

# Географическая изменчивость, система и эволюция серебристых чаек и хохотуний комплекса *Larus argentatus* Pontoppidan, 1753 – *Larus cachinnans* Pallas, 1811, обитающих в России

Л.В.Фирсова

Людмила Вениаминовна Фирсова. Зоологический институт РАН, Университетская набережная, д. 1, Санкт-Петербург, 199034, Россия. E-mail: ljufir@mail.ru

Поступила в редакцию 6 марта 2013

Моим учителям К.А.Юдину, Б.К.Штегману и Е.В.Козловой-Пушкарёвой

На большом коллекционном материале – 192 экземпляра – исследована географическая изменчивость размерных и окрасочных признаков у взрослых серебристых чаек и хохотуний комплекса *Larus argentatus* Pontoppidan, 1753 – *Larus cachinnans* Pallas, 1811, обитающих на севере России от Баренцева моря до Анадыря и на юге – от Чёрного моря до Забайкалья. Используются количественные методы оценки изменчивости на ареалах и выявлены регионы, где происходит смена тенденций изменчивости. На севере такой регион расположен от северного побережья Белого моря до нижнего течения рек Печоры и Оби, где обитает мелкая и тёмная форма. На Таймыре зарегистрирован взрыв изменчивости признаков, что позволяет предполагать гибридное происхождение этой популяции. На территории от Новосибирских островов до Анадыря включительно обитают представители единой популяции. Южные популяции характеризуются большей дифференциацией фенотипических признаков и меньшей их вариабельностью по сравнению с северными. В России, в пределах комплекса *L. argentatus* – *L. cachinnans*, обитает 5 видов: *Larus argentatus* Pontoppidan, 1763, *L. heuglini* Bree, 1876 (*L. h. heuglini* и *L. h. barabensis*); *L. vegae* Palmen, 1887 (*L. v. vegae*, *L. v. mongolicus*); *L. cachinnans* Pallas, 1811 и *L. armenicus* Buturlin, 1934. Автор приходит к заключению, что теория кольцевых ареалов, в части, касающейся серебристых чаек и хохотуний России, не оправдывается. И северная и южная ветви комплекса *L. argentatus* – *L. cachinnans* представляют собой конгломераты разных по происхождению таксонов.

## Введение

Узловой проблемой систематики крупных белоголовых чаек подрода *Larus* являются взаимоотношения таксонов внутри комплекса *Larus argentatus* – *Larus cachinnans*. Трудности работы систематика с этой группой объясняются не только субъективными, но и главным образом объективными причинами. Группа эта относительно молодая и фенотипически мало дифференцированная, а признаки, с которыми прежде всего работает систематик, – размеры и окраска – мало дискретны. Особенно это касается окраски мантии – одного из основных окрасочных признаков, на котором основана диагностика в этой группе чаек. Дополнительная трудность заключается в том, что серый цвет мантии

у взрослых птиц обладает иррадирующими свойствами, т.е. сильно зависит от освещения объекта, его положения в пространстве по отношению к наблюдателю и позы птицы. Отсюда трудности распознавания близких таксонов в природе и необходимость работать в основном с коллекционным материалом.

При работе с коллекциями становится очевидным, что определение различий в окраске мантии «на глаз» и описание их в терминах «светлее – темнее» или даже с помощью окрасочных таблиц (Бондарцев 1954; Stegmann 1934; Voos 1959; Goethe 1961) становится недостаточным. Особенно, если речь идёт о близких таксонах на тех территориях, где нельзя исключить возможность гибридизации. Требуются количественные оценки на основе инструментальных методов измерений. Это давно поняли и на практике осуществили некоторые исследователи (Barth 1966, 1967, 1975) на доступном им материале из западноевропейских музеев. Сборы с огромной территории бывшего Советского Союза в этом плане до сих пор не обрабатывались.

Изучение изменчивости морфологических признаков – основной этап в любом систематическом исследовании. Без него затруднена диагностика соседних таксонов и невозможно судить о степени их дифференциации, родственных связях, пространственных и экологических взаимоотношениях. Это необходимо для понимания сложных проблем систематики в изучаемой группе птиц. Вопросами изменчивости размерных и окрасочных характеристик у взрослых крупных белоголовых Балтики и Атлантического бассейна во второй половине прошлого столетия много занимались западноевропейские (Voos 1959; Goethe 1961; Barth 1966, 1967, 1968, 1975; Isenmann 1973; Kurchert 1979; Coulson *et al.* 1982; Snell 1991) и некоторые отечественные авторы (Merauskas *et al.* 1991; Панов, Монзиков 1999). Подобного рода исследования в бассейне Тихого океана гораздо менее многочисленны и касаются исключительно американского побережья (Bell 1966; Jehl 1987; Good *et al.* 2000).

Упомянутые работы европейских исследователей выполнены преимущественно на коллекционном материале. Однако в последнее время появились и работы, выполненные прижизненными методами с применением массового отлова птиц на колониях (Пыжьянов, Тупицын 1992; Neubauer *et al.* 2001). Американские учёные проводили в основном полевые исследования, поэтому вопросов изменчивости фенотипических показателей касались лишь косвенно, поскольку они имели отношение к проблеме гибридизации и гибридных зон.

В данном исследовании оценка количественными методами изменчивости некоторых размерных и окрасочных признаков у взрослых птиц комплекса серебристых чаек и хохотуний на всей территории России вполне оригинальна. Настоящее исследование задумано как

попытка на основании изучения изменчивости фенотипических признаков проанализировать состоятельность на данный момент концепции круговых ареалов в группе крупных белоголовых чаек комплекса *Larus argentatus* – *Larus cachinnans*.

### Материал и методики

Материалом для настоящей работы послужили богатые, а по некоторым районам уникальные коллекции Зоологического института РАН в Санкт-Петербурге и Зоологического музея МГУ в Москве, а также собственные сборы автора в течение полевых работ на протяжении 1970-1990-х годов. Всего было промерено 192 экземпляра взрослых особей серебристых чаек и хохотуний. Из них 102 самца и 90 самок. При этом с каждой особи снималось более 20 признаков. Материалы по другим видам крупных чаек (*L. schistisagus*, *L. glaucescens*, *L. fuscus*) в данную публикацию не вошли. С ними можно ознакомиться в предшествующей публикации автора (Фирсова 2011).

Материал, использованный для изучения изменчивости, тщательно отбирался. Пригодными считались лишь экземпляры, добытые там, где они, несомненно, гнездились. Для взрослых птиц, признаком, подтверждающим факт гнездования в районе добычи, считалось наличие у них наседных пятен, хорошо заметных на шкурке, или хотя бы признаков начала их развития, либо, напротив, признаков зарастания их пуховидным пером.

