

УДК 57.063.7

## К ИСТОРИИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ СНЕГИРЕЙ (*PYRRHULA*, PASSERIFORMES, AVES)

© 2023 г. В. Е. Ивушкин\*

Иркутская областная общественная организация Центр помощи животным “Зоогалерея”  
Иркутская область, 664540 Россия

\*e-mail: pyrrhula@mail.ru

Поступила в редакцию 07.05.2023 г.

После доработки 05.09.2023 г.

Принята к публикации 27.09.2023 г.

В последние сто лет утвердилась неизменная неопределенность в установлении таксономического статуса отдельных форм снегирей, складывавшаяся на протяжении всего периода истории их изучения. Недостаток информации мешал утвердиться в своих выводах практически всем исследователям, которые работали со снегириями. Это не изменилось даже в результате применения молекулярно-генетических методов. Для анализа сложившейся ситуации рассмотрены три ключевые публикации, на которых основано современное понимание истории филогенетического взаимодействия близкородственных форм рода снегирей в процессе их расселения. Предложено переоценить накопленные данные и таксономическую систему рода на основе современных знаний и новых подходов в исследованиях. Рассматривается реконструкция исторических событий распространения снегирей. Обсуждаются альтернативные варианты и дополнительные инструменты определения путей расселения, сроков и механизмов формообразования.

*Ключевые слова:* таксономия, филогения, зоогеография

DOI: 10.31857/S0044513424010085, EDN: JIABIE

Снегири рода *Pyrrhula* (Brisson 1760) – одни из самых известных и типичных представителей семейства вьюрковых (Fringillidae, Passeriformes). Это группа птиц мелких и средних размеров (длина крыла от 7.4 до 10 см), со своеобразным коротким, слегка вздутым, конусовидным клювом (предназначенным в основном для поедания почек древесных растений).

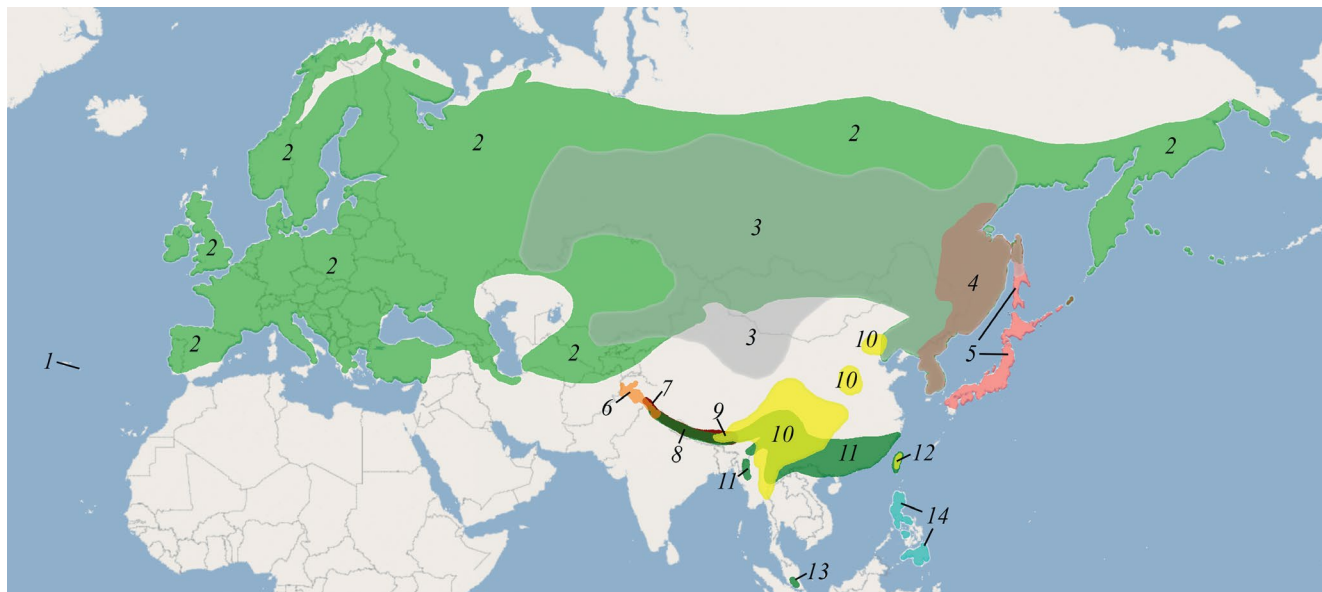
Всего, в зависимости от степени деления рода, известно 7–11 видов, 21–30 форм (подвидов, часто различимых лишь по серии экземпляров) (Ивушкин, 2015).

У всех снегирей маховые и рулевые перья полностью черные, часто с ярко выраженным металлическим блеском на открытых поверхностях. Несмотря на то, что некоторые виды снегирей иногда преодолевают значительные пространства за короткое время, их крылья относительно короткие и слабо заостренные. Большие верхние кроющие второстепенных маховых часто тоже черные, но на их вершинах расположены светлые (белые, грязно-белые, светло-коричневые, серые, красноватые или даже оранжевые) пятна, которые формируют полосу поперек сложенного крыла. Основной особенностью окраски снегирей является

наличие белой поперечной полосы, присутствующей на пояснице у всех представителей рода, однако ее ширина и тональность могут значительно варьировать.

В зависимости от цветовых характеристик остальных частей оперения и формы хвоста снегирей можно разделить на три группы (Voous, 1949; Töpfer et al., 2011; Ивушкин, 2015). Черношапочные снегири (*Pyrrhulae nigricapillae*) (Black-capped Bullfinches) (Ивушкин, 2015) характеризуются наличием сверху на голове черных перьев, формирующих своеобразную “шапочку”. Такая окраска всегда сочетается с особой формой хвоста: часто все рулевые перья почти равной длины, различия отмечаются в пределах всего 5 мм. У масковых снегирей (*Pyrrhulae personatae*) (Masked Bullfinches) черная окраска локализована на голове только вокруг клюва и глаз и образует рисунок похожий, на “карнавальную маску”.

В противоположность первым двум группам, бурые снегири (*Pyrrhulae brunneae*) (Brown Bullfinches) не имеют ключевых признаков в окраске головы. Однако при этом все формы полностью лишены липохромной окраски в оперении обоих полов (за исключением самого внутреннего



**Рис. 1.** Схема распространения снегирей, включая территории, посещаемые во время межсезонных перемещений: 1 – *P. murina*; 2 – *P. pyrrhula*; 3 – *P. cineracea*; 4 – зона совместного обитания (ЗСО) *P. pyrrhula*, *P. cineracea* и *P. griseiventris*; 5 – *P. griseiventris*; 6 – *P. aurantiaca*; 7 – ЗСО *P. aurantiaca*, *P. nipalensis* и *P. erythrocephala*; 8 – ЗСО *P. nipalensis* и *P. erythrocephala*; 9 – ЗСО *P. nipalensis*, *P. erythrocephala* и *P. erythaca*; 10 – *P. erythaca*; 11 – *P. nipalensis*; 12 – ЗСО *P. nipalensis* и *P. erythaca*; 13 – *P. waterstradti*; 14 – *P. leucogenis*.

третьестепенного махового пера, тип окрашивания которого отличается от других снегирей); хвост имеет глубокую вырезку (расстояние между кончиками крайних и центральных рулевых перьев от 1 см и более).

Все представители рода – преимущественно горные зерноядные птицы, населяющие в основном смешанные хвойные и хвойно-широколиственные леса Палеарктики (рис. 1). Гнездовой ареал рода почти не выходит за пределы Евразии, за исключением некоторых близлежащих островов и архипелагов (Ивушкин, 2015). Гнездятся парами, сезон размножения сильно растянут. Черношапочные снегيري умеренной зоны выращивают свое потомство с апреля по август, масковые – с июня по октябрь, а у бурых снегирей эти вариации еще больше. Некоторые виды успевают за сезон вывести птенцов дважды. Как правило, гнездо размещается на хвойных деревьях на высоте от 1–1.5 м, но чаще значительно выше. Оно состоит из двух легко разделяемых частей: основы (изготавливаемой из тонких прутиков или веточек) и лотка (сделанного из более мягких материалов: мха, корешков и шерсти). В кладке 3–7 яиц, у черношапочных снегирей в среднем 5, а у масковых – 3–4 (Ивушкин, 2015).

Несмотря на то, что за все время изучения снегирей, начиная с упоминания этой птицы еще в трудах Аристотеля (Agnot, 2007), был накоплен большой объем данных, до сих пор нет единства взглядов по ряду аспектов большинства исследований. Многие авторы (Sharpe, 1888; Dresser, 1902;

Бианки, 1907; Hartert, 1910; Voous, 1949; Vaurie, 1956; Sibley, Monroe, 1990; Dickinson, 2003–2023 и др.) делали свои выводы на основе ограниченного исходного материала, часто без учета “ключевых игроков в этой партии” (Ивушкин, 2015). Только в 21 веке, с развитием цифровых технологий, когда исторические и оперативные полевые данные из всех частей света стали доступны, появилась возможность пересмотреть многие положения предыдущих теорий.

В течение всего периода исследования снегирей самые ожесточенные дискуссии часто возникали относительно таксономической принадлежности той или иной формы (Vaurie, 1956; Ивушкин, 2015). В результате множества разных мнений появлялись ошибки, обесценивающие регистрируемую информацию. И сегодня ошибки обнаруживаются в научных публикациях, музейных коллекциях и базах полевых данных во всем мире. Так, именно со снегирями ситуация обостряется, если игнорировать дальнейшее изучение особенностей форм, не получивших общепризнанного статуса.

На фоне горячих споров в области таксономии любые гипотезы о происхождении, родстве, процессах формирования и расселения представителей рода мало подвергались обсуждению и ревизии, а “складывались в общую копилку” распространенных взглядов на механизмы и пути формирования современных континентальных и островных орнитофаун. За последние сто лет было предложено несколько вариантов реконструкции

предполагаемых путей расселения видов, сделанных на основе их современного географического распределения и истории изменения климата. Основную сложность в этих исследованиях представляло установление сроков и, соответственно, последовательности формирования и расселения каждой формы, а также сопоставление этих данных с датировками событий, связанных с глобальным изменением климата. Причем, если в случае рассмотрения представителей высших таксонов время их происхождения устанавливалось на основе палеонтологических данных, то по большинству современных молодых видов Passeriformes таких данных значительно меньше (von Schwappenburg, 1919; Lambrecht, 1933; Sánchez, 2004; Rando et al., 2017), и до сих пор их не применяют при изучении исторических процессов.

Сегодня в этом помогает использование молекулярно-генетических методов. Хотя этими методами устанавливаются довольно условные сроки расхождения видов (Коблик и др., 2019), еще можно надеяться на их совершенствование для получения более точных результатов. Это “позволяет все шире использовать эти методы для реконструкции родственных связей внутри таксономических комплексов” (Коблик и др., 2019).

Для устранения существующих противоречий необходимо подвести итог многолетнего изучения снегирей, предпринять ревизию их таксономии и разобраться в особенностях филогении. Цель настоящего обзора – критически рассмотреть изложенные ранее варианты реконструкции истории формирования и расселения всех представителей рассматриваемого рода на основе более полных и современных данных, которые проанализированы в соответствии с результатами собственных исследований.

## МАТЕРИАЛЫ И ПОДХОДЫ

Использованные в данной работе материалы можно разделить на несколько категорий.

### Предыдущие источники

Из трудов, которые составляют основу современного представления о таксономии рода и созданы за последние сто с лишним лет, для анализа я взял две классические работы Бианки (1907) и Фауса (Voous, 1949), которые заслуживают наибольшего внимания при рассмотрении истории расселения снегирей.

### Молекулярно-генетические данные

В последнее время за рубежом были предприняты довольно масштабные исследования митохондриального ДНК (мтДНК) гена цитохрома-*b* (*cyt-b*)

у различных таксономических групп птиц с целью определения их филогенетических связей. Некоторые специалисты в этой области изучали снегирей и родственные им виды (Arnaiç-Villena et al., 2001, 2007, 2008, 2014; Nguembock et al., 2009; Zuccon et al., 2012). Из всех работ наиболее интересный и более полный анализ был выполнен только группой Тёпфера (Töpfer et al., 2011), которая представила молекулярную филогению снегирей на основе информации о последовательности элементов гена *cyt-b* мтДНК, в участке 16S митохондриальной рРНК и в двух ядерных маркерах: интронах *fib-7* и *GAPDH-11*.

Особый подход, основанный на программном моделировании, в этой области продемонстрировала группа исследователей из материкового Китая и с о-ва Тайвань (Dong et al., 2020). Однако это исследование стало лишь некой детализацией предыдущей работы, поэтому именно данные Тёпфера (Töpfer et al., 2011) легли в основу представляемого обзора.

### Собственные материалы

Все указанные выше исследования основываются на сравнении данных морфометрического описания современных форм снегирей, позволяющих правильно определять принадлежность исследуемых образцов к той или иной форме. Трудности, возникающие при этом, как правило, и являлись причиной таксономических споров и ошибок. Для изменения ситуации, начиная с 1985 г., я проводил исследования по выявлению особенностей каждой из форм снегирей, обитающих на территории России (Ивушкин, 2000). В ходе анализа были обнаружены отличительные признаки, характеризующие особенности окраски определенных участков оперения (цвет, площадь его распространения и характер распределения), форму и топографию окраски отдельных перьев (третьестепенные маховые и крайние рулевые). Полученные данные были собраны с помощью оригинальной методики (Ивушкин, 2000) и проанализированы с целью оценки их значения для использования в качестве ключевых признаков, по встречаемости выявленных типов окраски у той или иной формы. Линейные размеры оценивались по длине крыла, а для выявления особенностей, связанных с различиями в экологии, была проверена необходимость использования и других параметров: соотношения длины крыла и хвоста, индексов остроты и ширины крыла, характеристик формы хвоста. Используемые в исследованиях методы были описаны в предыдущих публикациях (Ивушкин, 2000 и др.).

В дальнейшем я расширил эти работы для получения информации обо всех представителях рода (Ивушкин, 2015). Полевые наблюдения и исследования были проведены на территории от Карпат

до Курильских о-вов, а также в Центральных Гималаях (Непал). При этом в первую очередь были изучены условия обитания снегирей, отмечены характер распределения и состав гнездовых биотопов, динамика их формирования и распространения. Особое внимание было уделено территориям предполагаемых рефугиумов.

