zink 1997; и др.). Принципиально нет места для промежуточных таксономических категорий. В итоге мы имеем (можем иметь) около 30 видов обыкновенной сойки и, используя оценки Майра по общему числу подвидов (Haffer 1992), как минимум 28.5 тыс. видов птиц в мировой фауне.

«Этолого-репродуктивная» концепция вида (recognition species concept, RSC), предложенная в 1985 году Пэтерсоном (Paterson 1985 – цит. по: Haffer 1992; см. также: Mayden 1997) понимает «вид» как популяции разнополых организмов, образующих единое репродуктивное сообщество. В свете этой концепции каждый изолят есть самостоятельный вид по определению. Но равным образом конспецифичными являются и широко гибридизирующие комплексы популяций, например чёрная *Corvus corone* и серая *C. cornix* вороны (Блинов и др. 1993), формы каменок *Oenanthe pleschanka* и *O. hispanica* (Панов 1989; Рубцов 1997), сверчков *Locustella certhiola* и *L. ochotensis* (Калякин и др. 1993), комплекс «крупных белоголовых» чаек Евразии (Панов 1989; Панов, Монзиков 1999) и др. Оценок общей структуры БР мировой фауны птиц в рамках RSC не давалось, но можно думать, что это значение будет отличаться от таковых в свете БКВ и ФКВ.

Итак, любая концепция вида (как и любая научная концепция – парадигма) неизбежно навязывает реальности своё видение этой реальности, т.е. неизбежно её искажает. Искажающий эффект концепций вида определяется прежде всего априорно задаваемой онтологией («сущностью») «вида». «Мы будем считать видом лишь популяцию с замкнутым геномом» – БКВ. «Вид – это любая популяция, которую можно отличить от другой по любым диагностируемым признакам» – ФКВ. «Репродуктивное сообщество организмов есть вид» – RSC. И в этом контексте вопрос о том, насколько адекватны эти концепции тому, что «есть на самом деле», в сущности, просто неправомерен.

### Концепции вида как согласованная система понятий

То, что каждая концепция создаёт свою, отличную от других концепций «виртуальную реальность», говорит о том, что по своей сути они являются понятиями: логическими конструктами, каждая со своей внутренней логикой и вытекающей из неё системой положений и следствий. В этом смысле каждая концепция вполне самодостаточна и, видимо, не улучшаема – без риска потери «качества». Так, в рамках БКВ межвидовая гибридизация невозможна по определению: «вид» – это популяция с замкнутым геномом. Из этого вытекает несколько важных для обсуждаемой темы следствий.

а) Концепции вида, по сути, не претендуют на адекватное описание

реального БР. В лучшем случае они адекватно описывают лишь часть БР. Так, БКВ, ФКВ и RSC адекватно отражают таксономический ранг симпатрических популяций. Но поскольку подобные популяции в большинстве своём не являются близкородственными (хотя имеются и сенсационные исключения – недавно обнаруженная в горах южной Палеарктики система «слоёных» видов комплекса *Seicercus burkii* – фенотипически крайне сходных популяций, замещающих друг друга по вертикали и прежде описанных в качестве подвидов – см.: Martens *et al.* 1999; Alström, Olsson 1999), это их свойство выступает как достаточно тривиальное. В этом качестве они являются лишь частными концепциями вида.

б) Ни одна из концепций не лучше и не хуже другой. Они просто **разные**. И в этом контексте принципиально неправомерно оценивать любую данную концепцию с позиции другой. Этого, например, не понимают критики БКВ с позиции ФКВ.

в) Видимо, не правомерно оценивать концепции и с позиций реальности (а что есть «реальность» в контексте проблемы вида, не то ли, к чему мы просто привыкли?), что позволяют себе некоторые наши критики БКВ (Панов 1993; Рубцов 1996; и др.).