Для изучения изменчивости у взрослых птиц методом компонентного анализа взято 24 нумерических признака (табл. 1), из них 13 размерных и 11 – окрасочных. Звёздочками отмечены признаки, использованные впервые. Окраска мантии измерялась в трёх точках у каждой особи с помощью рефлексометра, сделанного в мастерских ЗИН по принципу, описанному в литературе (Barth 1966). В качестве признака окраски мантии (*Au*) принималось среднее из этих значений. Первостепенные перья обозначаются римскими цифрами, начиная с самого длинного. Рисунок на концах этих перьев оценивался, как указано в первоисточнике (Goethe 1961), но с добавлением балльной оценки (табл. 1).

Ареалы, представленные на рисунке 10, оригинальны и построены в соответствии с имевшимися в распоряжении автора коллекционными материалами по точкам добычи гнездившихся в данном районе птиц.

Номенклатура и объём таксонов в разделах, не касающихся непосредственно таксономии и систематики, приняты по Юдину и Фирсовой (2002). В других случаях, потребовавших изменений, сделаны поясняющие оговорки. Русские названия видов также приняты по Юдину и Фирсовой (2002).

Первоначально данная публикация была задумана как сводка по серебристым чайкам и хохотуньям, обитающим в пределах Советского Союза. Поэтому в ней использованы материалы именно по территории СССР, гораздо более обширной, чем современная Россия.

### Результаты и их обсуждение

#### *I. Изменчивость фенотипических признаков*

Исходные материалы по изменчивости признаков у взрослых птиц анализировались двумя способами. Вначале методом главных компонент у самцов и самок проанализирована вся совокупность из 24 признаков у птиц, обитающих в различных районах ареала. Затем из этих

Таблица 1. Признаки и способы их измерения у взрослых птиц  
(\* – признаки, использованные впервые)

Обозначение признака	Описание признака	Способ измерения или оценки признака
I-VI	Длина соответствующего первостепенного махового пера	От конца пера до кистевого сгиба крыла (мм, линейка)
VM	Ширина крыла	От кистевого сгиба крыла до конца первого второстепенного пера (то же)
AL	Длина крылышка	От кистевого сгиба крыла до конца самого длинного пера (то же)
FR	Длина клюва от оперения лба до вершины	Мм, штангенциркуль
NOS	Длина клюва от переднего края ноздри до вершины	То же
HE	Высота клюва в области подбородочного угла	То же
PLU	Длина плюсны	От сочленения с голенью до основания среднего пальца (то же)
TAIL	Длина центральных рулевых	Мм, линейка
WID*	Ширина II-го на уровне серого поля на внутреннем опахале	То же
LONG*	Максимальная длина темного поля на наружном опахале II-го (рис. 1)	То же
LON*	То же на внутреннем опахале	То же
LO*	Минимальная длина темного поля на внутреннем опахале II-го	То же
AV	Среднее значение окраски мантии	Рефлексометр (% отражения света; Barth 1968)
INN*	Сравнение окраски внутреннего опахала I-го и мантии (Stegmann 1934)	Баллы
IP*	Окраска вершины I-го по: Goethe 1961	То же
IIP*	То же на II-м	То же
OP*	Чёткость границы между белой и серой окраской в базальной части I-го (Stegmann 1934)	То же
OII*	То же на II-м	То же
PM	Число первостепенных с чёрным рисунком	

24 признаков выбраны с помощью того же метода 5 основных признаков, в максимальной степени влияющих на ординацию самих объектов исследования – чаек. Далее только у самцов анализировалось поведение каждого из этих 5 признаков на ареале отдельно в северной его части от Баренцева моря до Анадыря и в южной – от Чёрного моря до Байкала.

1. Результаты анализа изменчивости признаков **методом главных компонент** сводятся к следующему (Фирсова, Коросов 2004). Ординация совокупностей объектов, полученная по индивидуальным значениям признаков, у самцов и самок дает сходную картину (рис. 1, 2). Более мелкие и тёмные особи из Армении, бассейнов Печоры и низовьев Оби, птицы с Барабинских озёр, расположенных в Новосибирской области, образуют группу, отделяющуюся в пространстве осей координат от всех остальных форм, обитающих как на севере, так на юге