Для анализа были использованы как доступные литературные данные, так и материалы крупнейших коллекций научных учреждений и музеев России (7): Зоологический музей Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова, Зоологический музей Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), Государственный Дарвиновский музей (Москва), Иркутский государственный университет, Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (Владивосток), Дальневосточный федеральный университет (Владивосток), Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН (Южно-Сахалинск); и Украины (3): Институт зоологии имени И. И. Шмальгаузена НАН Украины, Киевский национальный университет имени Т. Шевченко, Львовский национальный университет имени И. Франко. Кроме того, были собраны данные на основании многолетних наблюдений за снегирами в условиях неволи. Это были в основном группы птиц (от 3 до 20 особей), отловленные или приобретенные в разных частях ареала рода: Восточная Европа (в т.ч. Карпаты и Кавказ), Урал, Западная и Восточная Сибирь, Дальний Восток, Восточный Тибет. Кроме окраски и морфометрических характеристик, собранный материал содержал данные об особенностях вокализации (Ивушкин, 2007; Ивушкин, Ластухин, 2015, 2015а), демонстративного поведения (Ивушкин, 1998), пигментации и микроустройства перьев (Ивушкин, 2021; Ивушкин, 2022), биологии и фенологии (Дурнев, Ивушкин, 1991; Ивушкин, 2006). В одной из публикаций обзорного характера (Ивушкин, 2015) я собрал, систематизировал и представил практически все материалы, которые детализируют данные о границах ареалов, системе рода, особенностях внешнего вида, биологии и экологии снегирей и которые опубликованы за последние 200–250 лет. Это наиболее полный очерк (сводка) в отечественной литературе на начало 21 века по систематике и современному распространению видов рода *Pyrrhula*.

Основной объем материалов, собранных по трем категориям, приведен в табл. 1.

### Дополнительные материалы

Для коррекции и дополнения знаний (Ивушкин, 2000) об особенностях окраски и ее возрастных изменениях у снегирей я использовал многочисленные фотографии (табл. 1) и видео со всех

частей ареала рода, которые имеются в свободном доступе в сети (с разрешением использования в исследовательских и некоммерческих целях), а также которые получены от авторов по запросу или в результате научного обмена. Сбор цифровых снимков в мою коллекцию производился более 20 лет.

Сначала я выбирал все качественные снимки, обнаруживаемые в интернете с помощью поисковых систем (Google и Yandex), с хорошими резкостью и разрешением, затем — любые изображения редких форм снегирей, компенсирующие их отсутствие или разнообразие в коллекционном материале. Далее приоритет отдавался изображениям, позволяющим рассмотреть нужные для анализа детали, а при необходимости, имеющим четкую датировку и географическую привязку, по каждому виду (форме).

С появлением обширных и постоянно обновляющихся баз данных в коллекцию были добавлены фотографии и видео, сделанные в природных условиях и размещенные в соответствующих повидовых разделах на отечественных или зарубежных специализированных орнитологических вебсайтах. Например, в крупнейшей мировой коллекции аудиовизуальных материалов библиотеки Маколея (Macaulay Library) Корнельской лаборатории орнитологии (Cornell Lab of Ornithology, США) на момент написания рукописи содержалось 322 фотографии и 13 видео оранжевого снегиря (*Pyrrhula aurantiaca* (Gould 1858)) (сайт [www.macaulaylibrary.org](http://www.macaulaylibrary.org)), которые составляют основу данных по этому виду.

Во время отбора сомнительные фотографии я переопределял самостоятельно либо они не учитывались. В случае, если материалы не были систематизированы на сайтах по описанным формам, как это часто встречается в отношении черношапочных снегирей на зарубежных вебсайтах (например, *P. pyrrhula* [griseiventris Group], сайт [www.macaulaylibrary.org](http://www.macaulaylibrary.org)), то я их сортировал самостоятельно.

Поиск снимков осуществлялся и на “страницах” (блогах) любителей птиц, размещенных на вебсайтах фотографических сообществ, разнообразных “форумов” и в соцсетях. Это довольно обширный список электронных ресурсов, более 20, с каждого из которых было получено не менее трех снимков (видеофайлов), чаще значительно больше. Как правило, использование такой довольно разрозненной информации требует ссылки на каждую фотографию или страницу автора, однако некоторые сайты для удобства работы с фотографиями предоставляют возможность их объединения в своеобразные коллекции (galleries), которые могут находиться в свободном доступе (например, сайт [www.flickr.com](http://www.flickr.com)).

Десятки фотографий были переданы автору специалистами, занимающимися кольцеванием

Таблица 1. Количество и характер материалов, использованных для анализа

Вид (подвид)	Коллекционные			Отловленные			Итого, экз.	Фото (видео)			Итого, фот.
	самцы	самки	juv.	самцы	самки	juv.		самцы	самки	juv.	
<i>nivalensis</i>	4	—	—	+	+	—	4	130x		4	134
<i>ricketti</i>	2	1	—	—	—	—	3	41x		1	42
<i>victoriae</i>	—	—	—	—	—	—	—	5		—	5
<i>uchidai</i>	—	—	—	—	—	—	—	274x		25x	299
<b>Итого</b>	<b>6</b>	<b>1</b>	<b>—</b>	<b>—</b>	<b>—</b>	<b>—</b>	<b>7</b>	<b>450</b>		<b>30</b>	<b>480</b>
<i>waterstradti</i>	—	—	—	—	—	—	—	5		—	5
<b>Итого</b>	<b>—</b>	<b>—</b>	<b>—</b>	<b>—</b>	<b>—</b>	<b>—</b>	<b>—</b>	<b>5</b>		<b>—</b>	<b>5</b>
<i>leucogenys</i>	1	1	1	—	—	—	3	9		—	9
<i>steerei</i>	—	—	—	—	—	—	—	50x		2	52
<b>Итого</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>—</b>	<b>—</b>	<b>—</b>	<b>3</b>	<b>59</b>		<b>2</b>	<b>61</b>
<i>aurantiaca</i>	—	—	1	—	—	—	—	117x	65x	10	192
<b>Итого</b>	<b>—</b>	<b>—</b>	<b>1</b>	<b>—</b>	<b>—</b>	<b>—</b>	<b>1</b>	<b>117</b>	<b>65</b>	<b>10</b>	<b>192</b>
<i>erythaca</i>	22	15	1	8	2	—	48	373x	169x	12	554
<i>owstoni</i>	—	—	—	—	—	—	—	318x	165x	3	486
<b>Итого</b>	<b>22</b>	<b>15</b>	<b>1</b>	<b>8</b>	<b>2</b>	<b>—</b>	<b>48</b>	<b>691</b>	<b>334</b>	<b>15</b>	<b>1040</b>
<i>erythrocephala</i>	3	2	3	2+	3+	—	13	256x	102x	11	369
<b>Итого</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>—</b>	<b>13</b>	<b>256</b>	<b>102</b>	<b>11</b>	<b>369</b>
<i>murina</i>	2	1	—	—	—	—	3	382x		63x	445
<b>Итого</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>—</b>	<b>—</b>	<b>—</b>	<b>—</b>	<b>3</b>	<b>382</b>		<b>63</b>	<b>445</b>
<i>pileata</i>	4	4	—	—	—	—	8	115	57	34	206
<i>europaea</i>	—	3	—	—	—	—	3	140	42	16	198
<i>iberiae</i>	—	—	—	—	—	—	—	71	36	11	118
<i>rossikowi</i>	85	38	10	11	8	—	152	51	27	2	80
<i>germanica</i>	11	7	2	2	1	2	25	89	34	15	138
Карпаты	2	1	—	2	1	2	6	—	—	—	—
<b><i>pyrrhula</i></b>	<b>311</b>	<b>255</b>	<b>34</b>	<b>93</b>	<b>87</b>	<b>8</b>	<b>788</b>	<b>786</b>	<b>307</b>	<b>128</b>	<b>1221</b>
В Европа				8+	8+	+	16				
Прибайкалье				76+	76+	8+	160				
З Сибирь				7+	2+	—	9				
Якутия				2+	1+	—	3	77	43	15	135
<i>cassini</i> :	50	62	5	22	13	—	152	133	88	17	238
Камчатка				+	+	—		115	81	17	213
ДВ				22+	13+	—	35	8	2	—	10
<b>Итого</b>	<b>461</b>	<b>369</b>	<b>51</b>	<b>128</b>	<b>109</b>	<b>10</b>	<b>1128</b>	<b>1385</b>	<b>591</b>	<b>223</b>	<b>2199</b>
<i>cineracea</i>	101	95	15	174	99	2	486	59	23	—	82
Урал,				17+	12+	+	29	14	2	1	17
З. Сибирь				152+	84+	2+	238	143	28	8	179
Прибайкалье				5+	3+	—	8	78	90	—	168
ДВ											
<b>Итого</b>	<b>101</b>	<b>95</b>	<b>15</b>	<b>174</b>	<b>99</b>	<b>2</b>	<b>486</b>	<b>294</b>	<b>143</b>	<b>9</b>	<b>446</b>
<i>griseiventris</i>	23	19	15	+	+	—	57	113	21	3	137
<i>kurilensis</i>	19	2	3	—	—	—	24	—	—	2	2
<i>rosacea</i>	106	64	10	57+	66+	+	303	205	64	3	272
Сахалин	29	18	—	+	+	+	47	16	9	2	27
<b>Итого</b>	<b>148</b>	<b>85</b>	<b>28</b>	<b>57</b>	<b>66</b>	<b>—</b>	<b>384</b>	<b>318</b>	<b>85</b>	<b>8</b>	<b>411</b>
<b>Всего</b>							<b>2073</b>				<b>5648</b>

Примечания. Жирный шрифт — общее количество для подвида и вида, курсив — аналогичный показатель для отдельного региона. Знак “+” — представители этой формы снегирей наблюдались автором в природе; “x” — наличие видеоматериалов. Прочерк — нет данных. Пустые ячейки — размер выборки по этой категории не выделялся из общего числа.

птиц и фиксирующими их особенности серийными снимками (Прибайкалье, Приамурье, Южная Корея). Также для сравнения я использовал фотографии (сделанные самостоятельно, размещенные в сети или предоставленные сотрудниками музеев) экземпляров научных коллекций (шкурки, коллекции перьев) и экспонатов (чучела) различных музеев.

Кроме того, дополнительную информацию я собирал по фотографиям любителей птиц, занимающихся ловлей, содержанием или разведением снегирей в условиях неволи (соцсети и специализированные сайты заводчиков). Особое место в коллекции заняли фотографии снегирей с отклонениями в окраске: естественными и полученными в результате селекции или межвидового скрещивания.

Все изображения, которые теперь хранятся в моем архиве, были систематизированы в соответствии с видовой и подвидовой принадлежностью, полом и возрастом. Наличие данных о происхождении фотографий позволило использовать эту информацию для уточнения границ ареалов, характера сезонных перемещений и сроков прохождения основных фаз жизненного цикла.

Число изображений, указанное в табл. 1, характеризует лишь объем использованного материала, так как оно не дифференцировано по количеству осмотренных птиц и состоит из общего числа снимков с отдельными особями, без разделения на единичные и серийные фотографии. Однако снимки с изображениями нескольких птиц я подсчитывал не по числу фотографий, а в соответствии с числом присутствующих на них особей и их категорией (пол, возраст).

## ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР

На сегодня не существует единой позиции в представлениях о таксономическом статусе ряда форм снегирей. В табл. 2 приводится наиболее распространенная систематика рода (Dickinson, 2023). Она скорректирована на основе исследований группы Тёпфера (Törfel et al., 2011) и в некоторой степени учитывает российское понимание этого вопроса (Степанян, 1990), вводя разделение обыкновенного снегиря (*Pyrrhula pyrrhula* (Linnaeus 1758)) на группы подвидов. В других вариантах подвиды, выделенные в табл. 2 жирным шрифтом, и группы подвидов, обозначенные цифрами, рассматриваются рядом авторов как самостоятельные виды (Назаренко, 1971; Степанян, 1990; Коблик и др., 2006; Ивушкин, 2015; Редькин и др., 2015; Глущенко и др., 2016; Михайлов, Коблик, 2021; Dong et al., 2020). Однако и при таком решении существуют разночтения (например, Коблик и др., 2006; Zheng, 2011).

Чтобы разобраться в сложившейся ситуации, рассмотрим имеющиеся замечания к трем

ключевым публикациям (Бианки, 1907; Voous, 1949; Törfel et al., 2011), на выводах которых была основана современная система рода и сформировалось понимание его филогении.

Одним из первых, еще более 100 лет назад, В. Л. Бианки сделал подробный анализ особенностей окраски оперения известных ему 16 форм снегирей на основе классических подходов к определению степени разницы между близкородственными формами по рисунку оперения взрослых птиц и птенцов. Именно это позволило Валентину Львовичу наиболее точно установить все уровни внутривидовых отношений (табл. 3). Сделанные им выводы актуальны и сегодня, хотя к осознанию их точности нам еще только предстоит приблизиться.

Несколько позже свои взгляды представил Фаус (Voous, 1949). Его работа долгие годы считалась наиболее авторитетной, несмотря на небольшой объем использованных им материалов. Чтобы это оценить, в табл. 4 приведено количество проанализированных К. Х. Фаусом особей снегирей, а названия форм, к которым они принадлежали, выделены жирным шрифтом. В результате получается, что из 180 заявленных экземпляров 138 принадлежало к одной генетической линии обыкновенного снегиря (*P. pyrrhula*), а все остальные формы практически были представлены единичными экземплярами. Кроме того, к большому сожалению, он не ознакомился в полном объеме с трудом В. Л. Бианки. По словам автора, в описании оранжевого (желтоспинного) снегиря (*P. aurantiaca*) он опирался только на единственный рисунок, датированный 1858 годом (Voous, 1949), в то время как цитируемые им же работы уже содержали подробный анализ внешнего вида этой птицы (Бианки, 1907; Hartert, 1910). Таким образом, в статье К. Х. Фауса появились неточности, которые сохранились на многие годы, породив неверное отношение исследователей к этому снегирю.

Согласно анализу В. Л. Бианки, подтвержденному современными данными, оранжевый снегирь значительно отличается от всех других масковых и бурых снегирей. Представители этих групп имеют довольно длинный, глубоко вырезанный хвост. Разница между кончиками центральных и самых длинных рулевых перьев составляет 10–19 мм (Бианки, 1907). Сверху рисунок их оперения характеризуется обязательным наличием темной (темно-бурой, иногда почти черной) полосы. Эта полоса отделяет белый (или рыжеватый) участок, формируемый покровными перьями низа спины и надхвостья, от окраски остальной ее части. У оранжевого снегиря нет ничего подобного. Форма хвоста и окраска спины этих снегирей соответствует тому, каковы они у черношапочных снегирей: темная полоса на спине отсутствует, а вырезка

Таблица 2. Таксономия рода *Pyrrhula* по: Дикинсон (Dickinson, 2023)

Вид	Подвиды (подвидовые группы)	
<i>Pyrrhula nipalensis</i> (бурый снегирь)	<i>nipalensis</i> Hodgson 1836 <i>ricketti</i> La Touche 1905 <i>victoriae</i> Rippon 1906 <i>uchidai</i> Kuroda 1916 <i>waterstradti</i> Hartert 1902	
<i>P. leucogenis</i> (белошекий снегирь)	<i>leucogenis</i> Ogilvie-Grant 1895 <i>steerei</i> Mearns 1909	
<i>P. aurantiaca</i> (оранжевый снегирь)	<i>aurantiaca</i> Gould 1858	
<i>P. erythrocephala</i> (красноголовый снегирь)	<i>erythrocephala</i> Vigors 1832	
<i>P. erythaca</i> (сероголовый снегирь)	<i>erythaca</i> Blyth 1862 <i>owstoni</i> Rothschild & E. Hartert 1907	
<i>P. murina</i> (азорский снегирь)	<i>murina</i> Godman 1866	
<i>P. pyrrhula</i> (обыкновенный снегирь)	<b>1</b>	<i>pileata</i> MacGillivray 1837 <i>pyrrhula</i> Linnaeus 1758 <i>cassini</i> Baird 1869 <i>europaea</i> Vieillot 1816 <i>iberiae</i> Voous 1952 <i>rossikowi</i> Derjugin & Bianchi 1900 <i>caspica</i> Witherby 1908
	<b>2</b>	<i>cineracea</i> Cabanis 1872
	<b>3</b>	<i>griseiventris</i> Lafresnaye 1841 <i>rosacea</i> Seebohm 1882

Примечания. Жирным шрифтом выделены формы (включая 1–3), рассматриваемые некоторыми авторами как самостоятельные виды. **1** – группа обыкновенного снегиря [*pyrrhula*], **2** – серый снегирь [*cineracea*], **3** – группа красношекого снегиря [*griseiventris*].