г) Критика концепций вида правомерна (допустима) только с позиции оценки состоятельности самих теоретических оснований («онтология») и механизмов приложимости к реальному БР (операциональность, всеобщность) данной концепции. Так, БКВ принципиально не приложима (не «работают» критерии операциональности и всеобщности) к аллопатрическим популяциям и, будучи «горизонтальной» (Naffer 1992), т.е. описывающая лишь структуру БР, не приложима к популяциям во времени – филетическим линиям. В рамках ФКВ процедура видового ранжирования популяций носит вполне субъективный характер. Это могут быть сколь угодно незначительные признаки. Теоретически «видом» может стать любой дем, а в случае использования молекулярных маркеров и метода фингерпринта – и отдельная особь. На практике ранг вида получает любой сколь угодно слабо охарактеризованный подвид (в традиционном понимании).

д) Компромисс (синтез) концепций вида принципиально невозможен, поскольку их онтологические основания и следствия из них исключают друг друга:

БКВ

1. Вид – это популяция с замкнутым геномом
2. Степень сходства-различия между популяциями не имеет решающего значения
3. Вид может быть моно-, пара- и полифилетическим, т.е. состоять из многих неидентичных популяций (политипический вид)

ФКВ

1. Этот параметр вообще не входит в онтологическую характеристику вида
2. Вид – это популяция, отличающаяся от другой любыми сколь угодно незначительными признаками или их сочетанием
3. Вид – это только монофилетическая популяция (монотипический вид)

4. Допускаются таксономические «полутона»: подвид, полувид и т.п.  
5. «Эволюционное событие» и видообразование разнесены во времени: «видообразование» – это момент приобретения популяцией механизмов репродуктивной изоляции  
6. Вторичные контакты и гибридные зоны между неидентичными популяциями как мощный инструмент оценки таксономического ранга этих популяций

4. Для категории «подвид» принципиально нет места  
5. «Эволюционное событие» и видообразование одномоментны  
6. Этот феномен полностью лишён какой-либо эвристической значимости, поскольку генетический обмен между неидентичными популяциями есть, по определению, межвидовая гибридизация

Из всего изложенного выше можно сделать одно итоговое заключение: единая концепция вида в орнитологии принципиально невозможна.

Недавно в международном тематическом сборнике «Виды: единицы биоразнообразия» одни из его авторов – Халл (Hull 1997 – цит. по: Mayden 1997) и Мэйдэн (Mayden 1997) практически подошли к этой же идее, за одним важным отличием (см. ниже), и применив иную систему умозаключений. Оценив все существующие концепции вида в свете трёх критериев: теоретической содержательности (онтология), приложимости к реальным популяциям (операциональность) и приложимости ко всему реальному и историческому БР (всеобщность) они пришли к заключению, что ни одна (за одним исключением) из существующих концепций вида не удовлетворяет полностью требованиям этих критериев. На этом основании все они были отнесены к вторичным концепциям – концепциям, которые адекватно описывают лишь часть БР. Тем не менее, странным образом в качестве первичной была избрана эволюционная концепция вида (ЭКВ).

ЭКВ была выдвинута Дж.Симпсоном в 1961 году и имеет несколько формулировок. В последней редакции (Wiley, Mayden 1997 – цит. по: Mayden 1997) «эволюционный вид» – это «единица (entity), образованная организмами, которые сохраняют свою идентичность (т.е. отличаются) от других подобных единиц во времени и пространстве и которая имеет свою независимую эволюционную судьбу и исторические тенденции». Но у этой концепции имеется один принципиальный дефект, делающий её фатально непригодной «на все случаи жизни»: она полностью не отвечает критерию операциональности. Это отмечают, в частности, Майр (Mayr 1996), да и сам Мэйдэн. Так что это просто чистая декларация того, что является парадигмой современной биологии: БР в аспектах структуры и процесса есть следствие и итог эволюции. Для решения основной задачи любой концепции вида – оценки таксономического ранга реально существующих природных популяций, ЭКВ принципиально непригодна.

### Заключение

Итак, единая концепция вида в орнитологии принципиально невозможна, и поиски подобной концепции лишены какой-либо научной

перспективы. Это нужно принять как данность. Не свидетельство ли это того, что даже в пределах одной таксономической группы реальное БР не организовано по какому-то единому плану или сценарию?