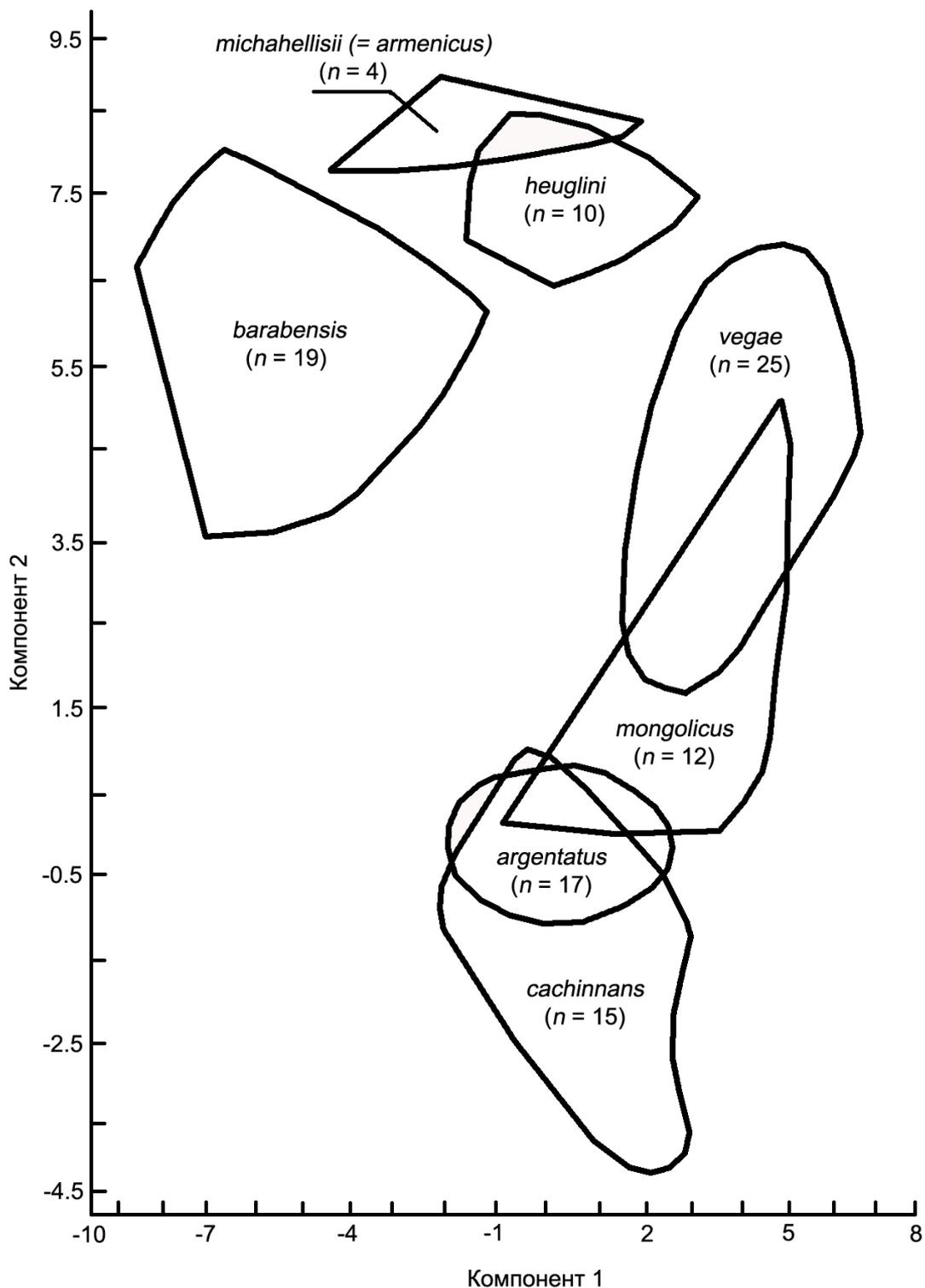


Рис. 1. Схема ординации взрослых самцов комплекса *Larus argentatus* – *Larus cachinnans* по индивидуальным значениям признаков.

ареала. В пределах второй группы, включающей более крупных и светлых представителей комплекса, области, характеризующие изменчивость различных форм, настолько перекрываются, что выделение отдельных кластеров не просматривается. С некоторой натяжкой можно говорить лишь о несколько большей близости чаек, обитающих в северо-восточных районах ареала и особей с озёр северной Монголии

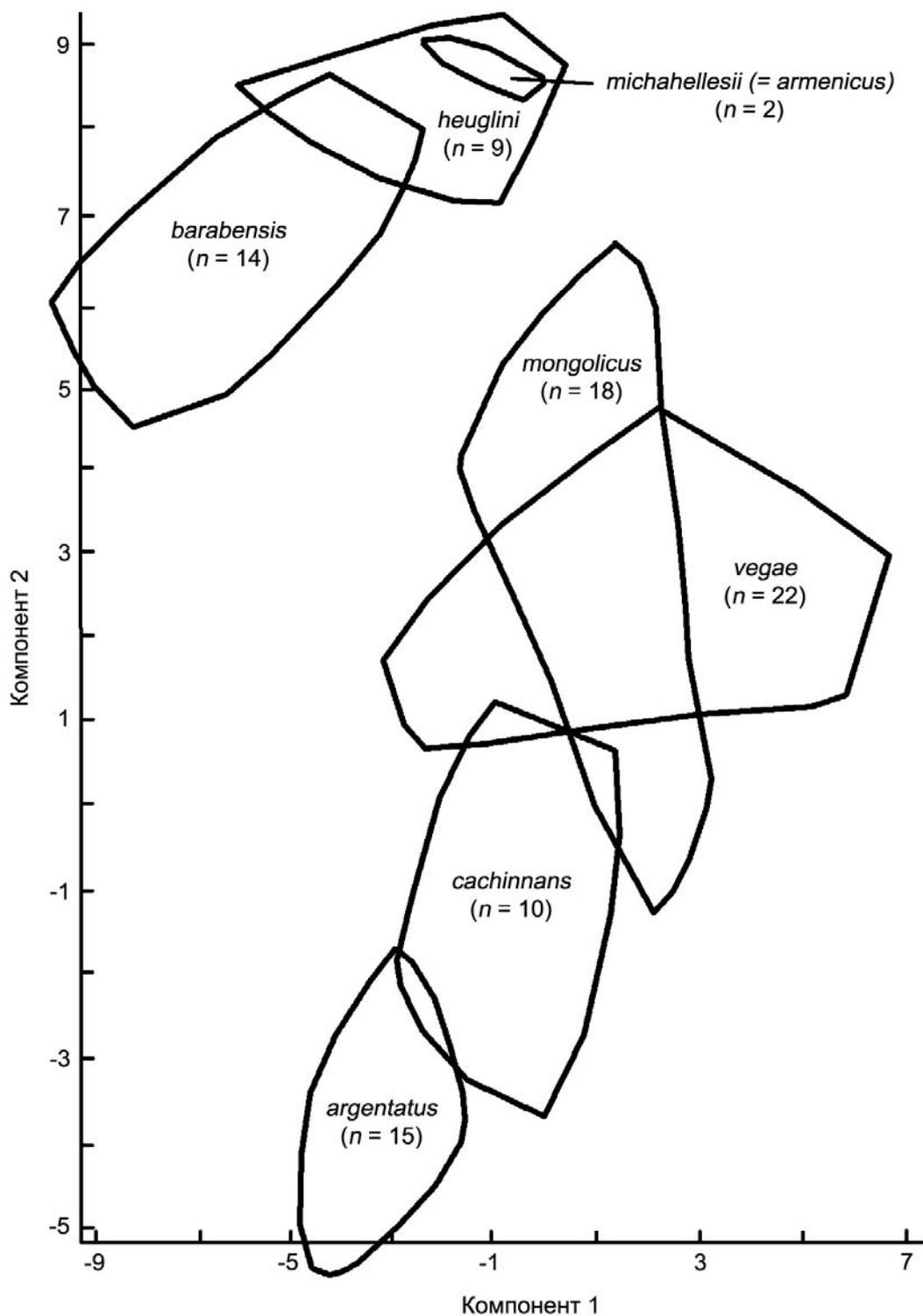


Рис. 2. Схема ординации взрослых самок комплекса *Larus argentatus* – *Larus cachinnans* по индивидуальным значениям признаков.

и Байкала. Их области, характеризующие изменчивость признаков, перекрываются больше, чем со всеми остальными формами (рис. 1, 2). На этот момент стоит обратить внимание. Ещё Б.К.Штегман (Stegmann 1934) заметил, что эти две формы сходны по рисунку на маховых и рулевых перьях у птиц в промежуточных нарядах. Данное исследование подтверждает, таким образом, частное замечание указанного автора.

Вывод, касающийся лишь одного признака у особей в промежуточных нарядах, в какой-то мере подтверждается на большом наборе признаков у взрослых птиц.

Вообще же результат, полученный методом главных компонент, в той его части, что касается ординации самих объектов исследования, приходится признать весьма скромным: отличия тёмномантийных и мелких форм видны на глаз и были отмечены ещё при первоописании этих форм. Таким образом, с помощью сложных и трудоёмких расчётов удалось лишь подтвердить то, что и без них видно и было давно известно. Но с другой стороны, если бы эта работа не была проделана в своё время авторами (Фирсова, Коросов 2004), сомнений в убедительности дальнейших результатов и выводов трудно было бы избежать. По крайней мере самим авторам. Так что «ничто не проходит бесследно»...