на хвосте не превышает 5 мм. В дополнение к этому по современным фотографиям и видео этих снегирей заметно, что черная лицевая маска у них больше, особенно сверху, где ее размеры могут сильно варьировать. Отдельные перья шапочки (особенно у самок) имеют более широкие черные основания и почти лишены светлых каемок, демонстрируя подобие крапчатого рисунка, который встречается на голове у некоторых форм бурого снегиря (*Pyrrhula nipalensis* (Hodgson 1836)). Таким образом, оранжевый снегирь в своем внешнем виде соединяет признаки всех трех подродовых групп, являясь своеобразным “отражением” переходной формы между этими генетическими линиями.

В результате В. Л. Бианки определяет таксономическое место оранжевого снегиря в подроде *Pyrrhula*, а не вместе с другими масковыми снегирями (табл. 3). Тогда как К. Х. Фаус, не видя

ничего особенного в оранжевом снегире, относит его к группе масковых снегирей (табл. 4).

В такой же ситуации оказались серый (*P. cineracea* (Cabanis 1872)) и красношекий (дальневосточный, уссурийский, розовощекий) (*P. griseiventris* (Lafresnaye 1841)) снегيري (табл. 3 и 4). Крайне скудная и противоречивая информация об этих видах ставила в тупик большинство музейных систематиков при определении их таксономического статуса, из-за недостатка данных полевых наблюдений (Vaurie, 1956; Töpfer et al., 2011). Но, в то же время, уже существовал подробный анализ этих форм с указанием их распространения, сделанный В. Л. Бианки. Он не только “разложил все по полочкам”, но и определил относительный возраст каждой из форм, подтвержденный позднее молекулярно-генетическими методами.

Таблица 3. Таксономия рода *Pyrrhula* по: Бианки (1907)

Группа (подрод)	Вид	Подвиды, год описания	Формы в составе подвида, год описания
<i>Protopyrrhula</i>	<i>nipalensis</i>	<i>nipalensis</i> 1836 <i>ricketti</i> 1905 <i>victoriae</i> 1906	
	<i>waterstradti</i>	1902	
	<i>leucogenys</i>	1905	
	<i>erythrocephala</i>	1831	
	<i>erythaca</i>	1862	
<i>Pyrrhula</i>	<i>murina</i>	1866	
	<i>aurantiaca</i>	1857	
	<i>griseiventris</i>	<i>griseiventris</i> 1841 <i>kurilensis</i> 1886	<i>rosacea</i> 1882
	<i>pyrrhula</i>	<i>europaea</i> 1816 <i>rossikowi</i> 1900 <i>pyrrhula</i> 1766 <i>cassini</i> 1869	<i>germanica</i> 1831, <i>pileata</i> 1837
	<i>cineracea</i>	1872	

Для К. Х. Фауса также было очевидным, что формы *cineracea* и *pyrrhula* должны рассматриваться в номенклатуре как отдельные виды, так как они имеют перекрывающиеся ареалы. Однако он включил форму *griseiventris* в состав *P. cineracea* (Voous, 1949). С одной стороны, это было сделано потому, что К. Х. Фаус имел представление о красношеком снегире только по птицам из Японии и Курил (табл. 4), наиболее близким по многим параметрам к серому снегирю. Также вероятно, что он находился под влиянием исследований и мнения Йохансена (Johansen, 1943, 1944; Voous, 1949), который лично изучал снегирей в Сибири и, в некоторой степени, был знаком с ситуацией на Дальнем Востоке. С другой стороны, Карел Хендрик предполагал, что ареалы форм *griseiventris* и *cineracea* разграничены.

Последнее утверждение не совсем согласуется с фактом совместного обитания этих форм (*griseiventris* и *cineracea*), отмеченным еще Бианки (1907). Тем не менее именно мнение К. Х. Фауса многие годы оказывало сильнейшее влияние на распространение в мире представление по делению рода (Sibley, Монгое, 1990; Dickinson, 2003, 2021; Zheng, 2011). Только в России появились несогласные с таким решением (Назаренко, 1971, 2003; Степанян, 1983, 1990; Коблик и др., 2006; Ивушкин, 2015; Редькин и др., 2015; Глушенко

и др., 2016), рассматривающие эти формы как самостоятельные виды, но их голос так и не был услышан за рубежом. В такой ситуации казалось, что только молекулярно-генетические методы изучения филогении снегирей могут “расставить все точки над “и”, но этого не случилось.

Исследования Тёпфера с коллегами (Töpfer et al., 2011) показали четкое разделение снегирей на три уже упомянутые выше монофилетические группы (табл. 5), определяемые условно как подроды: снегиря Юго-Восточной Азии (бурые снегиря), гималайские снегиря (масковые снегиря) и евроазиатские снегиря (черношапочные снегиря) (Töpfer et al., 2011; Ивушкин, 2015).

Различия между группами снегирей, проявляющиеся во внешних признаках (Бианки, 1907; Voous, 1949), также имели подтверждение: генетическая дистанция между ними (табл. 6) была на значимом уровне (Töpfer et al., 2011). Она достоверно существует и между формами внутри групп, хотя представлена меньшими величинами, особенно между черношапочными снегирями, и составляет от 1.0 до 7.5% гаплотипов сут-b между группами. Наименьшее (0.6%) внутривидовое расстояние по этому признаку наблюдается между северо-западной и юго-восточной группами форм бурого снегиря. А наибольшее (7.5%) – между первой из указанных



Таблица 4. Таксономия рода *Pyrrhula* по: Фаусу (Voous, 1949)

Группа (подрод)	Типы надвидовых групп	Вид	Подвиды, год описания	Формы в составе подвида, год описания	Образцы (самцы + самки)
<i>Protopyrrhula</i>	superspecies	<i>nipalensis</i>	<b><i>nipalensis</i></b> 1836 <i>waterstradti</i> 1902 <b><i>ricketti</i></b> 1905 <i>victoriae</i> 1906 <i>uchidai</i> 1916		2+2
		<i>leucogenys</i>	<b><i>leucogenys</i></b> 1895 <i>steerei</i> 1909		1
	interspecies	<i>erythaca</i>	<i>erythaca</i> 1862 <i>altera</i> 1906 <i>wilderi</i> , 1918 <b><i>taipaishanensis</i></b> 1921 <i>owstoni</i> 1907		0 0 0 1+2 0
		<b><i>erythrocephala</i></b>	1831		5+5
		<i>aurantiaca</i>	1857		0
<i>Pyrrhula</i>	emergent interspecies	<i>griseiventris</i>	<b><i>griseiventris</i></b> 1841 <b><i>cineracea</i></b> 1872 <i>kurilensis</i> 1886	<i>rosacea</i> 1882	13+6 3+1 0
		<i>pyrrhula</i>	<b><i>pyrrhula</i></b> 1766 <i>cassini</i> 1869 <b><i>jenisseiensis</i></b> 1944		3+3
	superspecies	<i>pyrrhula</i>	<b><i>pyrrhula</i></b> 1766 <b><i>germanica</i></b> 1831		22+11 11+2
			<i>coccinea</i> 1789 <i>nesa</i> 1917 <i>wardlawi</i> 1947 <b><i>iberiae</i></b> 1951	<i>europaea</i> 1816	59+23
		<i>rossikowi</i> 1900 <i>caspica</i> 1908		0 (1+1)*	
		<b><i>murina</i></b>	1866		1+1

Примечания. Жирным шрифтом выделены названия форм, которые имелись в распоряжении Фауса для анализа.

\* Принадлежность этих экземпляров спорная, скорее всего, они относятся к форме *pyrrhula*.

групп буро́го снегиря и самыми молодыми формами: *griseiventris* и *cineracea*. По данным тех же авторов, эта величина даже немного превышает самую минимальную разницу мтДНК между формами шуров *Pinicola* (Vieillot 1807) и снегирей *Pyrrhula* (Töpfer et al., 2011).

На основе полученных результатов авторы декларировали свою приверженность к системе деления

снегирей, предложенной К.Х. Фаусом. Но при этом они заявили, что полной уверенности у них в этом нет, и поэтому, в зависимости от того каких критериев видового разграничения придерживаться, возможны “разные таксономические выводы для некоторых молодых таксонов” (Töpfer et al., 2011).

Итогами молекулярно-генетического анализа было подтверждено деление буро́го снегиря лишь

Таблица 5. Таксономия рода *Pyrrhula* по материалам группы Тёпфера\* (Töpfer et al., 2011)

Группа (подрод)	Надвидовые группы	Вид	Подвиды	Формы в составе подвида
“Southeast-Asian bullfinches”	[ <i>nipalensis</i> ]	<i>nipalensis</i>	<i>nipalensis</i> <i>ricketti</i> <i>uchidai</i> <i>waterstradti</i> (?)	
		<i>leucogenys</i>	<i>leucogenys</i> <i>steerei</i>	
“Himalayan bullfinches”	[ <i>erythaca</i> ]	<i>aurantiaca</i>		
		<i>erythaca</i>	<i>owstoni</i> <i>erythaca</i>	
			( <i>erythrocephala</i> )	
<i>erythrocephala</i>				
“Eurasian bullfinches”	[ <i>pyrrhula</i> ]	<i>murina</i>		
		( <i>cineracea</i> )	<i>cineracea</i>	
		( <i>griseiventris</i> )	<i>griseiventris</i>	<i>rosacea</i>
		<i>pyrrhula</i>	<i>iberiae</i> <i>pileata</i> <i>germanica</i> <i>pyrrhula</i> <i>cassini</i> (?)	

Примечания. \* Авторами представлены межвидовые отношения форм, но не указана полная система рода, которая, по их мнению, согласуется с представлениями Фауса (Voous, 1949). Поэтому в графе “подвиды” указаны формы, образцы которых были использованы в молекулярном анализе, и добавлены формы со знаком (?), которые не были исследованы, и поэтому их статус не был установлен. В скобках добавлены формы, со статусом которых авторы не определились, и установили его вопреки данным анализа. Формы или их группы, хорошо дистанцированные от других форм или групп по результатам анализов, занимают отдельную ячейку в таблице.

на две четкие подвидовые группы: северо-западную и юго-восточную, вторая из которых включает тайваньского бурого снегиря (*P. n. uchidai* (Kuroda 1916)). Также на значимом уровне подтверждено классическое деление белошекого (филиппинского) снегиря (*P. leucogenys* (Ogilvie-Grant 1895)) на две формы.

Среди масковых снегирей были уверенно выделены только две видовые линии, вместо классических трех. Традиционно рассматриваемые как два хорошо дифференцируемых вида, сероголовый (*P. erythaca* (Blyth 1862)) и красноголовый (*P. erythrocephala* (Vigors 1832)) снегيري, по молекулярным данным, имеют гораздо более тесную взаимосвязь и недавнее расхождение, демонстрируя неполное разделение двух таксонов на филогенетическом дереве (Töpfer et al., 2011).

В группе черношапочных снегирей четко выделяются четыре генетические линии (табл. 5), которые должны были бы утвердиться в видовом

статусе, но окончательного решения не было принято и на сей раз. Авторы предложили выделить в качестве аллопатрического вида в составе надвидовой группы [*pyrrhula*] (Töpfer et al., 2011) только островного азорского снегиря (приоло, как его называют в Португалии) (*P. murina* (Godman 1866)). Это решение утвердилось немного позднее, но уже на основании характерных особенностей окраски оперения приоло, отличающих его от других форм (Sangster et al., 2011). В то же время, присвоение статуса серому и красношекому снегирям вызвало затруднения. Это произошло даже несмотря на то, что между всеми четырьмя линиями черношапочных снегирей существует “похожая модель молекулярной дифференциации” (Töpfer et al., 2011). Как и в предыдущих случаях (Vaurie, 1956; Voous, 1977), для принятия решения авторам не хватило знаний о фактическом распространении и степени гибридизации этих снегирей в районах размножения. Об этом уже давно известно российским

**Таблица 6.** Средняя генетическая *p*-дистанция (%) между группами гаплотипов *cyt-b* снегирей (Töpfer et al., 2011)

Виды, подвиды и их группы	Pp s.str	Pg	Pc	Pm	Pa	Pec	Pey cont	Peo	Pn NW	Pn SE	Pl
<i>P. (p.) griseiventris</i> (Pg)	<b>1.0</b>										
<i>P. (p.) cineracea</i> (Pc)	<b>1.0</b>	<b>1.5</b>									
<i>P. (p.) murina</i> (Pm)	<b>1.2</b>	<b>1.4</b>	<b>1.5</b>								
<i>P. aurantiaca</i> (Pa)	5.7	5.9	6.1	5.4							
<i>P. erythrocephala</i> (Pec)	5.0	5.7	5.4	4.7	<b>4.4</b>						
<i>P. erythaca</i> cont. (Pey con)	4.7	5.0	5.1	4.3	<b>4.2</b>	<b>1.2</b>					
<i>P. erythaca owstoni</i> (Peo)	4.3	4.6	4.7	3.9	<b>3.8</b>	<b>1.4</b>	<b>0.8</b>				
<i>P. nipalensis</i> NW (Pn NW)	7.3	7.5	7.5	6.6	6.8	6.9	6.7	6.5			
<i>P. nipalensis</i> SE (Pn SE)	7.0	7.2	7.3	6.4	6.7	6.7	6.5	6.3	<b>0.6</b>		
<i>P. leucogenis</i> (Pl)	6.9	7.2	7.2	6.4	6.9	6.7	6.4	6.2	<b>2.8</b>	<b>2.6</b>	
<i>Pinicola enucleator</i>	8.7	9.0	9.1	8.7	8.4	7.7	7.4	7.1	8.6	8.3	8.9

Примечания. В скобках приводятся сокращенные названия форм, применяемые в таблице. Сборные группы обозначаются следующим образом: Pp s.str – группа подвидов *P. pyrrhula*, исключая *cineracea*, *griseiventris* и *murina*; Pey cont – континентальная *P. erythaca*; Pn NW и Pn SE – северо-западная и юго-восточная группы *P. nipalensis*, соответственно.