Но необходимость в общепринятом «стандарте» вида, безусловно, остаётся. Уже сейчас здесь возникают курьёзные ситуации. Так, в последнем издании международной «Красной Книги животных» (Baillie 1996) для территории России приводится 13 эндемичных видов птиц, а для территории США – 71. Любой орнитогеограф скажет, что такого быть не может. Просто эти оценки даны в свете разных концепций вида: для России по БКВ, для Америки – по ФКВ.

Поскольку в орнитологии конкурируют две взаимоисключающие, но формально равнозначные концепции, выбор рабочей концепции, я думаю, должен решаться «полюбовным» соглашением, т.е. **конвенциально**. Так, например, как это уже давно практикуется в геологии и палеогеографии в отношении стратиграфических схем. Например, если будет сочтено оставить таксономическую категорию «подвид», то по существу конвенциональное понимание этой категории уже предложено: «подвид – это популяции филогенетически (генетически) отличающиеся, но репродуктивно совместимые» (Avice, Ball 1990; Ball, Avice 1992).

Что будет представлять собой эта **конвенция вида** – судить не берусь. Но этому событию, я думаю, будет предшествовать целая эпоха «малых дел», когда шаг за шагом, с использованием всех традиционных и новых подходов мы будем пытаться выяснить или хотя бы максимально приблизиться к пониманию того, как «это есть на самом деле», т.е. исследовать все критические случаи взаимоотношений популяций «высоких таксономических рангов» (выражение Е.Н.Панова). Преодолевая зашоренность как традиционных, так и новых концепций вида, следует исходить из такого, например, рабочего понимания «видовой популяции» – это репродуктивное сообщество реально существующих организмов, образующих некое единство благодаря свободной циркуляции генетической и социальной информации. Но и следует не забывать о том, что *структура* есть лишь случайный и мгновенный «срез» *процесса*, а разные генетически детерминированные и социальные системы признаков могут эволюционировать несогласованно, и потому возможны принципиально неоднозначные случаи, например, чёрные и серые вороны. Возможно, таксономический ранг подобных «соучастников» будет также определяться конвенционально.

Эпоха «малых дел», в сущности, уже началась, и мне хотелось бы отметить наиболее интересные находки и открытия последнего времени.

Молекулярные маркёры позволили показать, что материковая популяция обыкновенной лазоревки *Parus caeruleus* по происхождению гибридогенна: она «диморфна» (содержит два варианта) по митохондриальной ДНК, с генетической «дистанцией» между ними в 1.23% (Та-



berlet 1994). Более того, показано, что популяция *Phylloscopus tristis* (сибирская пеночка-теньковка) также гибридогенна, причём молекулярные маркеры (мтДНК наследуется только по женской линии) показали, что «евами» являлись самки из группы европейских «зелёных» теньковок, а «адамами» – самцы из группы ближневосточных «оливковых» теньковок. От последних эта популяция унаследовала окраску оперения и, что очевидно, тип песни. Генетическая дистанция между разными популяциями «зелёных» теньковок и соответственно «оливковых» составляет 3.9-4.5%. Им придаётся ранг разных видов. Для популяции *tristis* это значение с популяцией *abietinus* (популяция группы «зелёных» теньковок) составляет 1.7%, а с популяциями *lorenzii* и *sindianus* («оливковые» теньковки) – 3.5 и 4.3% соответственно (Helbig *et al.* 1996).

Первые обзоры по значениям генетических дистанций в группе птиц показали, что между подвидами и видами (в традиционном понимании) имеет место очень значительное перекрытие, и только от уровня 3% и выше эти значения трактуются как межвидовые (Helbig *et al.* 1995). В более позднем обзоре это критическое значение поднято до 6-8% (Avice, Walker 1998). Пока наиболее высокое значение гибридогенности видовой популяции определяется в 5% – пингвин Адели *Pygoscelis adeliae* (Avice, Walker 1998). Таким образом, пафос оценки Е.Н.Панова (1989, 1993) подтверждается новейшими данными. Но это всё-таки близкородственные популяции.