Несмотря на скромность общего результата, исследование имело ещё один побочный, но важный для дальнейшей работы результат. Анализ влияния самих признаков на ординацию объектов и выделение из их общей массы основных признаков, в максимальной степени влияющих на ординацию объектов, позволило на следующем этапе работы оперировать гораздо меньшим числом признаков. Что, естественно, снизило трудоёмкость дальнейших расчётов при анализе и не повлияло на конечный результат. Поскольку в цитированной выше публикации удалось показать, что поведение основных признаков, выбранных для дальнейшего анализа, и прочих из общего числа исследованных, оказалось положительно скоррелированным.

2. Изменчивость средних значений признаков у самцов на **севере** ареала. Данные таблицы 2 показывают, что какой-либо общей тенденции изменчивости признаков не просматривается. Чтобы оценить выявленные различия по средним показателям признаков, была посчитана вероятность принадлежности территориально различных серий к общим или различным совокупностям, используя коэффициент Стьюдента (Ивантер, Коросов 1992). Результаты приведены в рисунках 3-7. Незначимые различия признаков (пунктирные линии) у сравниваемых пар выборок означают, что в данных сериях, на имеющемся в распоряжении автора материале, нельзя исключить случайности различий и как следствие – принадлежности серий к общей генеральной совокупности. Если же различия оказывались статистически значимыми (сплошные линии), то они считались не случайными, а сами серии принадлежащими к разным генеральным совокупностям.

Рисунок 3 показывает, что все соседние выборки от Новосибирских островов до Анадыря включительно на нашем материале по всем признакам значимо не различаются, поэтому их можно рассматривать как единую популяцию, как на рисунке 4. На нём видно, что таймырские чайки статистически значимо отличаются как от расположенной

Таблица 2. Размеры (мм) взрослых самцов серебристых чаек и хохотуний из разных частей ареала (среднее  $\pm$  среднеквадратичная ошибка, lim, стандартное отклонение, его квадрата)

География выборок	W	Long	He	Plu	Av
<b><i>Larus argentatus</i></b>					
Баренцево море ( $n = 16$ )	436.8 $\pm$ 2.58	187.2 $\pm$ 6.65	19.6 $\pm$ 0.23	70.0 $\pm$ 0.64	4.15 $\pm$ 0.02
	422-452	130-225	18-20	65.7-73.5	4.1-4.3
	10.31; 106.2	26.58; 706.4	0.93; 0.86	2.58; 6.6	0.07; 0.0049
Кольский п-ов, Печора, Обь, Гыданский полуостров ( $n = 11$ )	446.6 $\pm$ 3.04	235.0 $\pm$ 2.52	18.97 $\pm$ 0.2	70.48 $\pm$ 0.58	3.61 $\pm$ 0.04
	424-463	225-250	18.0-19.9	67.3-73.2	3.3-3.7
	10.08; 101.65	8.37; 70.0	0.63; 0.40	1.93; 3.71	0.12; 0.0144
Таймыр ( $n = 25$ )	456.0 $\pm$ 4.76	217.5 $\pm$ 2.85	19.4 $\pm$ 0.03	70.26 $\pm$ 0.69	3.94 $\pm$ 0.03
	415-556	185-250	16.8-24.0	56.7-74.4	3.6-4.1
	23.79; 565.9	14.29; 203.0	1.51; 2.2	3.4; 11.83	0.14; 0.019
Новосибирские острова ( $n = 9$ )	448.0 $\pm$ 5.25	216.7 $\pm$ 6.29	19.36 $\pm$ 0.4	68.97 $\pm$ 1.38	4.09 $\pm$ 0.02
	422-471	190-250	17.0-20.7	62.7-75.5	4.0-4.2
	15.74; 247.7	18.87; 356.0	1.19; 1.4	4.13; 17.07	0.06; 0.0036
Таймыр и Новосибирские острова ( $n = 34$ )	454 $\pm$ 3.87	221.8 $\pm$ 2.68	19.4 $\pm$ 0.24	69.9 $\pm$ 0.62	4.0 $\pm$ 0.02
	415-456	185-250	16.8-24.0	56.6-75.5	3.6-4.2
	22.02; 484.76	15.61; 243.76	1.42; 2.01	3.61; 13.05	0.14; 0.02
Якутия ( $n = 4$ )	454 $\pm$ 4.95	220 $\pm$ 4.08	22.23 $\pm$ 2.05	72.1 $\pm$ 1.17	4.08 $\pm$ 0.05
	445-468	210-230	19.5-28.2	68.7-73.9	4.0-4.2
	9.9; 98.0	8.16; 66.5	4.1; 16.8	2.34; 5.47	0.1; 0.01
Чукотка ( $n = 14$ )	448.6 $\pm$ 2.51	209.6 $\pm$ 4.46	20.03 $\pm$ 0.34	69.25 $\pm$ 0.6	3.99 $\pm$ 0.02
	424-463	170-230	18.6-23.2	66.2-72.4	3.9-4.1
	9.39; 88.17	16.69; 278.5	1.27; 1.61	2.24; 5.0	0.07; 0.0049
Якутия и Чукотка ( $n = 18$ )	449.8 $\pm$ 2.23	211.9 $\pm$ 3.69	20.5 $\pm$ 0.53	69.9 $\pm$ 0.59	4.0 $\pm$ 0.02
	424-468	170-230	18.6-28.2	66.2-73.9	3.9-4.2
	9.48; 89.91	15.64; 244.53	2.26; 5.09	2.51; 6.28	0.08; 0.01
Анадырь ( $n = 11$ )	449.0 $\pm$ 4.18	211.4 $\pm$ 5.88	20.2 $\pm$ 0.44	70.52 $\pm$ 0.98	3.83 $\pm$ 0.08
	415-466	175-240	18.2-22.0	65.0-76.4	3.1-4.0
	13.86; 192.0	19.51; 380.6	1.46; 2.13	3.25; 10.5	0.25; 0.006
Чукотка и Анадырь ( $n = 25$ )	448.8 $\pm$ 2.26	210.4 $\pm$ 3.52	20.10 $\pm$ 0.27	69.81 $\pm$ 0.55	3.92 $\pm$ 0.04
	415-466	170-240	18.2-23.2	65.0-76.04	3.1-4.1
	11.31; 127.83	17.61; 310.25	1.33; 1.78	2.75; 7.54	0.19; 0.04
Якутия, Чукотка и Анадырь ( $n = 29$ )	449.4 $\pm$ 1.9	210.2 $\pm$ 3.06	20.45 $\pm$ 0.36	70.22 $\pm$ 0.51	3.94 $\pm$ 0.03
	415-468	170-230	18.2-28.2	65.0-76.4	3.1-4.2
	10.92; 119.2	16.75; 280.5	1.96; 3.8	2.82; 7.91	0.019; 0.04
Новосибирские острова, Якутия до Анадыря и Корьякии вкл. ( $n = 36$ )	449.1 $\pm$ 2.08	211.8 $\pm$ 2.83	20.2 $\pm$ 0.31	69.9 $\pm$ 0.53	4.0 $\pm$ 0.03
	415-471	170-250	17.0-28.2	62.-76.4	3.1-4.2
	12.5; 155.6	16.8; 287.3	1.87; 3.51	3.16; 9.99	0.18; 0.03
Сибирь от Таймыра и Новосибирских островов до Анадыря ( $n = 63$ )	452.2 $\pm$ 2.32	216.6 $\pm$ 2.15	19.86 $\pm$ 0.23	70.05 $\pm$ 0.42	3.96 $\pm$ 0.02
	415-456	170-250	16.8-28.2	56.7-76.4	3.1-4.2
	18.4; 329.2	16.83; 283.1	1.76; 3.10	3.25; 10.58	0.17; 0.04
<b><i>Larus cachinnans</i></b>					
От Чёрного моря до побережья Каспийского моря ( $n = 14$ )	445.3 $\pm$ 3.79	207.5 $\pm$ 7.43	19.06 $\pm$ 0.22	70.93 $\pm$ 1.09	4.11 $\pm$ 0.02
	411-470	170-250	17.0-21.0	61.4-76.6	4.0-4.2
	14.19; 201.3	27.79; 772.3	0.83; 0.69	4.09; 16.7	0.07; 0.0049
Озеро Севан ( $n = 4$ )	433.3 $\pm$ 6.45	241.3 $\pm$ 5.15	18.2 $\pm$ 0.33	66.35 $\pm$ 0.95	4.0 $\pm$ 0.06
	420-449	230-255	17.3-18.8	64.2-68.7	3.8-4.1
	12.89; 106.5	10.31; 106.2	0.65; 0.71	1.85; 3.42	0.13; 0.016