исследователям (Бианки, 1907; Назаренко, 1971, 2003; Степанян, 1990; Коблик и др., 2006; Ивушкин, 2015; Редькин и др., 2015; Глушенко и др., 2016), которые руководствуются именно этими фактами, рассматривая данные формы как самостоятельные виды.

С другой стороны, руководствуясь морфологическими признаками, авторы сохраняют видовой статус для красноголового снегиря, хотя по данным их анализа (Töpfer et al., 2011), его расхождение с сероголовым в своей величине почти сравнимо с генетической дистанцией между материковыми формами *erythaca* и *P. erythaca owstoni* (Hartert & Rothschild 1907) (табл. 6), отношения которых они рассматривают лишь на подвидовом уровне.

Родственные связи этих форм позднее были исследованы дополнительно (Dong et al., 2020). Для оценки степени дивергенции были использованы методы математического моделирования, основанные на применении средней скорости молекулярной дифференциации. Представленные в работе аргументы, как полагают авторы, можно интерпретировать в пользу выделения тайваньского сероголового снегиря (*P. erythaca owstoni*) в качестве аллопатрического вида в составе надвидовой группы [*erythaca*], как это было предложено для приоло (Sangster et al., 2011). Однако в этом случае не было продемонстрировано наличие признаков, позволяющих делать выводы о степени приближения этой формы к видовой самостоятельности. Известно, что самок этих двух форм невозможно различить даже по серии экземпляров, а это, в случае с близкородственными формами, квалифицируется систематиками лишь на подвидовом уровне обособленности.

Остаются вопросы и по статусу малайского (малаккского) бурого снегиря (*P. n. waterstradti* (Hartert 1902)), о котором по непонятной причине в разделе о молекулярно-генетическом анализе (Töpfer et al., 2011) даже не упоминается. Тем не менее и эта форма претендует на “самостоятельность” не меньше, чем приоло. Её ареал расположен на значительном удалении от мест обитания бурого снегиря и практически изолирован от него. Внешне эта форма больше похожа на белошекокого снегиря, но крупнее. По данным ряда авторов (Hartert, 1902; Robinson, 1928), этот снегирь имеет характерную особенность – желтоватую окраску радужной оболочки, тогда как у всех остальных форм она темно-коричневая, однако пока это не подтверждается имеющимися фотографиями этого снегиря.

Таким образом, основываясь на данных молекулярно-генетического анализа (Töpfer et al., 2011), а не на их интерпретации, предлагается внести изменения в существующую таксономию рода (табл. 7) с учетом морфометрических характеристик (Бианки, 1907; Voous, 1949; Ивушкин, 2000) и известных данных по экологии (Ивушкин, 2015) всех представителей этой группы вьюрков. Если придерживаться морфологического подхода одинаково для всех спорных форм, то, как и приводимые выше доводы, так и опубликованные ранее результаты изучения уровня их дифференциации (Ивушкин, 2000, 2007, 2015) вполне позволяют повысить статус всех спорных форм до самостоятельных видов, за исключением *P. erythaca owstoni*. Тем не менее полные данные молекулярно-генетических исследований отсутствуют, поэтому повысить статус с полной уверенностью невозможно.

Таблица 7. Предлагаемая детализация системы классификации рода *Pyrrhula*

Группа (подрод)	Надвидовые группы	Вид	Подвиды	Формы в составе подвида
<i>Pyrrhulae brunneae</i> Бурые снегири	[ <i>nipalensis</i> ]	<i>nipalensis</i> Бурый снегирь	<i>nipalensis</i> (Hodgson 1836) <i>ricketti</i> (La Touche 1905) <i>victoriae</i> (Rippon 1906) <i>uchidai</i> (Kuroda 1916)	
		<i>waterstradti</i> Желтоглазый снегирь	<i>waterstradti</i> (Hartert 1902)	
		<i>leucogenys</i> Белошекий снегирь	<i>leucogenys</i> (Ogilvie-Grant 1895) <i>steerei</i> (Mearns 1909)	
<i>Pyrrhulae personatae</i> Масковые снегири	[ <i>aurantiaca</i> ]	<i>aurantiaca</i> Оранжевый снегирь	<i>aurantiaca</i> (Gould 1857)	
	[ <i>erythaca</i> ]	<i>erythaca</i> Сероголовый снегирь	<i>erythaca</i> (Blyth 1862)  <i>owstoni</i> (Hartert et Rothschild 1907)	<i>wilderi</i> (Riley 1918); <i>altera</i> (Rippon 1906); <i>taipaishanensis</i> (Rothschild 1921)
		<i>erythrocephala</i> Красноголовый снегирь	<i>erythrocephala</i> (Gould 1831)	
<i>Pyrrhulae nigricapillae</i> Черношапочные снегири	[ <i>pyrrhula</i> ]	<i>murina</i> Азорский снегирь	<i>murina</i> (Godman 1866)	
		<i>griseiventris</i> Красношекий снегирь	<i>griseiventris</i> (Lafresnaye 1841) <i>kurilensis</i> (Sharpe 1886) <i>rosacea</i> (Seebohm 1882)	<i>exorientis</i> (Portenko 1960)
		<i>cineracea</i> Серый снегирь	<i>cineracea</i> (Cabanis 1872)	
		<i>pyrrhula</i> Обыкновенный снегирь	<i>pileata</i> (MacGillivray 1837) <i>wardlawi</i> (Clancey 1947) <i>europaea</i> (Vieillot 1816) <i>iberiae</i> (Voous 1951) <i>germanica</i> (Brehm 1831) <i>rossikowi</i> (Deryugin et Bianchi 1900) <i>caspica</i> (Witherby 1908) <i>pyrrhula</i> (Linnaeus 1766) <i>cassini</i> (Baird 1869)	<i>nesa</i> (Mathews et Iredale 1917)  <i>coccinea</i> 1789  <i>paphlagoniae</i> (Rosellaar 1995)  <i>jenisseiensis</i> (Johansen 1944)

### Таксономия подвидов (комментарии)

Все рассмотренные системы рода (табл. 2–7) значительно отличаются друг от друга по количеству выделяемых подвидовых форм. Разных мнений о составе и взаимоотношениях отдельных форм снегирей по-прежнему придерживаются и исследователи из России (Коблик и др., 2006; Ивушкин, 2015; Глущенко и др., 2016; Назаренко, 2017; Редькин и др., 2021; Михайлов, Коблик, 2021). Тем не менее, если использовать классические методы анализа внешнего вида, то можно определить основные подходы к тому, как изменить и эту ситуацию.

По комплексу признаков снегирей можно разделить на несколько категорий. 1. Формы, достоверно различаемые по единичной особи, независимо от пола. 2. Внешние определительные признаки имеют и самцы, и самки, но правильное опознание возможно примерно в 90% случаях. Однако для этих форм существуют дополнительные параметры, увеличивающие точность их определения. 3. Различия наблюдаются только при рассмотрении серии экземпляров обоих полов. 4. Различаются только самцы, а самки одинаковы. 5. Внешние особенности проявляются только в размерах и их пропорциях, но есть существенные различия по дополнительным параметрам, способствующим дальнейшей дивергенции. К дополнительным параметрам могут относиться любые экологические и этологические признаки, например различия в вокализации, степени оседлости, высотном и биотопическом распределении. Первые две категории – это уверенный видовой уровень (табл. 7), остальные категории относятся к подвидовому уровню. Исключение составляют только те случаи, когда границы между различающимися популяциями находятся в постоянной динамике.

С другой стороны, в отдельных локальных популяциях (особенно островных) могут формироваться вполне заметные отличия. В таком случае ряд исследователей рассматривают их на подвидовом уровне (*P. p. wardlawi*, *P. g. kurilensis*, *P. n. victoriae*, *P. p. paphlagoniae*, *P. p. caspica*, а также *P. g. rosacea* в интерпретации, предложенной Я. А. Редькиным (Глущенко и др., 2016)). Наибольшую сложность вызывают случаи, когда отличающиеся друг от друга снегири обитают на одной территории. В этом случае диапазон изменчивости может не являться нормой реакции единой популяции, а формируется в результате расселения (контакта) в историческом аспекте разных по обособленности популяций.

В итоге получается, что описание форм как типовых экземпляров у снегирей часто может быть сделано лишь на видовом уровне, а при очень высокой изменчивости признаков есть сомнения в правильной интерпретации таких случаев и они могут квалифицироваться как *nomen dubium*. Поэтому в этих ситуациях необходимо установление

границ нормы реакции, а не выделение типичной внешности. Видимо, при описании таких популяций им необходимо присваивать имя *variabilis*, как это предлагает Назаренко (2017) для материкового краснощекого снегиря.

### ДАТИРОВКА СОБЫТИЙ

Реконструкция филогенетических связей между снегирями, порядка этапов их формирования и путей расселения может быть сделана наиболее точно только в результате определения возраста обособления каждой формы. Такие данные были получены В. Л. Бианки и группой Т. Тёпфера. Если Валентин Львович только по характеру окраски определил порядок возникновения современных форм снегирей, то результатом генетических исследований стали конкретные цифры.

Согласно молекулярному подходу датирования (Töpfer et al., 2011), сестринские роды *Pyrrhula* и *Pinicola* разошлись в течение среднего миоцена 10–11 млн лет назад. Первое крупное внутриродовое деление снегирей на предковую линию бурых снегирей и все остальные формы произошло примерно 7.3 млн. лет назад, которые в свою очередь разделились приблизительно 4.9 млн. лет назад. Терминальные расщепления произошли значительно позже, самое старое из них отделило оранжевого снегиря от других гималайских видов 3.7 млн. лет назад.

Предки бурого (*P. nipalensis*) и белошекого (*P. leucogenis*) снегирей разделились около 2.9 млн лет назад. По данным молекулярных исследований, дифференциация всех других подгрупп рода произошла намного позднее в конце плейстоцена (т.е. в последние 1.5 млн лет). В этот период более ранним было расхождение *P. leucogenis* на две подвидовые формы – *P. l. leucogenis* и *P. l. steerei* (Mearns 1909), и отделение азорского снегиря от других евроазиатских (черношапочных) снегирей. Немного позже произошли обособление тайваньского сероголового снегиря (*P. erythaca owstoni*) и разделение сероголового и красноголового снегирей. Эти два события слишком малы, чтобы быть надежно определенными во времени данными методами. Все остальные разделения линий снегирей, вероятно, произошли в течение последних 600 000 лет.

Из-за отсутствия достоверных палеонтологических данных по большинству таксонов воробьиных получение приводимой выше датировки событий с помощью молекулярных методов основывалось на палеогеографических точках калибровки (Töpfer et al., 2011). В отношении снегирей производилась историческая привязка к возрасту трех событий:

(1) Расхождение азорского снегиря с континентальной сестринской линией, датированное оценкой возраста о-ва Сан-Мигель в 0.88 млн лет.

(2) Колонизация птицами о-ва Тайвань, оцениваемая максимальным возрастом в 5 млн. лет. (3) Филогеографическое разделение сестринской группы шуров (*Pinicola*) на неарктических и палеарктических, предположительный возраст которого был оценен в 10–11 млн. лет. Объединенный набор данных был датирован с использованием этих точек калибровки, без применения средней скорости молекулярной дифференциации (Törfer et al., 2011).

Такая временная привязка является весьма условной, а скорость происходящих в эволюционном плане изменений может значительно различаться даже у близкородственных видов. Распространение геномных изменений в популяции напрямую зависит от скорости смены поколений, определяемой демографическими параметрами. Но именно по этим параметрам (величина кладок и их количество, выживаемость, продолжительность и образ жизни) в значительной степени разнятся все три группы снегирей (Ивушкин, 2015). Есть, видимо, и существенные отличия снегирей от шуров по скорости формообразования (шурь за то же время не смогли достигнуть хотя бы схожего со снегирями разнообразия). С другой стороны, если ключевые события датированы с доверительным интервалом в 1.5–3 млн лет (Törfer et al., 2011), то рассмотрение истории того, что происходило в этом интервале до настоящего времени, не имеет большого смысла. Тем не менее в результате мы все-таки имеем хоть какие-то сроки расхождения исследуемых форм относительно друг друга.

Есть пример и более детального рассмотрения исторических процессов. По мнению исследователей из Китая (Dong et al., 2020), в длительные и холодные ледниковые периоды во времена среднего плейстоцена ( $1.25 \pm 0.5$  млн лет назад) предковая популяция *P. e. owstoni* могла добраться до о-ва Тайвань по лесному сухопутному мосту, который сформировался через Тайваньский пролив, когда уровень моря упал ниже современного более чем на 100 м. Это событие произошло около 0.81 млн лет назад и было связано с окончанием максимума оледенения на Тибетском плато (Dong et al., 2020).

Если рассмотреть это событие по шкале средней генетической *p*-дистанции (табл. 6), получается, что *P. e. owstoni* покинул материк значительно раньше, чем *P. n. uchidai*. В табл. 6 восточные материковые популяции бурых снегирей и эта островная форма объединены в одну юго-восточную группу бурого снегиря (Pn SE), поскольку между ними нет достоверной разницы (Törfer et al., 2011). Это может свидетельствовать о недавнем заселении о-ва Тайвань данным видом. С другой стороны, не менее вероятным становится предположение, что юго-восточная группа бурого снегиря сформировалась на этом острове в период последнего климатического минимума, а затем расселилась с него. Кроме того, крайнее из достоверно определенных

в табл. 6 минимальное отличие северо-западной группы бурого снегиря (Pn NW) от юго-восточной позволяет утверждать, что даже эти группы разделились значительно позже. Получается, что один из видов точно не использовал сухопутный мост для освоения острова либо такая возможность не была однократной. С другой стороны, возможно, предки *P. e. owstoni* оказались изолированными от других материковых популяций сероголового снегиря раньше, чем он поселился на острове.

С другой стороны, *P. n. uchidai* достиг значительно большей дифференциации за меньшее время изоляции на Тайване. Этот снегирь (как, впрочем, и *P. n. waterstradi*) достоверно отличается от остальных форм по единичным экземплярам. Первый определяется по наличию белых пристержневых пятен на центральной паре рулевых перьев у полностью оперенных особей любого возраста и пола, а второй – по белым щекам у взрослых птиц. Как уже отмечалось выше, этого не скажешь о тайваньском сероголовом снегире, претендующем на статус самостоятельного вида (Dong et al., 2020).

Именно такие противоречия могут объясняться различиями в скорости и направлениях изменений рассмотренных видов. В пользу этого также свидетельствует и то, что бурый снегирь гнездится на о-ве Тайвань с апреля по декабрь (установлено по фотографиям из сети, сайт [www.macaulylibrary.org](http://www.macaulylibrary.org)), в то время как период размножения сероголового вдвое короче.