Похоже, что популяции *argentatus* и *cochinnans* «больших белоголовых чаек» в Европейской России обнаруживают тенденцию к слиянию (Панов, Монзиков 1999). То же, видимо, имеет место между популяциями *certhiola* и *ochotensis* «певчих сверчков»: обширная гибридная популяция устья Амура и на северном Сахалине (Калякин и др. 1993). Песня охотского сверчка – это песня певчего сверчка без её краткого финального «росчерка», а вокализация демонстрации взлёта и агрессивный позыв у них идентичны (Назаренко 1990). В противоположность этим случаям между популяциями *major* и *minor* «больших синиц» при локальной гибридизации скорее имеет место сообитание и конкурентное исключение: вытеснение *minor* из населённых пунктов (Назаренко и др. 1999), и с позиций всех концепций вида эти популяции ведут себя, как разные виды. Все эти случаи ещё ожидают оценок по молекулярным маркерам.

Автор признателен многим коллегам, но в особенности Й.Мартенсу, Ю.Хаффферу и К.Е.Михайлову за присылку труднодоступных публикаций, а также благодарен В.Н.Чернобаевой, взявшей на себя труд по техническому оформлению рукописи. Я также признателен А.М.Гилярову и анонимному рецензенту, критические замечания которых позволили улучшить первоначальную версию статьи.

## Литература

- Блинов В.Н., Блинова Т.К., Крюков А.П. 1993. Взаимодействие серой и чёрной ворон (*Corvus cornix* L., *C. corone* L.) в зоне симпатрии и гибридизации: структура зоны и возможные факторы изоляции // *Сб. тр. Зоол. музея Моск. ун-та* **30**: 97-117.
- Калякин М.В., Бабенко В.Г., Нечаев В.А. 1993. К вопросу о систематических отношениях певчего (*Locustella certhiola*) и охотского (*L. ochotensis*) сверчков // *Сб. тр. Зоол. музея Моск. ун-та* **30**: 164-182.
- Майр Э. 1947. *Систематика и происхождение видов*. М.: 1-504.
- Майр Э. 1968. *Зоологический вид и эволюция*. М.: 1-597.
- Майр Э. 1974. *Популяции, виды и эволюция*. М.: 1-460.
- Назаренко А.А. 1982. О фаунистических циклах: вымирание-расселение-вымирание... На примере дендрофильной орнитофауны Восточной Палеарктики // *Журн. общ. биол.* **43**, 6: 823-835.
- Назаренко А.А. 1990. К орнитофауне Северо-Восточного Приморья // *Экология и распространение птиц юга Дальнего Востока*. Владивосток: 106-114.
- Назаренко А.А., Вальчук О.П., Мартенс Й. 1999. Вторичный контакт и перекрытие популяций большой – *Parus major* и восточноазиатской – *P. minor* синиц на Среднем Амуре // *Зоол. журн.* **78**, 3: 372-381.
- Павлинов И.Я. (Ред.). 1996. *Современная систематика: методологические аспекты*. М.: 1-240.
- Панов Е.Н. 1989. *Гибридизация и этологическая изоляция у птиц*. М.: 1-510.
- Панов Е.Н. 1993. Граница вида и гибридизация у птиц // *Сб. тр. Зоол. музея Моск. ун-та* **30**: 53-96.
- Панов Е.Н., Монзиков Д.Г. 1999. Интерградация между серебристой чайкой *Larus argentatus* и хохотуньей *L. cachinnans* в Европейской России // *Зоол. журн.* **78**, 3: 334-348.
- Рубцов А.С. 1996. Биологическая концепция вида в орнитологии: анализ теоретических основ // *Журн. общ. биол.* **57**, 6: 747-760.
- Рубцов А.С. 1997. *Проблема вида и природная гибридизация у птиц на примере взаимоотношений испанской каменки и плешанки (*Oenanthe hispanica* L., 1758, *Oe. pleschanka* Lerech., 1770)*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: 1-25.
- Фридман В.С. 1991. «Кризис» биологической концепции вида и таксономический статус гибридизирующих и гибридогенных форм // *Журн. общ. биол.* **52**, 4: 476-487.
- Фридман В.С. 1993. Согласованность дивергенции гибридизирующих форм и состоятельность биологической концепции вида у птиц // *Журн. общ. биол.* **54**, 1: 81-95.
- Фридман В.С. 1996. Типологическая и биологическая концепции вида: поглощающий антагонизм или дополнительность? // *Современная систематика: методологические аспекты*. М.: 183-212.
- Alström P., Olsson U. 1999. The Golden-spectacled Warbler: a complex of sibling species, including a previously un-described species // *Ibis* **141**, 4: 545-568.
- Avise J.C., Ball R.M. 1990. Principles of genealogical concordance in species concepts and biological taxonomy // *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* **7**: 45-67.
- Avise J.C., Walker D.-E. 1998. Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process // *Proc. R. Soc. London. B.* **265** (1395): 457-463.
- Baillie J. 1996. Data Tables // *IUCN Red List of Threatened Animals*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK: 1-448.
- Ball R.M., Avise J.C. 1992. Mitochondrial DNA phylogeographic differentiation among avian populations and the evolutionary significance of subspecies // *Auk* **109**, 3: 626-636.
- Cheke R.A., Snow D.W. (eds.) 1997. Avian taxonomy from Linnaeus to DNA // *Bull. Brit. Ornith. Club.* **117**, 2: 83-150.
- Coyne J.A. 1994. Ernst Mayr and the origin of species // *Evolution* **48**, 1: 19-30.