Продолжение таблицы 2

География выборок	II	Long	He	Plu	Av
Средняя Азия и Казахстан (n = 7)	446.7±6.63 410-464 17.57; 308.5	182.1±6.8 165-215 17.9; 323.8	18.56±0.4 17.0-19.8 1.08; 1.01	72.06±1.08 68.2-76.3 2.87; 8.26	4.17±0.02 4.1-4.3 0.08; 0.01
Новосибирская область, озеро Индёр (n = 29)	421.5±2.2 392-443 11.84; 140.18	208.2±6.68 90-248 35.98; 1294.5	17.88±0.26 16.0-24.0 1.39; 1.93	68.41±0.52 64.4-75.0 2.79; 7.78	3.87±0.01 3.7-4.1 0.08; 0.0064
Средняя Азия, Казахстан и Новосибирская область (n = 36)	426±2.72 392-464 16.35; 267.28	203.1±5.78 90-248 34.65; 1200.7	18.0±0.23 16.0-24.0 1.35; 1.82	69.1±0.52 64.4-76.3 3.13; 9.78	3.9±0.02 3.7-4.3 0.14; 0.02
Байкал, Забайкалье и северо-западная Монголия (n = 16)	449.2±2.79 431-463 11.18; 139.2	210.75±9.65 105-260 38.6; 1489	19.27±0.43 17.0-24.0 1.74; 3.02	68.97±0.68 62.5-72.3 2.71; 7.3	4.04±0.03 3.9-4.2 0.1; 0.01

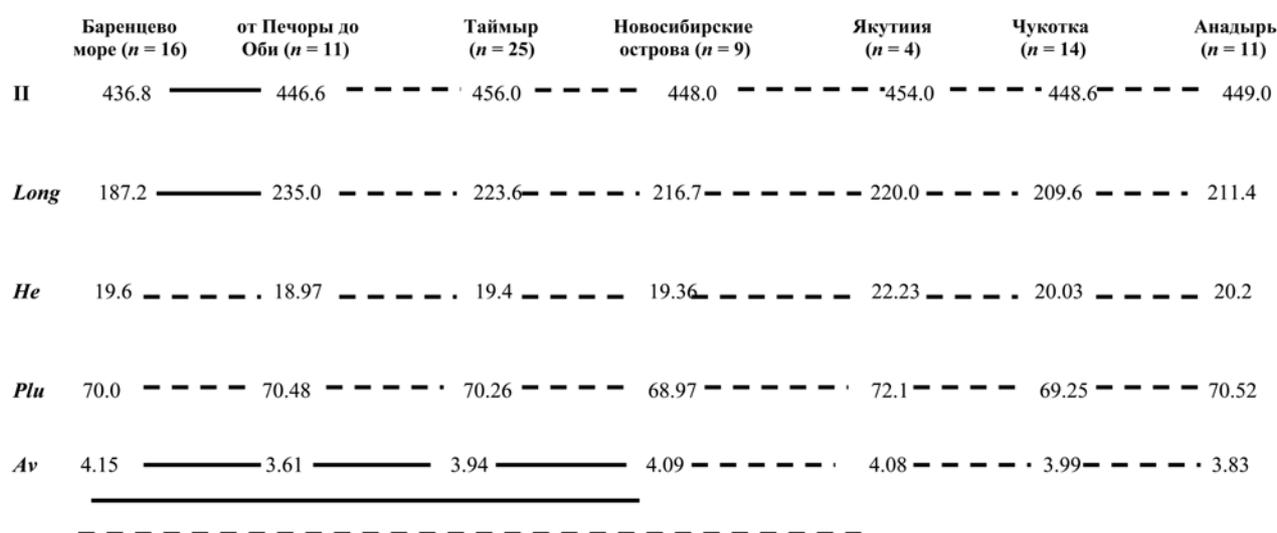


Рис. 3. Изменчивость средних значений признаков (мм, для *Av* – показания рефлексометра) и достоверность их различий в северной части ареала у взрослых самцов комплекса *Larus argentatus* – *L. cachinnans*.

По вертикали признаки: *II* – длина второго первостепенного махового; *Long* – длина тёмного поля на наружном опахале II-го; *He* – высота клюва в области подбородочного угла на нижней челюсти; *Plu* – длина цевки; *Av* – окраска мантии.