Современные данные по процессам освоения снегирями Северной Америки демонстрируют далеко не уникальные способности этих птиц преодолевать значительные водные пространства даже без формирования оптимальных для этого условий. Буквально за 1.5 столетия наблюдений, без существенного увеличения численности в регионе обитания, встречаемость обыкновенного снегиря на Алеутских о-вах и Аляске изменилась от единичных встреч (4) (Sealy et al., 1971; Gibson, Kessel, 1997) до почти регулярных: только за последние 23 года на сайте библиотеки Макалея размещено около 20 регистраций обыкновенного снегиря в штате Аляска ([www.macaulylibrary.org](http://www.macaulylibrary.org)). А сроки таких наблюдений расширились вплоть до гнездового сезона (например, Ewing, 2001; Benter, 2005; Pohlen, 2023). Скорее всего, благодаря современным темпам климатических изменений, этому виду понадобится не очень много времени, чтобы окончательно закрепиться на американском континенте.

Кроме того, снегيري не могли бы достигнуть Азорских о-вов, не преодолев еще более обширные водные пространства (1380 км на запад от мыса Да Рока, Португалия), т.к. в истории ни разу не было периода, чтобы эти острова были соединены суши с материком. Максимально, по прогнозам

сделанным на основе карт глубин океана и известной динамики его уровня, эта дистанция могла быть сокращена до 500–800 км в период сильного похолодания климата. Хотя и это расстояние больше, чем преодолевают снегири, чтобы попасть на территорию США (80–350 км), тем не менее зарегистрированы случаи, когда снегири долетали до Исландии (Voous, 1949) (по прямой, от Скандинавии около 1000 км, а через Фарерские и Шетландские о-ва – 300–450 км). Соответственно этому, прогнозируемой дистанции уже могло быть достаточно, чтобы снегири достигли Азорских о-вов.

Если рассматривать эту ситуацию несколько шире, то оказывается, что время событий, связанных с освоением снегириями о-ва Тайвань (Dong et al., 2020) и формированием Азорских о-вов (Töpfer et al., 2011), почти одинаковое (разница составляет всего в 70000 лет). Возможно, что эти же условия были наиболее благоприятными для освоения снегириями Азорских о-вов (максимальное понижение уровня мирового океана). Неизвестно, когда сформировались подходящие для этого условия на островах, но это явно было значительно позже того, как здесь замедлилась вулканическая деятельность.

При этом заселение снегириями всех этих островов не могло быть одновременным событием, так как генетическая дистанция между азорским снегирем и его материковыми родственниками значительно больше, чем между формами сероголового снегирия (табл. 6). Соответственно, сероголовый снегирь обосновался на о-ве Тайвань значительно позже либо темпы изменения его генетических характеристик были ниже.

Близкие к этому обсуждения различий в интерпретации исходных данных встречались и ранее (например, Fehrer, 1996), не раз высказывались мнения о неточности молекулярной датировки событий (Ruokonen, Kvist, 2002; Mayr, 2013; Зеленков, 2014; Lavinia et al., 2016; Коблик и др., 2019). Однако, на наш взгляд, если отталкиваться от более молодых событий, возраст которых можно определить точнее, то общая картина значительно проясняется.

Данные по биологии снегирей характеризуют эту группу выюровых, как птиц, придерживающихся сугубо лесных биотопов при выборе мест для гнездования. Поэтому история их распространения скорее была связана с глобальными изменениями лесного покрова на континенте и динамикой уровня мирового океана (Синицын, 1980; Лазуков, 1989), чем с историей формирования вулканических островов, возраст которых может не совпадать со временем их первичного заселения и циклами вымирания–заселения после губительной деятельности вулканов.

С другой стороны, эффект клинальной изменчивости, по правилу Бергмана проявляющийся

в градиентном изменении линейных размеров живых организмов, может наблюдаться не только в результате различий условий обитания вида в разных частях ареала, но и на однородной территории, при постепенных изменениях, определяемых историческим вектором. Многолетние циклы, связанные с изменением климата на планете, также приводят к адаптации организмов к воздействию этих процессов. Такая историческая динамика в первую очередь будет затрагивать оседлые аборигенные формы и будет мало влиять на кочевые. Однако в разных частях ареала вида это воздействие может проявляться по-разному. Наблюдения в природе за поведением снегирей в Восточной Сибири и Гималаях показывают, что в условиях гор птицы широко используют возможность вертикального перемещения для компенсации воздействия суточных и сезонных изменений климатических факторов. Точно так же исторические изменения в этой местности могут замедляться в результате смещения оптимальных условий в высотном, а не широтном направлении. При этом в равнинной местности, особенно на границе оптимальных условий, данные изменения наиболее ощутимы и приводят к большему давлению естественного отбора, формируя более приспособленные к этому популяции.

Снижение действия исторических факторов в условиях, когда годовые циклы менее стабильны и более экстремальны для обитания, может происходить за счет формирования у птиц в этой части ареала кочевого образа жизни. Такое поведение расширяет границы периода, в течение которого у вида есть возможность адаптироваться к изменениям на физиологическом уровне. Все это наиболее близко согласуется с механизмами адаптации снегирей при освоении ими новых территорий.

Изменение линейных размеров особей в популяции с течением времени подтверждается и палеонтологическими исследованиями (Зеленков, 2014). Есть такие данные и по снегирам. Так, на Азорских о-вах найдено несколько останков снегирей возрастом в 12 тыс. лет (Rando et al., 2017). Osteологические параметры этой вымершей расы превышают таковые у ныне живущего здесь азорского снегирия в среднем на 1.5–2 мм. Это примерно такие же цифры, которые характеризуют отличия в размерах приоло от мелких форм обыкновенного снегирия. Но, так как данные о размерах разных частей скелета других форм снегирей нам не известны, для их сравнения лучше оперировать более традиционными морфометрическими характеристиками, которые достоверно коррелируют с osteологическими (Виноградова и др., 1976). Так, длина крыла самцов приоло колеблется в пределах 82–93 мм, а в среднем (по разным оценкам) составляет 88.9 (22 экз.) (Ramos, 1998) или 90 мм (43 экз.) (Töpfer, 2008). Это далеко не самый крупный из современных снегирей. Средняя длина

крыла самцов обыкновенного снегиря по выборке, представляющей не все части ареала вида, примерно такая же — 90.8 мм (533 экз.), но ее колебания более значительны — 78.7–100.0 мм (Ивушкин, 2015). Соответственно, современные особи (даже популяции и подвиды) этого снегиря могут иметь как значительно меньшие (что продемонстрировано в статье Rando et al., 2017), так и более крупные размеры с длиной крыла свыше 100 мм. Исходя из этих данных, можно с уверенностью утверждать, что вместо нового вида исследователями была обнаружена вымершая раса азорского снегиря, который несколько измельчал за указанный период времени. Таким образом, в нашем распоряжении есть остеологическое подтверждение сроков исторического изменения линейных размеров у конкретной формы снегирей. Эти данные также согласуются и с нахождением позднеплейстоценовых останков крупных снегирей в Восточной Европе (окрестности Будапешта) (von Schwepenburg, 1919) и могут быть применены для интерпретации данных по современной динамике линейных размеров у снегирей.

Картина классической клинальной изменчивости у оседлых видов может быть сильно размытой за счет существования на одной территории разных условий обитания (горы и равнины). Пример этого был продемонстрирован Фаусом для Западной Европы (Voous, 1949), где наличие высокогорных Альп нарушает постепенное изменение линейных размеров равнинных снегирей с юго-запада континента на северо-восток — в горах присутствуют более крупные особи. Другой пример нарушения традиционного градиента размеров у снегирей связан со вторичным расселением популяций. Распространение особей наиболее успешной в адаптационном плане популяции во всех направлениях от ее центра значительно размывает картину, которая формируется при расселении вида из рефугиума, где он находился в период климатического пессимума.

Такие процессы практически не регистрируются у птиц по морфологическим признакам, но выявляются наличием вокальных рас, проживающих на одной территории. Это и было отмечено у снегирей, когда крупная северо-уральская раса с особой “трубящей” позывкой стала расселяться в западном направлении (Pennington, Meek, 2006; Ernst, Flöter, 2009; Volet, 2009) и на восток (Ивушкин, Ластухин, 2015). Причем такое расселение сопровождалось смешением с расой, которая имеет “свистовую” позывку и поселилась на этой территории ранее, вытеснением или постепенной заменой этой расы. В свою очередь, наличие у снегирей нескольких типов позывок (Ивушкин, Ластухин, 2015), сохранившихся в основном на изолированных территориях, свидетельствует о том, что такие процессы существовали и ранее.

Все эти сложные взаимодействия у снегирей, связанные с историческими событиями, еще только предстоит изучить, но приводимые доводы говорят лишь в пользу того, насколько точными могут быть методы привязки результатов любых исследований к историческим событиям. В наших руках находится реальный механизм для определения сроков и направления расселения современных форм снегирей, мы имеем возможность изучать палеонтологические материалы, особенности вокализации и морфометрические параметры.

## ИСТОРИЯ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ФИЛОГЕНИЯ

Возвращаясь к результатам обсуждаемых исследований, хочется заметить, что авторы отделяют филогению снегирей от их таксономии и истории распространения (Бианки, 1907; Voous, 1949). Деление снегирей по системе Бианки наиболее точно совпадает с таксономией рода, созданной по результатам молекулярно-генетического анализа (Törfer et al., 2011) (табл. 3 и 5). В то же время, по его словам, схема “Филогенетических соотношений форм снегирей” в большей части основывается на географическом распределении этих птиц (рис. 2).

Определив центр расселения снегирей в горных системах юго-восточного отдела Азии, Бианки назвал прямой функцией этого процесса результирующую его дифференцировку рода (Бианки, 1907). Чтобы связать воедино четко определяемые индо-малайские и гималайские группы (бурый — белошекий и красноголовый — сероголовый снегирь) с чисто палеарктическими формами, автор выделяет двух представителей подрода *Pyrrhula*, которые наиболее близки к *Protopyrrhula*. Первый из них — азорский снегирь, демонстрирует много общего с *P. leucogenys*, автор объяснял это их древним происхождением. Бианки утверждал, что эти реликты произошли от некогда широко распространенной в Евразии и ныне уже исчезнувшей предковой формы, которая располагалась на филогенетическом дереве выше *P. nipalensis*, но ниже *P. aurantiaca* и *P. erythrocephala*. По мнению автора, не оставив прямого филогенетического потомства, эти расы остановились на существующей сегодня стадии развития, но несомненно, что через какую-то вымершую форму от них произошли остальные черношапочные формы (Бианки, 1907). Вторая форма — оранжевый снегирь, ближе всего к *P. erythrocephala*, но сформировалась несколько позже и, вероятно, еще позднее, чем *P. erythaca* (Бианки, 1907). В результате такого подхода В. Л. Бианки почти полностью перечеркивает свои успехи в описании деления рода.

Позднее Фаус использовал похожий принцип графического описания путей распространения



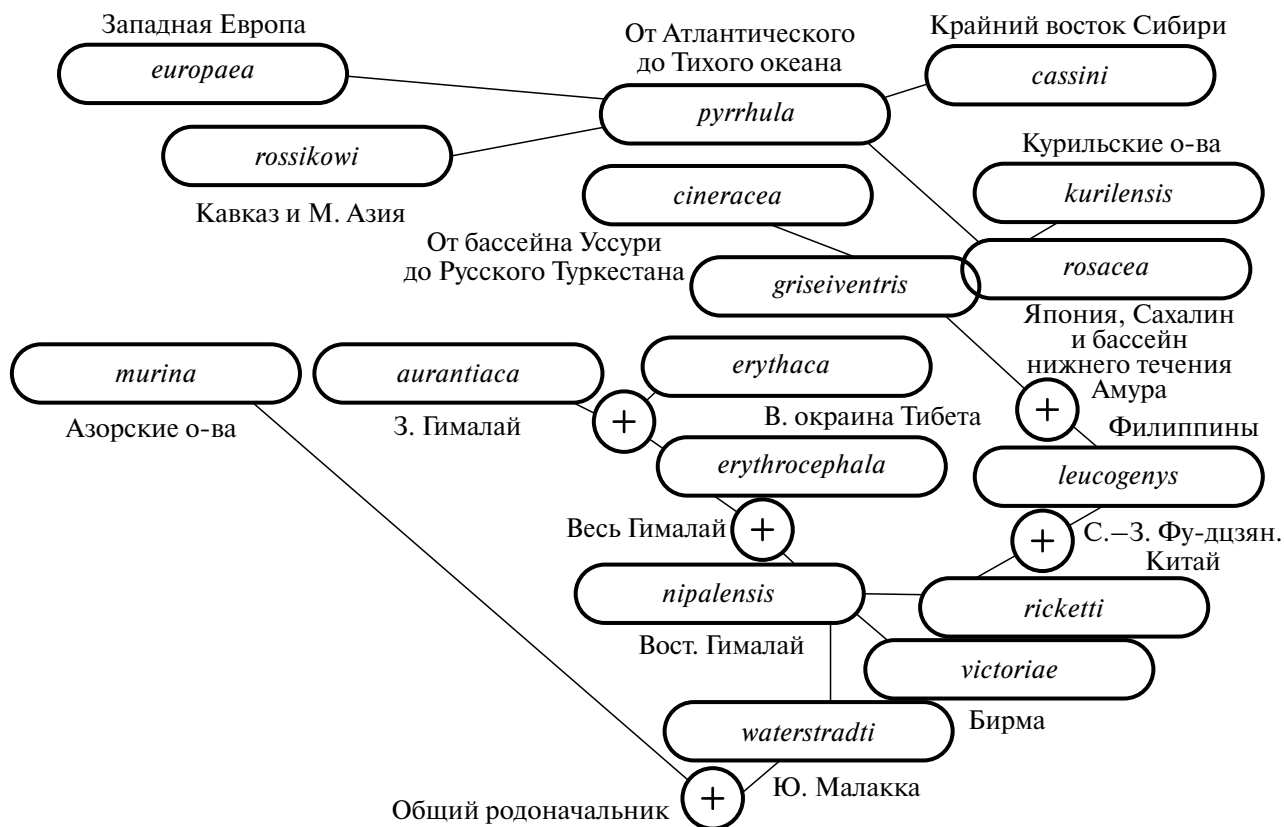


Рис. 2. Филогенетические соотношения форм снегирей (по: Бианки, 1907) (кружки с крестиками – вымершие предковые формы).

снегирей, но, попытавшись дистанцироваться от приемов В. Л. Бианки, осторожно назвал свою схему “Диаграмма (схема) особенностей географии, а не филогении, снегирей” (Voous, 1949). Тем не менее направления расселения форм, обозначенные на его диаграмме стрелками, в некоторых случаях больше похожи не на вектор или путь их движения, а на обозначение их родственных связей, причем это делается непосредственно внутри выделяемых К. Х. Фаусом групп (рис. 3). Это выражается в соединении стрелками схожих форм не только подвидового уровня, но и видового. При этом автор избегает поступать таким же образом там, где это не так очевидно, хотя родство значительно ближе. Кроме того, на схеме он помещает изображения птенцов некоторых форм, чем снова делает отсылку к филогении рода.