- Coyne J.A., Orr H.A. 1998. The evolutionary genetics of speciation // *Phil. Trans. R. Soc. London. B.* **353** (1366): 287-305.
- Cracraft J. 1983. Species concepts and speciation analysis // *Curr. Ornithol.* **1**: 159-187.
- Cracraft J. 1989. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation // *Speciation and its consequences*. Sunderland: 28-59.
- Hajfer J. 1992. The history of species concepts and species limits in ornithology // *Bull. Brit. Ornith. Club. Centenary Suppl.* **112A**: 107-158.
- Hartert E. 1903-1922. *Die Vögel der Paläarktischen Fauna*. 3 Vols. Berlin: 1-1764.
- Helbig A.J., Seibold I., Martens J., Wink M. 1995. Genetic differentiation and phylogenetic relationships of Bonelli's Warbler *Phylloscopus bonelli* and Green Warbler *P. nittidus* // *Avian Biol.* **26**, 2: 139-153.
- Helbig A.J., Martens J., Seibold I., Henning F., Schottier B., Wink M. 1996. Phylogeny and species limits in the Palearctic chiffchaff *Phylloscopus collybita* complex: mitochondrial genetic differentiation and bioacoustic evidence // *Ibis* **138**, 4: 650-666.
- Hull D.L. 1997. The ideal species concept – and why we can't get it // *Species: the units of biodiversity*. London: 357-380.
- Martens J., Eck S., Päckert M., Sun Yue-Hua. 1999. The Golden-spectacled Warbler, *Sei-cercus burkii* – a species swarm (Aves: Passeriformes; Sulviidae) // *Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden.* **50**, 18: 281-327.
- Mayden R.L. 1997. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem // *Species: the units of biodiversity*. London: 381-424.
- Mayr E. 1996. What is a species, and what is not? // *Philosophy of Science* **63**, 2: 262-277.
- McKittrick M.C., Zink R.M. 1988. Species concepts in ornithology // *Condor* **90**, 1: 1-14.
- Paterson H.E. 1985. The recognition concept of species // *Species and Speciation. Transvaal Mus. Monogr.* **4**: 21-29.
- Snow D.W. 1997. Should the biological be superseded by the phylogenetic species concept? // *Bull. Brit. Ornith. Club.* **177**, 2: 110-121.
- Taberlet P. 1994. Phylogeographic structure of European populations of Blue Tit inferred from mitochondrial DNA polymorphism // *J. Ornithol.* **135**, 3: 364.
- Vaurie Ch. 1959. *The Birds of the Palearctic Fauna. Passeriformes*. L.: 1-762.
- Vaurie Ch. 1965. *The Birds of the Palearctic Fauna. Non-Passeriformes*. L.: 1-763.
- Wiley E.O., Mayden R.L. 1997. The evolutionary species concept // *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. Columbia Univ. Press.
- Zink R.M. 1997. Species concepts // *Bull. Brit. Ornith. Club.* **117**, 2: 97-109.
- Zink R.M., McKittrick M.C. 1995. The debate over species concepts and its implications for ornithology // *Auk* **112**, 3: 701-719.