По горизонтали – география исследуемых выборок. Сплошными линиями обозначены достоверные различия средних, пунктирными – не достоверные

восточнее новосибирско-анадырской популяции (по признакам *Long*, *He*), так и от западного соседа – обско-печорских особей (по признакам *Long*, *He*, *Av*). Далее указанные рисунки демонстрируют, что обско-печорская популяция, в свою очередь, хорошо отличается от своего западного соседа – баренцевоморских птиц. В этой паре также достоверно различимы средние значения трёх признаков из пяти (*II*, *Long*, *Av*). Таким образом, обско-печорские птицы достоверно отличаются (по 3 признакам из 5) как от своих восточных, так и от западных соседей. По критерию Стьюдента выборки баренцевоморских птиц значимо отличаются (по тем же 3 признакам *II*, *Long*, *Av*) не только от своего бли-

жайшего восточного соседа – печорско-обских особей, но и от всех прочих исследованных выборок из птиц, обитающих восточнее. Эти последние связи на рисунке 3 не указаны. Некоторое исключение составляют лишь якутские птицы. Они по окраске мантии мало отличаются от баренцевоморских. Скорее всего, это связано с малой выборкой из Якутии. Об этом косвенно свидетельствует то, что соседняя выборка с Новосибирских островов тоже небольшая и всего в 2 раза превосходит якутскую по числу особей (по средним показателям окраски мантии они очень близки), но новосибирские птицы уже статистически значимо отличаются от баренцевоморских (рис. 3).

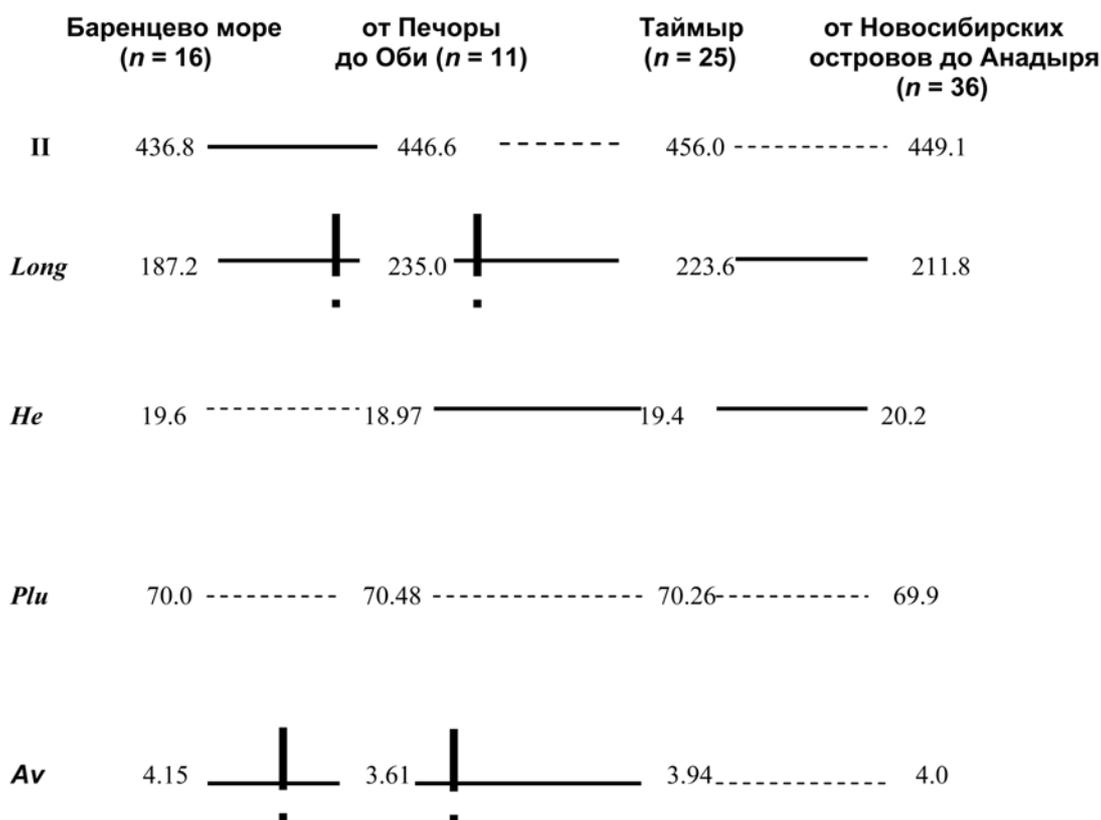


Рис. 4. Изменчивость средних значений признаков и достоверность их различий в реально различающихся популяциях северной части ареала у взрослых самцов комплекса *Larus argentatus* – *L. cachinnans*. Обозначения как на рис. 3. Вертикальными линиями с точками обозначены зоны скачкообразного изменения направлений изменчивости признаков.

Таким образом, на северном участке ареала от Баренцева моря до Анадыря выделяются четыре географических района, в которых обитают чайки, в среднем достоверно отличающиеся от птиц хотя бы одного из соседних районов по 2-3 признакам: Баренцево море, Печорско-Обский, Таймырский и обширный район от Новосибирских островов до Анадыря включительно (рис. 4).

Рассмотрим подробнее, как ведут себя исследуемые признаки при сравнении их средних значений в выделенных нами географических

районах (рис. 4). По длине второго первостепенного махового (признак II) наблюдается его резкое увеличение у птиц, обитающих в бассейнах Печоры и Оби по сравнению с чайками Баренцева моря. Далее на востоке от Оби, начиная с Таймыра, различия по средним значениям этого признака статистически незначимы, хотя соответствующие серии достаточно велики. Следовательно, говорить о какой-то определённой тенденции на этих участках ареала не приходится. Окраска второго первостепенного махового (*Long*) резко темнеет у печорско-обских особей по сравнению с баренцевоморскими, а у таймырских птиц она снова светлеет, далее на востоке эта тенденция сохраняется. Различия по средним значениям этого признака на всем ареале достоверны (рис. 4), поэтому здесь мы, несомненно, имеем дело со скачком изменчивости признака в районе Печорско-Обского бассейнов (на рис. 4 это показано вертикальными линиями). Здесь обитают самые тёмные по окраске маховых особи. По высоте клюва в области подбородочного угла нижней челюсти (*He*) можно говорить о несомненной тенденции её увеличения от Печорско-Обского бассейна до Анадыря. По длине цевки (*Plu*) на всем ареале статистически значимых различий не обнаружено.

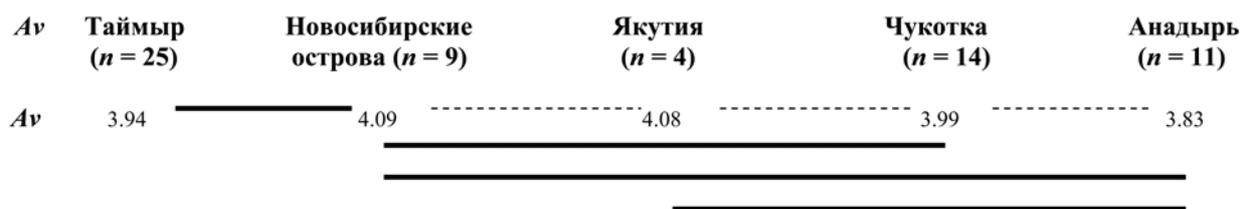


Рис.5. Изменчивость окраски мантии (*Av*) в таймырско-анадырской части ареала у взрослых самцов комплекса *Larus argentatus* – *L. cachinnans*. Обозначения как на рис. 3.