Непосредственно история расселения снегирей рассматривается автором по трем группам. По его мнению, распространение бурого снегирия из Гималаев в южном и юго-восточном направлениях привело к формированию малайского и белошеюго снегирей. “Хотя нет никаких указаний на события, которые привели к разделению между *P. nipalensis*

и масковыми снегириями, все же кажется очевидным, что экологические расхождения сыграли важную, если не исключительную, роль” (Voous, 1949). Происхождение масковых снегирей определяется им на основе современного ареала сероголового снегирия, а его изолированное нахождение в Восточном Китае (территория современной провинции Хэбэй) указывается как признак китайского происхождения всей группы (Voous, 1949). Оранжевый снегирь, по словам Фауса, демонстрирует “четкое сходство в структуре, экологии и распределении” с другими гималайскими формами. Поэтому виды *P. erythrocephala* и *P. aurantiaca* считаются более поздними вселенцами в Гималаи из юго-западного Китая (Voous, 1949).

Что касается черношапочных снегирей, то Фаус считал, что во время последнего великого оледенения в Восточной Палеарктике существовало, по крайней мере, три отдельных рефугиума, населенных лесными птицами: в Маньчжурии, на Камчатке и на юге центральной Сибири. *P. p. pyrrhula* этот период переживал в последнем из указанных регионов. На Камчатке проживала популяция *P. pyrrhula*, очень похожая на сибирских птиц, но

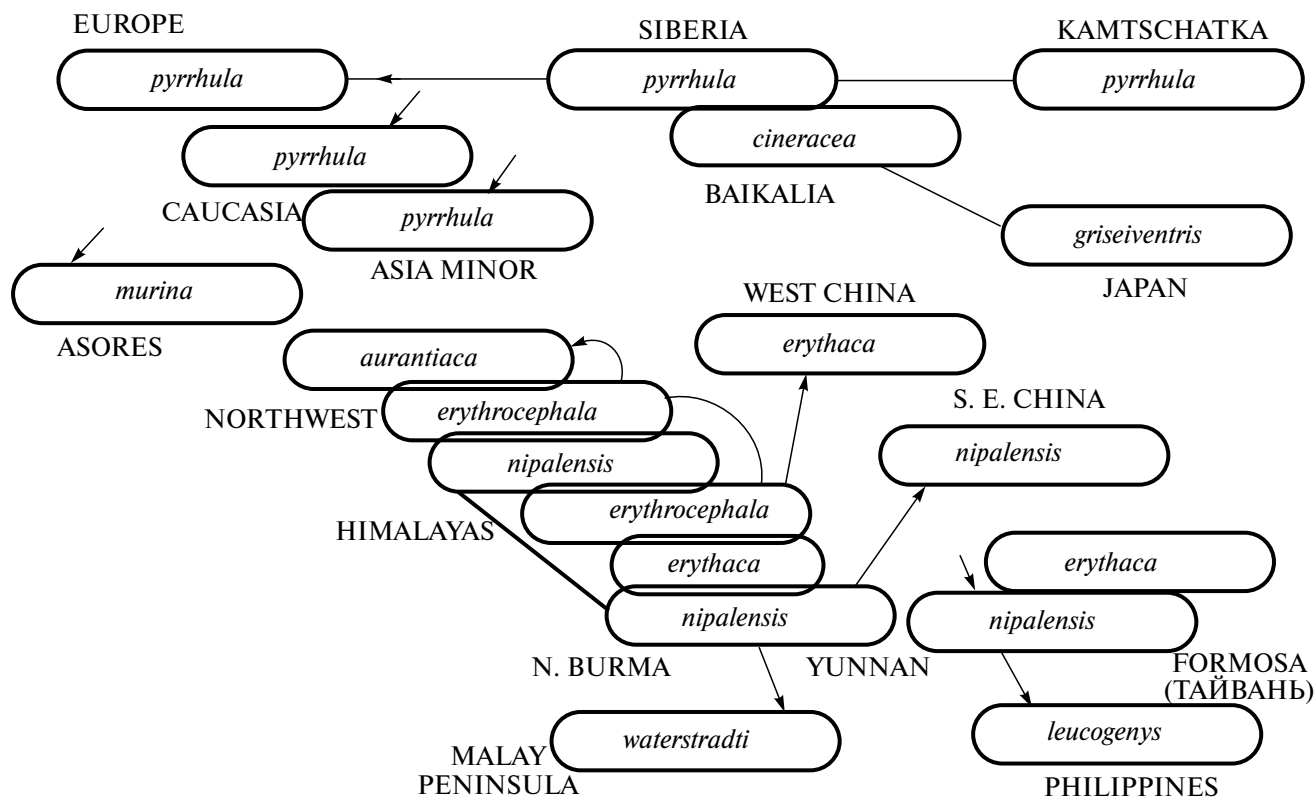


Рис. 3. Схема особенностей географии, а не филогении, снегирей (“Diagram of the character geography, not phylogeny, of the genus *Pyrrhula*”) (по: Voous, 1949).

резко отличающаяся от маньчжурских. Район к северу от пустыни Гоби рассматривается автором как место, где серый снегирь пережил глобальное похолодание (Voous, 1949). По утверждению Фауса, распределение форм *cineracea* и *pyrrhula* указывает на то, что в то время они населяли отдельные регионы, а затем проникли в ареалы друг друга, вероятно, с определенной степенью гибридизации.

Различия между формами *griseiventris* и *cineracea* приводятся как аргумент в пользу предположения, что их генетическое разделение старше послеледниковое. “Во всяком случае, *cineracea* таксономически и исторически ближе к *griseiventris*, чем к *pyrrhula*,” – пишет Карел Хендрик. Место выживания формы *griseiventris* определяется им по ее исключительному присутствию в Маньчжурии и Японии. Именно отсюда, по мнению автора, и форма *cineracea* распространилась в послеледниковые времена (Voous, 1949).

Здесь намечаются определенные нестыковки. Сначала автор предполагает, что генетическое разделение форм *griseiventris* и *cineracea* “старше послеледниковое”, но затем утверждается, что *cineracea* “возникла (arose) в послеледниковые времена” из совместного с *griseiventris* маньчжурского рефугиума. Кроме того, по его мнению, отсутствие

черношапочных снегирей как гнездящихся птиц на юге Японии свидетельствует о совсем недавнем заселении ими этой страны, но в то же время на схеме автор обозначает Японию, а не Маньчжурию, как центр их расселения. Приводимые ареалы обсуждаемых форм так же не соответствуют тому, что об этом известно сегодня.

По опубликованным данным и собственным наблюдениям, формы *pyrrhula* и *cineracea* практически на всем протяжении ареала от Западной Сибири до Нижнего Приамурья обитают совместно, нигде не образуя зон интерградации. Похожая ситуация складывается на территории Приамурья и Приморья, где многими исследователями подтверждено совместное обитание *P. cineracea* и *P. griseiventris* (Назаренко, 1984; Ивушкин, 2015; Глушенко и др., 2016). Характерно и то, что даже во время длительного совместного содержания снегирей всех этих форм в неволе отмечалось их раздельное сосуществование, без формирования устойчивых межвидовых взаимоотношений. Причиной этого, в первую очередь, можно считать значительные различия в размерах представителей этих форм, в результате которых одинаковое действие внешних факторов по-разному проявлялось в развитии их половой активности. Ее пиковые

показатели сильно расходились во времени, даже несмотря на дополнительную вокальную стимуляцию этого процесса. Отмечаются и различия в демонстративном поведении (Ивушкин, 1998).

По мнению Фауса, для реконструкции послеледниковой истории снегирей в Европе необходимо знать подробности современного распространения европейских форм и их внешние различия между собой. Он предположил, что в период максимума последнего оледенения, когда северные и альпийские ледяные шапки приближались друг к другу на минимальное расстояние в 53 км, произошло географическое разделение популяций снегирей западной и восточной Европы. Первое убежище *P. pyrrhula* было расположено в южной части Франции и в Италии, в дальнейшем оттуда эти снегири расселились севернее и на Британские о-ва. Это произошло в то время, когда в районе Ла-Манша и Ирландского моря еще существовали сухопутные связи островов с материком. Ископаемые останки этой мелкой расы были обнаружены Ламбрехтом (Lambrecht, 1933) в плейстоценовых отложениях Ирландии, на северо-западе Швейцарии (Базель) и в Сардинии (Voous, 1949).

Наличие березово-сосновых и еловых лесов в восточных сербских горах во время оледенения, по мнению К. Х. Фауса, является наиболее убедительным доказательством в пользу локализации здесь второго рефугиума, пригодного для существования снегирия. Нахождение только двух слегка обособленных рас в регионах Кавказа и Южного Каспия Фаус рассматривает как свидетельство того, что снегирь – довольно недавний обитатель этих регионов. *P. p. rossikowi* до сих пор населяет свое последнее ледниковое убежище на Кавказе и лишь незначительно расселился в Малой Азии. Следовательно, он соответствует возрасту предшественников юго-восточной и западноевропейской генетических линий *P. pyrrhula* (Voous, 1949).

Все эти популяции по размерам меньше, чем снегири, обитающие на востоке ареала (*P. p. pyrrhula*). Большие размеры сибирских птиц могли быть результатом их приспособления к суровому континентальному климату. Следовательно, по мнению Фауса, довольно очевидно, что *P. p. pyrrhula* – азиатское вторжение в Европу после ледникового периода. Широкий разброс в размерах, обнаруженный Карелом Хендриком у словенских и богемских птиц, а также у птиц, населяющих Альпы и горы южной Германии, может быть результатом скрещивания трех разных популяционных волн расселения, пришедших с северо-востока (*P. p. pyrrhula*), юго-востока (*P. p. germanica*) и запада (*P. p. coccinea*). Кроме того, у автора нет понимания того, является ли южно-каспийская и северо-персидская форма (*P. p. caspica*) более древним обитателем этого региона, чем *P. p. rossikowi* (Voous, 1949).

Нельзя не согласиться с аргументом Фауса в пользу того, что *P. pyrrhula* населял Европу до последнего межледниковья: он встречался на Азорских о-вах. Хотя азорская форма (*murina*) таксономически совершенно отличается от всех других форм *P. pyrrhula*, тем не менее она должна являться их прямым потомком. По мнению Фауса, особенности азорского снегирия могут свидетельствовать о том, что он довольно старый обитатель тех мест и было бы желательно рассматривать его как отдельный от *P. pyrrhula* вид, поскольку это единственный способ указать на более близкое родство между подвидами всего Палеарктического региона (Voous, 1949).

Рамки данной статьи не позволяют в полном объеме рассмотреть аргументацию выводов, сделанных Фаусом. Однако некоторые положения выводов нельзя не упомянуть. Восстанавливая предполагаемые пути расселения снегирей, Карел Хендрик руководствовался результатами анализа, сделанного им по сойке *Garrulus glandarius brandtii* (Eversmann 1842) и дятлам *Dendrocopos* (Koch 1816) (Voous, 1945, 1947). При описании снегирей он очень часто проводит аналогии с этими птицами, хотя и оговаривается, что они могли иметь “несколько иную послеледниковую историю” (Voous, 1949). На наш взгляд, истории этих родов мало похожи на историю снегирей, т.к. их экологические предпочтения значительно отличаются от таковых дятлов или соек. Блестяще описав более знакомую ситуацию со снегириями в Западной Европе (Voous, 1949, 1951), Карел Хендрик не учел возможного направления действия процессов их вторичного расселения. Хотя он и упоминал о таких явлениях, он не смог оценить их масштабов и предпочел опираться на более общие тенденции, чем на частные случаи, связанные именно со снегириями.

На основании данных молекулярно-генетического анализа был определен относительный возраст большинства из известных форм черношапочных снегирей и, таким образом, по большей части выводы К. Х. Фауса были опровергнуты. Установлено, что черношапочные снегири “пошли” к пику последнего оледенения четырьмя сформированными генетическими линиями, которые развивались уже в постгляциальный период: *P. pyrrhula*, *P. murina*, *P. cineracea* и *P. griseiventris*. Генетическая дистанция между остальными формами *P. pyrrhula* оценивается примерно одним возрастом. Таким образом, предположение Фауса о близком родстве между всеми географическими формами черношапочных снегирей Палеарктического региона не подтвердилось.

Об этом же свидетельствуют палеонтологические данные, по которым можно оценить время формирования существующего сегодня диапазона вариаций линейных размеров современных черношапочных снегирей в 12–15 тыс. лет, также как

это было сделано в предыдущей главе для Азорского снегиря. Анализ динамики современных ареалов выюрковых демонстрирует, что их расширение происходит только за счет более крупных особей, формирующих автономные популяции, которым иногда придают статус подвидов (Дементьев и др., 1954). Это довольно хорошо известно для щеглов (*Carduelis carduelis*) и было отмечено для зябликов (*Fringilla coelebs*) и снегирей. К. Х. Фаус основывал свои выводы на наблюдениях вселения в Европу азиатских форм, сделанных в первой половине 20 века, в то время как сегодня, с развитием орнитологических исследований в России, знаний о таких процессах значительно больше (Ивушкин, 2015), и они исключают предложенные им пути расселения черношапочных снегирей. В соответствии со всем выше изложенным теория о локализации центров расселения, путях и направлениях распространения ряда форм снегирей может и должна быть пересмотрена.

С наибольшей долей уверенности на сегодня можно утверждать, что обыкновенные снегيري расселялись в направлении, противоположном тому, которое предполагалось ранее. Из Восточной Европы, где находился единственный резерват ели (*Picea abies*) в этой части света (Voous, 1949), в Сибирь и на Дальний Восток, а также вслед за восстановлением ареала ели снегيري начинали осваивать территорию самой Европы после окончания оледенения (что хронологически происходило раньше появления этой формы на востоке). Волны этого движения можно проследить по оставшимся следам окраинных изолированных форм, которые еще сохранились в качестве обособленных подвидов. Отметив современные тенденции распространения снегирей, Карл Хендрик не имел возможности определить истоки этих событий, приняв их за более древние процессы. Только с обнаружением современного центра наиболее интенсивного расселения обыкновенного снегиря (Pennington, Meek, 2006; Ernst, Flöter, 2009; Volet, 2009), расположенного в лесах северной части Урала, стало возможным оценить этот процесс. Оказалось, что ему предшествует и способствует очень высокая гнездовая плотность населения снегирей в этой местности (Колбин, 2004). Именно по этому признаку получается, что более раннее движение снегирей не могло быть осуществлено с востока, где плотность населения снегиря значительно ниже, гнездовые группы располагаются спорадично, а свойственные им биотопы (разреженные смешанные леса с присутствием или доминированием ели и кустарников), преимущественно, пустыют. Кроме того, камчатская форма обыкновенного снегиря не гнездится в Якутии (неопубликованные данные собственных исследований) и Приамурье (Бабенко, 2000), а вместо нее летом здесь встречаются особи, больше похожие на номинативных (*P. p. pyrrhula*).