Признак окраски мантии (*Av*), по крайней мере на участке от Баренцева моря до Таймыра включительно, ведёт себя так же, как признак окраски первостепенных маховых (*Long*). На этом участке также происходит скачок изменчивости признака. Чайки, живущие на Баренцевом море, гораздо светлее птиц, обитающих в районах Печорского и Обского бассейнов. Самые тёмные птицы обитают именно здесь. Далее на Таймыре окраска мантии снова светлеет. На участке от Таймыра до Анадыря тенденция изменения неопределённая, хотя по среднему показателю этого признака чайки с Анадыря немного светлее таймырских. При более подробном рассмотрении изменчивости окраски мантии на участке от Таймыра до Анадыря оказывается (рис. 5), что таймырские особи статистически значимо темнее новосибирских. При сравнении не соседних, а более или менее удалённых популяций различия между ними становятся достоверными. Так, новосибирские чайки оказываются достоверно светлее чукотских и тем более анадырских, а якутские – светлее анадырских. Это означает, вероятно, что очень

постепенное и не слишком ярко выраженное потемнение окраски мантии на этом участке всё же существует. При работе с коллекционными материалами эти различия улавливаются даже на глаз. С моей точки зрения, можно, хотя и с некоторой натяжкой, говорить о незначительно более тёмной окраске мантии у анадырских птиц по сравнению с чукотскими.

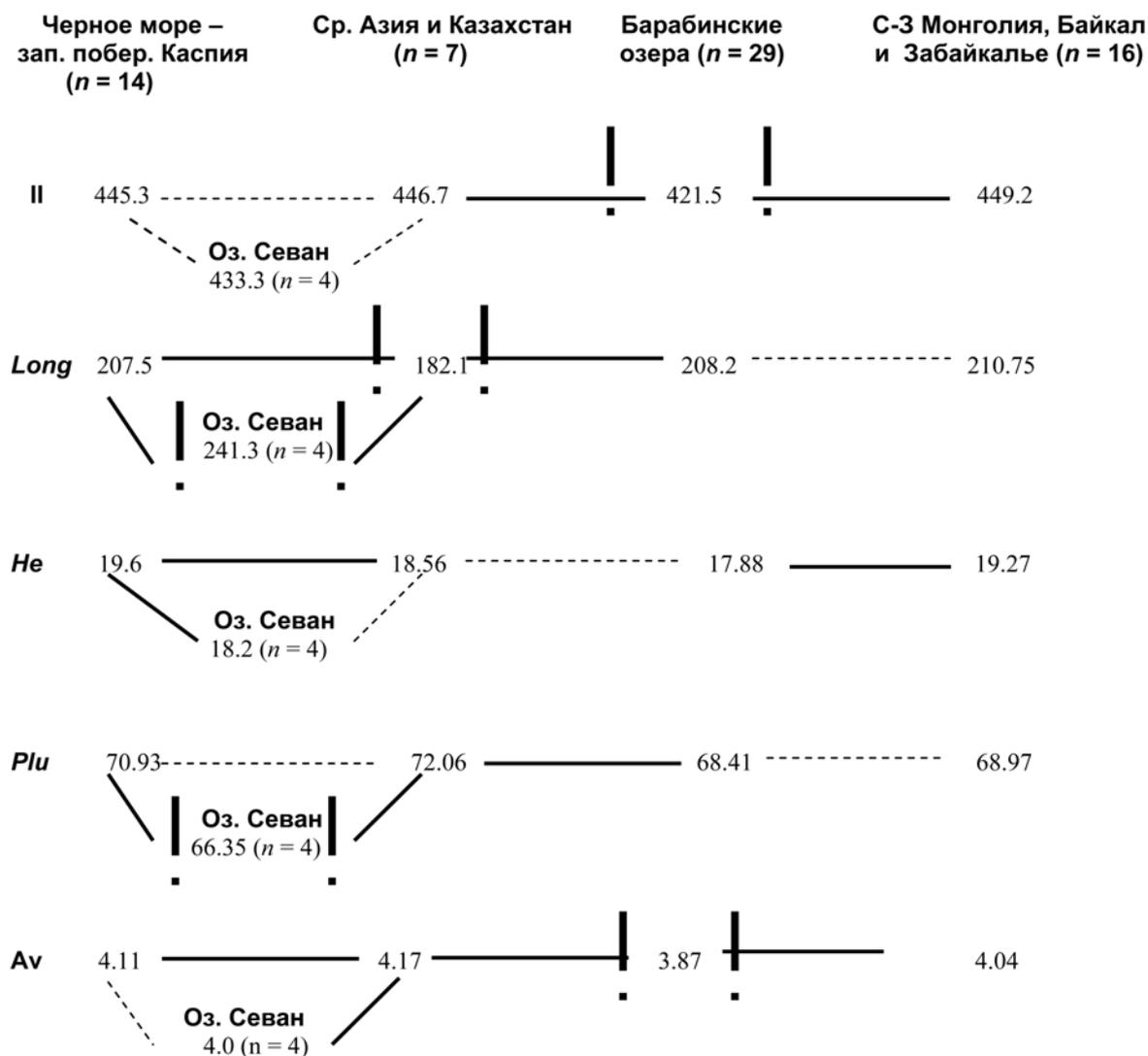


Рис. 6. Изменчивость средних значений признаков в южной части ареала у взрослых самцов комплекса *Larus argentatus* – *L. cachinnans*.

Сплошными линиями обозначены достоверные различия средних значений признаков, пунктирными – недостоверные. Вертикальными линиями с точками обозначены зоны скачкообразного изменения направлений изменчивости признаков.

3. Изменчивость средних значений признаков **на юге** ареала представлена на рисунке 6. Из него видно, что все исследованные популяции по большинству признаков (не менее чем 3 из 5) статистически значимо отличаются от соседей, что не даёт оснований для каких-либо их объединений. Проанализируем поведение отдельных признаков на ареале. По длине крыла (II) первые три популяции (черноморско-

каспийская, казахстанско-среднеазиатская и севанская) на нашем материале достоверно неотличимы. Барабинские особи имеют самое короткое крыло и достоверно отличаются по этому признаку как от обитающих западнее птиц из Средней Азии и Казахстана, так и от восточных соседей, живущих на озёрах Монголии и озере Байкал. Обращая внимание на значения средних в районе Барабинских озёр, видим, что здесь наблюдается скачок направления изменчивости длины крыла. Здесь живут самые короткокрылые чайки.