В пользу этого свидетельствует и разница в биотопическом распределении, наблюдаемая у разных форм снегирей (Дурнев, Ивушкин, 1991; Ивушкин, 2006, 2015). Она может быть связана с долгим периодом изоляции этих форм в различающихся условиях и биотопическим консерватизмом, вероятно, свойственным всем формам снегирей (Dong et al., 2000). Так, если обыкновенный и краснощекий снегيري предпочитают еловые леса, то серый чаще встречается в лесных формациях с присутствием сибирского кедра (*Pinus sibirica*). Различия в экологии наблюдаются у снегирей и на западе Европы. Западные — это мелкие птицы в основном мозаичных пространств, сельскохозяйственных территорий с кустарниковыми зарослями, а восточные — крупнее и придерживаются сугубо горных хвойных лесов (Voous, 1949).

Наиболее вероятно, серый и краснощекий снегيري выживали во время похолодания в разных условиях и резерватах (рефугиумах). Представители формы *cineracea* — в довольно суровых условиях, на юге Сибири, там, где в период максимума похолодания сохранялись кедровые леса (Семечкин и др., 1985; Рысин, 2011). Форма *griseiventris* — в более комфортных условиях, в нижнем Приамурье и на Сахалине, где преобладали хвойно-широколиственные леса (Назаренко, 1982). Особенности состава растительности в рефугиумах, с наибольшей вероятностью, повлияли на биотопические предпочтения указанных форм, что, в свою очередь, определило направление их дальнейшего расселения вместе с расширением ареалов лесных сообществ, в которых они выжили.

На сегодняшний день нет никаких свидетельств того, что обыкновенный снегирь мог бы находиться в Сибири в период последнего похолодания климата. Скорее всего, он расселился из Европы, достигнув Камчатки в климатический оптимум голоцена. Его распространение происходило в несколько приемов и сопровождалось не только постепенным замещением ранее заселивших эту территорию популяций (Ивушкин, Ластухин, 2015), но и периодическим отступлением этого вида с большей части этих территорий. Снегирам свойственны циклические колебания численности (Дольник, Паевский, 1979; Паевский, 1990), которые регистрируются повсеместно, но по многолетним наблюдениям, в восточной части ареала такая динамика может проявляться значительно сильнее, чем на западе: в отдельные годы снегيري из обычных по встречаемости птиц могут становиться очень редкими.

Что касается линейных размеров снегирей, обитающих в Азии, то здесь обыкновенный снегирь в среднем повсеместно крупнее, чем любые его формы из Западной Европы, тогда как серый снегирь мельче в горах Юга Сибири, но крупнее на

севере ареала и на Дальнем Востоке. Размеры краснощекого снегиря в целом меньше и значительно ближе к таковым у снегирей из Западной Европы, хотя особи краснощекого снегиря из окраинных популяций несколько крупнее, чем на юге ареала (Ивушкин, 2000, 2015).

Если рассматривать еще более давние события, то в своей работе Фаус пишет: “Автору неизвестны никакие таксономические факты или данные о распространении, которые могли бы помочь прояснить связь между палеарктическими черношапочными снегирями и китайскими масковыми. Хотя возможно, что *P. erythaca* расширяет свой ареал на север до крайних южных районов Маньчжурии, о распределении контактов между этими двумя группами снегирей ничего не известно” (Voous, 1949). Фаус не смог определить, является ли подвид *Pyrrhula* прямым потомком *P. erythaca* или *P. nipalensis*, однако, по его мнению, особенности окраски *P. erythaca*, могут быть аргументом в его пользу (Voous, 1949). Однако, на основании данных группы Т. Тёпфера и формулировок В.Л. Бианки, можно сделать и другое предположение.

На мой взгляд, формирование масковых и черношапочных снегирей происходило параллельно. Разделение этих групп связано с неизвестными палеоклиматическими событиями, способствовавшими проникновению этих птиц в Северную Азию. Эти события повторяются примерно каждые 5 млн лет, а их возраст определяется по молекулярно-генетическому датированию, поэтому они не соответствуют геохронологической шкале. Вероятно, сначала эти события, похожие друг на друга направлением расселения представителей рода, привели к разделению общей предковой ветви на шуров и снегирей (10–11 млн. лет назад), а потом – к отделению черношапочных снегирей от других форм (4.9 млн. лет назад) (Törfer et al., 2011). Эти редкие события с наибольшей степенью вероятности были связаны с более значительными изменениями климата, чем все остальные события, отмечаемые в плейстоцене. Вероятно, динамика климата приводила к тому, что формировался прямой лесной “мост” между Кавказом и Западными Гималаями, через горные системы севера и северо-востока современного Ирана, юга Туркмении и севера Афганистана, а северное направление расселения в сторону Тянь-Шаня перекрывалось ледяной шапкой Каракорума. По данным собственной аэрофотосъемки, в этой местности еще сохраняются участки хвойных лесов, располагающиеся немного ниже, чем аналогичные участки в Гималаях, но примерно с такими же условиями микроклимата и увлажнения, формирующимися в результате таяния льда с близко расположенных снежных вершин. В этой местности еще встречаются обыкновенные снегيري (Зарудный, 1903; Vaurie, 1949; Khaleghizadeh et al., 2011), которые, скорее

всего, исчезнут здесь полностью в ближайшее время. Именно этим путем общий предок масковых и черношапочных снегирей мог проникнуть в Европу. Вероятно, по внешнему виду он был наиболее близок к оранжевому снегирю. Последовавшие затем волны расселения этих птиц в Северной Палеарктике привели сначала к отделению азорского снегиря, потом к обособлению краснощекого, а несколько позже – серого, и формированию современных форм обыкновенного снегиря. Все это происходило в рамках глобальных циклов чередования ледниковых и межледниковых периодов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе данных современных исследований филогении снегирей предлагается новый вариант детализации их таксономии (табл. 7). Анализ ключевых в этом вопросе публикаций, касающихся особенностей внешнего вида, пигментации, морфометрических параметров, деталей распространения, экологии и расселения современных форм снегирей, установления их родственных отношений, как на основе вышперечисленных данных, так и на молекулярно-генетических, показывает обоснованность такого решения.

Необходимость выделения трех групп снегирей, рассматриваемых на подвидовом уровне, подтверждается результатами всех исследований. Установление видового статуса для спорных форм черношапочных снегирей, в той или иной мере, предлагалось большинством авторов. Окончательное решение связано только с наличием в нашем распоряжении недостающих данных по характеру распространения и взаимоотношений указанных форм в местах их совместного обитания. То, что этот род включает три надвидовые группы и один мономорфный вид, свидетельствует о близком родстве современных форм. Таким образом, состав рода достигает 10 видов (25 форм: мономорфные виды и подвиды).

Реконструкция истории расселения и становления современных форм снегирей невозможна без установления родственных связей между всеми представителями рода. Отсутствие молекулярно-генетических исследований по двум формам снегирей (*P. waterstradti*, *P. p. cassini*) не позволяет детализировать все исторические события и окончательно утвердиться в предлагаемой таксономии. Тем не менее основные механизмы и принципы формообразования снегирей могут быть установлены.

В отдельных случаях крайняя степень оседлости, затрудняющая обмен генами, приводила к разным скоростям адаптационных и мутационных процессов под влиянием различных внешних условий в разных частях ареала. Географическая изоляция усиливала действие этого фактора. Для большинства родственных номадных форм выюрковых

такой же путь формообразования был невозможен, и они (в первую очередь, шуры) сохранили относительную мономорфность за тот же период истории. Однако такая стратегия привела последних к большей выживаемости в суровых условиях. Возможно, снегилям только предстоит пройти этот путь.

Этапы формообразования у снегирей связаны с циклическими изменениями климата, создающими условия для динамики площади, состава и широтного распределения лесной растительности в центре распространения представителей рода, находящегося в Юго-Восточной Азии. Глобальные изменения климата способствовали разделению единых ареалов на резерваты, условия обитания в которых значительно отличались друг от друга и формировали разные экологические предпочтения у выживших форм. От степени таких изменений зависело дальнейшее взаимодействие форм, если их ареалы перекрывались во время расселения. При этом само расселение становилось возможным лишь при установлении необходимого оптимума в балансе уровня адаптации формы и климатических факторов.

Для того чтобы с высокой степенью точности определить место с оптимальными условиями, где формировалась, выживала и развивалась форма, необходимо обнаружить центр градиентного изменения линейных размеров особей ее популяций, формирующийся по правилу Бергмана. Возраст и направление таких процессов можно установить по имеющимся в распоряжении палеонтологическим данным. Более динамичные процессы вторичного расселения популяций, получивших адаптивные преимущества над другими в постгляциальный период, сильно затрудняют эту возможность, однако "распутывание" всего комплекса взаимоотношений возможно при условии подробного изучения вокальных особенностей рас, демонстрирующих более динамичные изменения.

Придерживаясь постулируемых выше методик, на основе молекулярно-генетических данных, определяющих относительный возраст большинства основных форм снегирей, особенно черношапочных снегирей, можно утверждать о необходимости корректировки наших взглядов на историю их расселения. Представители этой группы, по сравнению с их ближайшими родственниками из Юго-Восточной Азии, занимают в десятки раз большую территорию, а использованные для реконструкции их истории данные были очень скудны и часто опирались больше на субъективные впечатления множества наблюдателей, чем на детальные исследования. Сам К. Х. Фаус, изучавший особенности снегирей в Европе, пришел к выводу о невозможности установления истины во взаимоотношениях трех европейских форм, встречающихся на территории, которая расположена в центре этого субконтинента и которая едва превышает

ареал красноголового снегиря. Что уже говорить о несравнимо обширной площади ареала североазиатских форм.

Согласно предварительным выводам, события после максимума последнего плейстоценового оледенения территории Евразии развивались иным образом, нежели было представлено ранее. Современные формы снегирей в северной части континента могли выжить максимум в шести рефугиумах, расположенных на Азорских о-вах, на юге Западной Европы, в Восточной Европе, Малой Азии, в южной части Центральной Сибири и на Дальнем Востоке. В результате процессы расселения снегирей могут быть описаны как классический пример восстановления ареалов, разорванных циклическими периодами похолодания, с довольно значительным расхождением фенотипов окраинных форм. Скорости восстановления численности населения в резерватах были разные. Это и привело к доминированию одной формы (*pyrrhula*), которая достигла наибольшего расширения ареала и максимальной плотности населения именно в его западной части, что лишней раз подтверждает высказанные предположения.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю сердечную благодарность всем тем, кто помогал советом, технической помощью и научным руководством, без кого невозможно было бы собрать необходимый материал, найти и перевести множество публикаций, разобраться с техническими проблемами, кто предоставил собственные материалы или просто помогал в путешествиях: М. А. Горещкой, И. В. Фефелову, Ю. А. Дурневу, С. В. Иванову, В. А. Колбину, А. А. Назаренко, Я. Р. Кшик, А. А. Цвельх, П. С. Томковичу, Е. А. Коблику, Я. А. Редькину, С. В. Елсукову, Н. Н. Балацкому, К. Е. Михайлову, О. В. Бурскому, И. В. Фадееву, В. В. Мироновой, А. С. Рубцову, В. Ю. Архипову, А. Н. Коваленко, О. В. Бородину, А. В. Бардину, П. С. Ктиторову, М. А. Антипину, И. П. Бысыкатовой, Н. И. Гермогенову, Ю. А. и В. И. Анисимовым, Ю. Е. Комарову, Д. Б. Вержуцкому, Н. В. Скалону, А. А. Яковлеву, А. А. Ластухину, В. В. Рябцеву, А. И. Антонову, С. А. Сомову, В. О. Саловарову, Д. А. Андронову, Л. Е. Ивушкиной, W. Heim, M. Pennington, T. Marti, J. A. Wrighte, S. Tabero, R. van Helden, C.-Y. Choi, T.-H. Choi. Особая признательность тем, кого уже нет с нами, но их помощь и советы навсегда останутся важными и полезными для меня: В. Д. Сониному, С. Н. Липину, Н. В. Непелову, Р. Л. Бёме, В. Р. Дольнику, В. М. Лоскоту, Л. С. Степаняну, В. А. Толчину, Н. Н. Березовикову, И. В. Дорогому, В. П. Величко, А. Исабекову. Автор признателен всем сотрудникам научных учреждений и музеям, их руководству за возможность работы с их коллекциями, отзывчивость, доброжелательность и терпение.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет собственных средств. Первый осмотр коллекций зоологического музея Московского государственного университета и работа в Зоологическом институте РАН стали возможными благодаря финансированию из бюджета Иркутского государственного университета. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабенко В.Г.*, 2000. Птицы Нижнего Приамурья. М.: Прометей. 724 с.
- Бианки В.Л.*, 1907. Ревизия форм рода *Pyrrhula*, сем. Fringillidae, их филогенез и географическое распространение // Известия Академии наук. Т. 25. № 3. С. 159–198.
- Виноградова Н.В., Дольник В.Р., Ефремов В.Д., Паевский В.А.*, 1976. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. Справочник. М.: Наука. 189 с.
- Глуценко Ю.Н., Нечаев В.А., Редькин Я.А.*, 2016. Птицы Приморского края: краткий фаунистический обзор. М.: Товарищество научных изданий КМК. 523 с.
- Дементьев Г.П., Гладков Н.А., Судилковская А.М., Спангенберг Е.П., Бёме Л.Б. и др.*, 1954. Птицы Советского Союза. Т. 5. М.: Советская наука. 803 с.
- Дольник В.Р., Паевский В.А.*, 1979. Динамика численности птиц прибалтийских популяций в 1960–1976 гг. // Экология. № 4. С. 59–69.
- Дурнев Ю.А., Ивушкин В.Е.*, 1991. Обыкновенный и серый снегирь в зоне симпатрии: экология и механизмы изоляции // Материалы 10-й Всесоюз. орнитологической конференции. Минск. Ч. 1. С. 71–73.
- Зарудный Н.А.*, 1903. Птицы восточной Персии. Орнитологические результаты экскурсии по восточной Персии в 1898 г. СПб.: типография Академии наук. 468 с.
- Зеленков Н.В.*, 2014. Этапы формирования современного таксономического разнообразия птиц (по данным палеонтологии) // Зоологический журнал. Т. 93. № 10. С. 1173–1185.
- Ивушкин В.Е.*, 1998. Демонстративное поведение снегирей Северной Азии // Труды Байкало-Ленского заповедника. № 1. С. 67–70.
- Ивушкин В.Е.*, 2000. Особенности морфологии снегирей России // Биоразнообразие Байкальского региона / Под ред. В.Г. Шиленкова. Труды биолого-почвенного факультета ИГУ. № 2. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та. С. 88–95.
- Ивушкин В.Е.*, 2006. Фенология жизненных циклов и механизмы хронологической изоляции снегирей в условиях юга Восточной Сибири // Бюллетень Восточно-Сибирского научного центра СО РАН. № 2 (48). С. 44–50.
- Ивушкин В.Е.*, 2007. Структура акустической сигнализации и механизмы эволюлогической дивергенции снегирей // Бюллетень Восточно-Сибирского научного центра СО РАН. № 2 (54) приложение. С. 44–53.
- Ивушкин В.Е.*, 2015. Род *Pyrrhula* Brisson, 1760: состав, распространение и особенности экологии // Русский орнитологический журнал. Т. 24. № 1143. С. 1679–1738.
- Ивушкин В.Е.*, 2021. Род *Pyrrhula* Brisson, 1760: функциональное назначение, особенности формирования структуры и окраски оперения // Русский орнитологический журнал. Т. 30. № 2092. С. 3247–3404.
- Ивушкин В.Е.*, 2022. Особенности распределения пигментов в микроструктурах пера у представителей рода *Pyrrhula* // Про перо. Сборник научных трудов Первой всерос. науч.-практ. конференции по изучению перьевого покрова птиц. Ульяновск: Корпорация технологий продвижения. С. 47–53.
- Ивушкин В.Е., Ластухин А.А.*, 2015. Типологические особенности сигнальной системы обыкновенного снегиря (*Pyrrhula pyrrhula*, L.) // Энергетика и годовые циклы птиц (памяти В.Р. Дольника). Материалы международной конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 140–147.
- Ивушкин В.Е., Ластухин А.А.*, 2015а. Методика анализа позывочных сигналов снегирей (*Pyrrhula* Brisson, 1760) // Тезисы IX Международной конференции хранителей орнитологических коллекций “Орнитологические коллекции: из прошлого в будущее”. 12–16 октября 2015 г. М.: ГДМ. С. 50–51.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю.*, 2006. Список птиц Российской Федерации. М.: Товарищество научных изданий КМК. 256 с.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Волков С.В., Мосалов А.А.*, 2019. Понятие “вид” у птиц: теория и практика // Зоологический журнал. Т. 98. № 12. С. 1373–1391.
- Колбин В.А.*, 2004. Авифауна заповедника “Вишерский” // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. № 9. С. 124–140.

- Лазуков Г.И., 1989. Плейстоцен территории СССР: учеб. пособие для студ. геогр. спец. вузов. М.: Высшая школа. 319 с.
- Михайлов К.Е., Коблик Е.А., 2021. Птицы Сибири, Монголии и Дальнего Востока. Справочник-определитель. М.: Союз охраны птиц России. 428 с.
- Назаренко А.А., 1971. Краткий обзор птиц заповедника “Кедровая падь” // Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток: БПИ ДВНЦ. С. 12–51.
- Назаренко А.А., 1982. О фаунистических циклах (вымирание–расселение–вымирание...) на примере дендрофильной орнитофауны Восточной Палеарктики // Журнал общей биологии. Т. 43. № 6. С. 823–835.
- Назаренко А.А., 1984. Птичье население смешанных и темнохвойных лесов Южного Приморья, 1962–1971 гг. // Фаунистика и биология птиц юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 60–70.
- Назаренко А.А., 2003. Рецензия на книгу “Аннотированный список птиц Японии”, 6-е переработанное издание // Русский орнитологический журнал. Т. 12. № 221. С. 499–503.
- Назаренко А.А., 2017. Рецензия на книгу Ю.Н. Глущенко, В.А. Нечаева и Я.А. Редькина “Птицы Приморского края: краткий фаунистический обзор” (2016) // Русский орнитологический журнал. Т. 26. № 1451. С. 2177–2201.
- Паевский В.А., 1990. Популяционная динамика птиц по данным отлова на Куршской косе Балтийского моря в течение 27 лет // Зоологический журнал. Т. 69. № 2. С. 80–93.
- Редькин Я.А., Архипов В.Ю., Волков С.В., Мосалов А.А., Коблик Е.А., 2015. Вид или не вид? Спорные таксономические трактовки птиц Северной Евразии // XIV орнитологическая конференция Северной Евразии. II. Доклады. Алматы. С. 104–137.
- Редькин Я.А., Коблик Е.А., Мосалов А.А., Ганицкий И.В., Цветков А.В. и др., 2021. Материалы по фауне и систематике птиц острова Итуруп по результатам исследований 2004 и 2019 годов // Русский орнитологический журнал. Т. 30. № 2022. С. 83–128.
- Рысин Л.П., 2011. Кедровые леса России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 240 с.
- Семечкин И.В., Поликарпов Н.П., Ирошников А.И., Бабинцева Р.М., Воробьев В.Н. и др., 1985. Кедровые леса Сибири. Новосибирск: Наука. 257 с.
- Синицын В.М., 1980. Введение в палеоклиматологию. Л.: Недра. 248 с.
- Степанян Л.С., 1983. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. М.: Наука. 294 с.
- Степанян Л.С., 1990. Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука. 727 с.
- Arnaiz-Villena A., Guillén J., Ruiz-del-Valle V., Lowy E., Zamora J. et al., 2001. Phylogeography of crossbills, bullfinches, grosbeaks, and rosefinches // Cellular and Molecular Life Sciences. V. 58. P. 1159–1166.
- Arnaiz-Villena A., Moscoso J., Ruiz-del-Valle V., Gonzalez J., Reguera R. et al., 2007. Bayesian phylogeny of Fringillinae birds: status of the singular African oriole finch *Lingurus olivaceus* and evolution and heterogeneity of the genus *Carpodacus* // Acta Zoologica Sinica. V. 53. P. 826–834.
- Arnaiz-Villena A., Moscoso J., Ruiz-del-Valle V. et al., 2008. Mitochondrial DNA phylogenetic definition of a group of “Arid Zone” *Carduelini* Finches // Open Ornithology Journal. V. 1. P. 1–7.
- Arnaiz-Villena A., Ruiz-del-Valle V., Gomez-Prieto P., Gonzalez J., Reguera R. et al., 2014. *Carduelini* new systematics: Crimson-winged Finch (*Rhodopechys sanguineus*) is included in “Arid-Zone” *Carduelini* Finches by Mitochondrial DNA Phylogeny // Open Ornithology Journal. V. 7. P. 55–62.
- Arnott W.G., 2007. Birds in the ancient world from A to Z. London & New York: Routledge. 288 p.
- Benter B., 2005. Eurasian Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula*, 27 May 2005, Shemya Island, Aleutians West Census Area, Alaska, United States [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://macaulaylibrary.org/asset/89669201>. Дата обновления: 14.08.2023.
- Dickinson E.C. (ed.), 2003. The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 3rd ed. Princeton Univ. Press. 1139 p.
- Dickinson E.C. (ed.), 2023. The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.aviansystematics.org/4th-edition-checklist>. Дата обновления: 17.06.2023.
- Dong F., Li Sh.-H., Chiu Ch.-Ch., Dong L., Yao Ch.-T., Yang X.-J., 2020. Strict allopatric speciation of sky island *Pyrrhula erythaca* species complex // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 153. 106941.
- Dresser H.E., 1902. A Manual of Palearctic Birds. London. V. 1. 520 p.
- Ernst S., Flöter E., 2009. Das Auftreten von “Trompetergimpeln” *Pyrrhula p. pyrrhula* in fünf aufeinander folgenden Winterhalbjahren in Südwestsachsen // Mitteilungsorgan des Vereins Sächsischer Ornithologen. B.10. S. 309–320.
- Ewing G., 2001. Eurasian Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula*, 1 Jun 2001, Gambell (general area), Nome Census Area, Alaska, United States [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://macaulaylibrary.org/asset/35680381>. Дата обновления: 14.08.2023.
- Fehrer J., 1996. Conflicting Character Distribution within Different Data Sets on Cardueline Finches: Artifact or History? // Molecular Biology and Evolution. V. 13. № 1. P. 7–20.
- Gibson D.D., Kessel B., 1997. Inventory of the species and subspecies of Alaska birds // Western Birds. V. 28. № 2. P. 45–95.



- Hartert E., 1902. A remarkable new Bullfinch *Pyrrhula wa-terstradti*, n. sp. // Bulletin of the British Ornithologists' Club. V. 89. № 12. P. 69–70.
- Hartert E., 1910. Die Vögel der paläarktischen Fauna. Systematische Übersicht der in Europa, Nord-Asien und der Mittelmeerregion vorkommenden Vögel. H. 1. Berlin: Verlag von R. Friedländer und Sohn. 832 s.
- Johansen H., 1943. Die Vogelfauna Westsibiriens // Journal für Ornithologie. H. 91. № 1. S. 9–110.
- Johansen H., 1944. Die Vogelfauna Westsibiriens // Journal für Ornithologie. H. 92. № 1/2. S. 1–105.
- Khaleghizadeh A., Scott D.A., Tohidifar M., Musavi S.B., Ghasemi M. et al., 2011. Rare Birds in Iran in 1980–2010 // Podoces. V. 6. № 1. P. 1–48.
- Lambrecht K., 1933. Handbuch der Palaeornithologie. Berlin: Gebrüder Borntraeger. 1024 p.
- Lavinia P.D., Kerr K.C.R., Tubaro P.L., Hebert P.D.N., Lijtmaer D.A., 2016. Calibrating the molecular clock beyond cytochrome b: assessing the evolutionary rate of COI in birds // Journal of Avian Biology. V. 47. P. 84–91.
- Mayr G., 2013. The age of the crown group of passerine birds and its evolutionary significance – molecular calibrations versus the fossil record // Systematics and Biodiversity. V. 11. P. 7–13.
- Nguembock B., Fjeldsa J., Couloux A., Pasquet E., 2009. Molecular phylogeny of Carduelinae (Aves, Passeriformes, Fringillidae) proves polyphyletic origin of the genera *Serinus* and *Carduelis* and suggests redefined generic limits // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 51. P. 169–181.
- Pennington M.G., Meek E.R., 2006. The 'Northern Bullfinch' invasion of autumn 2004 // British Birds. № 99. P. 2–24.
- Pohlen Z., 2023. Eurasian Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula*, 22 May 2023, Shemya Island, Aleutians West Census Area, Alaska, United States [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://macaulaylibrary.org/asset/584787561>. Дата обновления: 14.08.2023.
- Ramos J.A., 1998. Biometrics, weights, breeding and moulting seasons of passerines in an Azores cloud forest // Ringing & Migration. V. 19. № 1. P. 17–22.
- Rando J.C., Pieper H., Storrs L., Olson S.L., Pereira F., Alcover J.A., 2017. A new extinct species of large bullfinch (Aves: Fringillidae: *Pyrrhula*) from Graciosa Island (Azores, North Atlantic Ocean) // Zootaxa. V. 282. № 3. P. 567–583.
- Robinson H.C., 1928. The Birds of the Malay Peninsula. V. II: The Birds of the Hill Stations. London: Witherby. 310 p.
- Ruokonen M., Kvist L., 2002. Structure and evolution of the avian mitochondrial control region // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 23. № 3. P. 422–432.
- Sánchez Marco A., 2004. Avian zoogeographical patterns during the quaternary in the Mediterranean region and paleoclimatic interpretation // Ardeola. V. 51. № 1. P. 91–132.
- Sangster G., Collinson J.M., Crochet P.-A., Knox A.G., Parkin D.T. et al., 2011. Taxonomic recommendations for British birds: seventh report // Ibis. V. 153. № 4. P. 883–892.
- Sealy S.G., Fay F.H., Bedard J., Udvardy M.D.F., 1971. New records and zoogeographical notes on the birds of St. Lawrence island, Bering sea // The Condor. V. 73. № 3. P. 322–336.
- Sharpe R.B., 1888. Catalogue of the Passeriformes, or perching birds, in the collection of the British Museum. Fringilliformes: Part III // Catalogue of the Birds in the British Museum. V. 12. 872 p.
- Sibley Ch.G., Monroe B.L. Jr., 1990. Distribution and Taxonomy of Birds of the World. New Haven: Yale Univ. Press. 1112 p.
- Töpfer T., 2008. Vergleichende Phylogenie der Gimpel (Aves: Fringillidae: *Pyrrhula* Brisson, 1760). Diss. ... Doktor der Naturwissenschaften. Mainz: Johannes Gutenberg-Universität. 188 p.
- Töpfer T., Haring E., Birkhead T.R., Lopes R.J., Liu Severynhaus L. et al., 2011. A molecular phylogeny of bullfinches *Pyrrhula* Brisson, 1760 (Aves: Fringillidae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 58. P. 271–282.
- Vaurie Ch., 1949. Notes on some asiatic Finches // American Museum Novitates. № 1424. 63 p.
- Vaurie C., 1956. Systematic Notes on Palearctic Birds. № 21 Fringillidae: the Genera *Pyrrhula*, *Eophona*, *Coccothraustes*, and *Mycerobas* // American Museum Novitates. № 1788. P. 1–24.
- Volet B., 2009. Wiederholte Einflüge von "Trompetergimpeln" *Pyrrhula pyrrhula* in die Schweiz // Der Ornithologische Beobachter. V. 106. № 4. P. 419–428.
- von Schweppenburg G., 1919. Die pleistozäne Vogelfauna von Pilifszanto // Journal of Ornithology. V. 67. № 2. P. 195–210.
- Voous K.H., 1945. On the distribution of *Garrulus glandarius brandti* Eversmann // Limosa. № 18. P. 11–82.
- Voous K.H., 1947. On the history of the distribution of the genus *Dendrocopos* // Limosa. № 20. P. 1–142.
- Voous K.H., 1949. Distributional history of Eurasian Bullfinches, genus *Pyrrhula* // Condor. V. 51. № 2. P. 52–81.
- Voous K.H., 1951. A new race of Bullfinch from the Iberian Peninsula // Limosa. V. 24. № 3. P. 131–133.
- Voous K.H., 1977. List of Recent Holarctic bird species: Passerines // Ibis. V. 119. № 3. P. 376–406.
- Zheng G. (ed.), 2011. A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China. 2<sup>nd</sup> edition. Beijing: Science Press. 456 p.
- Zuccon D., Prŷs-Jones R., Rasmussen P.C., Ericson P.G.P., 2012. The phylogenetic relationships and generic limits of finches (Fringillidae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 62. № 2. P. 581–596.

## ON THE DISTRIBUTIONAL HISTORY OF BULLFINCHES (*PYRRHULA*, PASSERIFORMES, AVES)

V. E. Ivushkin

*“ZooGallery” Animal Care Center, Irkutsk Regional Public Organization, Irkutsk Region, 664540 Russia*

*e-mail: pyrrhula@mail.ru*

Over the past hundred years, constant uncertainty has been observed in establishing the taxonomic status of individual forms of bullfinches, one that has been developed throughout the history of their study. The lack of information has prevented almost all researchers who worked on bullfinches from coming to generally accepted conclusions. This has not changed even as a result of the use of molecular genetic methods. To analyze the current situation, three key publications are considered, on which the modern understanding of the history of phylogenetic interactions of closely related forms of the bullfinch genus *Pyrrhula* in the process of their evolution is based. The hitherto accumulated data and the taxonomic system of the genus are proposed to be re-evaluated on the basis of modern knowledge and new approaches to research. A reconstruction of the historical events in the distribution of bullfinches is advanced. Alternative options and additional tools for determining the pathways of distribution, as well as the terms and mechanisms of their formation are discussed.

*Keywords:* taxonomy, phylogeny, zoogeography