Признак окраски первостепенных маховых (*Long*) демонстрирует достаточно отчётливую картину изменчивости на ареале. Первые 4 популяции (черноморско-каспийская, казахстанско-среднеазиатская, севанская и барабинская) достоверно отличаются друг от друга. И только барабинские птицы на нашем материале достоверно неотличимы от монгольско-байкальских особей. При этом самыми светлыми по этому признаку оказываются казахстанско-среднеазиатские чайки, а самыми тёмными – севанские экземпляры. И именно в этих районах наблюдаются скачки направления изменчивости окраски первостепенных маховых. По высоте клюва в области подбородочного угла нижней челюсти (*He*) достоверно отличаются черноморско-каспийские птицы (с самыми высокими клювами) от казахстанско-среднеазиатских и севанских, а также барабинские особи от монгольско-байкальских. По длине цевки (*Plu*) самыми коротконогими оказались севанские чайки, что достоверно отличает их от соседей как с запада, так и с востока. В свою очередь, казахстанско-среднеазиатские птицы имеют достоверно более длинные цевки, чем у барабинских чаек, но скачок изменчивости этого признака наблюдается лишь в районе озера Севан. Признак окраски мантии (*Au*) обнаруживает достаточно определённую картину изменчивости на ареале. Здесь все различия между популяциями статистически значимы, за исключением одной пары: черноморско-каспийских и севанских птиц. Самыми тёмными по этому признаку оказались барабинские особи, и в этом районе наблюдается скачок направления изменчивости этого признака.

Рисунок 6 демонстрирует, таким образом, более или менее выраженное своеобразие популяций, обитающих на юге ареала. Скачки тенденций изменчивости признаков на ареале приурочены к районам озера Севан (*Long, Plu*), Средней Азии и Казахстану (*Long, Au*) и Барабинским озерам (*Plu, Au*).

4. Анализ **вариабельности** признаков у северных и южных популяций. Этот показатель, связанный с проблемой гибридизации, характеризует степень варьирования признаков и потому представляет для настоящего исследования немалый интерес. **На севере** ареала, судя по данным таблицы 2 и рисунков 7 и 8, особое внимание обращают на себя Таймырский и Обско-Печорский районы. Средние значения стан-

дартных отклонений признаков в этих районах, по крайней мере по некоторым признакам, в несколько раз выше или ниже, чем на соседних с ними территориях. В меньшей степени это относится к Анадырскому и Баренцевоморскому районам.

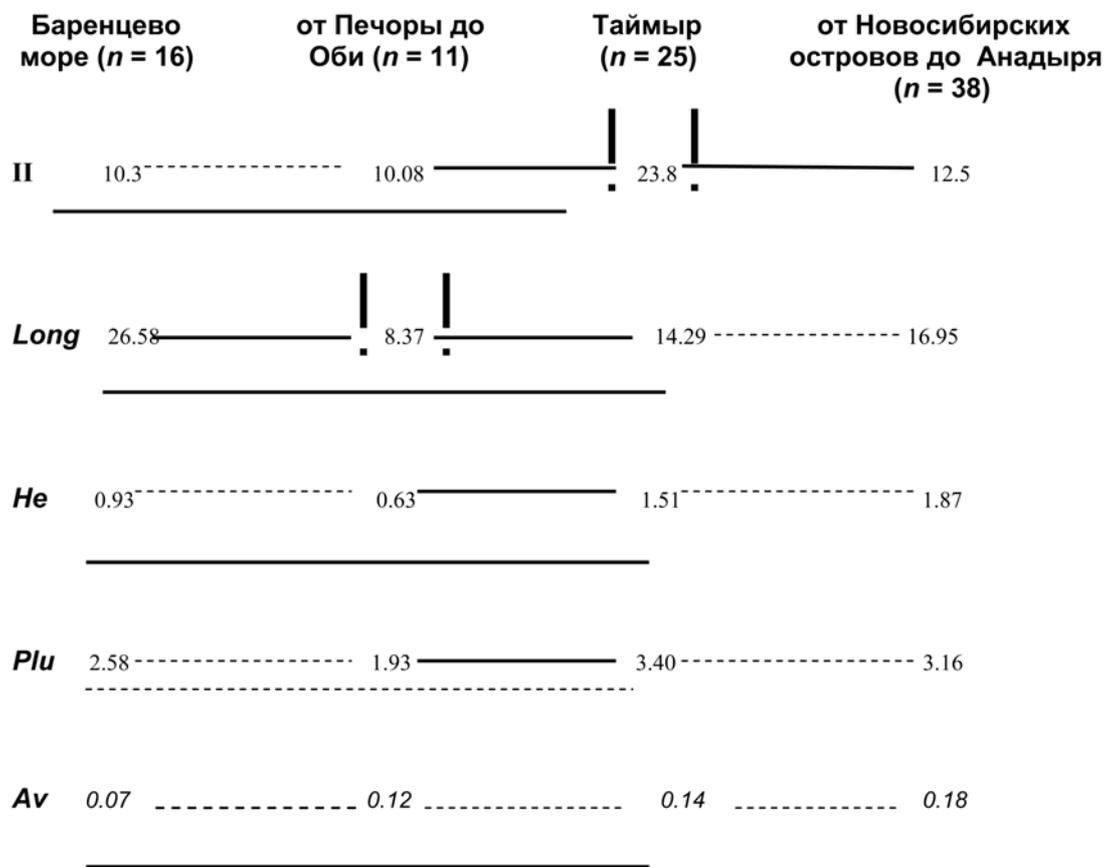


Рис. 7. Вариабельность признаков в сигмах в северной части ареала в реальных популяциях у самцов комплекса *L. argentatus* – *L. cachinnans*. Обозначения как на рис. 6.

Чтобы подробнее проанализировать эти различия были рассчитаны коэффициенты Фишера, характеризующие степень изменчивости признаков, и оценена статистическая значимость различий этих коэффициентов при попарном сравнении выборок по каждому признаку. На рисунке 7 видно, что таймырские чайки действительно достоверно более вариабельны по 4 признакам из 5 (II, Long, He, Plu) по сравнению с западным соседом – обско-печорскими особями. С другой стороны, небольшие средние значения стандартных отклонений по большинству признаков в обско-печорской популяции, по сравнению не только с таймырской, но и (по окраске первостепенных маховых) баренцевоморской, свидетельствует, очевидно, о большей устойчивости фенотипа обско-печорских чаек.

Далее из рисунка 8 видно, что от ближайших своих восточных соседей – птиц с Новосибирских островов и Якутии – таймырские чайки отличаются, соответственно, только по вариабельности окраски мантии

и длины крыла, т.е. только по одному признаку. Это позволяет говорить о том, что по вариабельности признаков таймырские птицы гораздо больше отличаются от западных, чем от восточных соседей (рис. 7 и 8). Степень вариабельности новосибирских и якутских птиц носит значительно более сглаженный характер: новосибирские чайки достоверно вариабельнее якутских только по 2 признакам из 5 (*Long, He*). Анадырские чайки отличаются от своих ближайших соседей – чукотских птиц – по вариабельности только одного признака – окраске мантии.

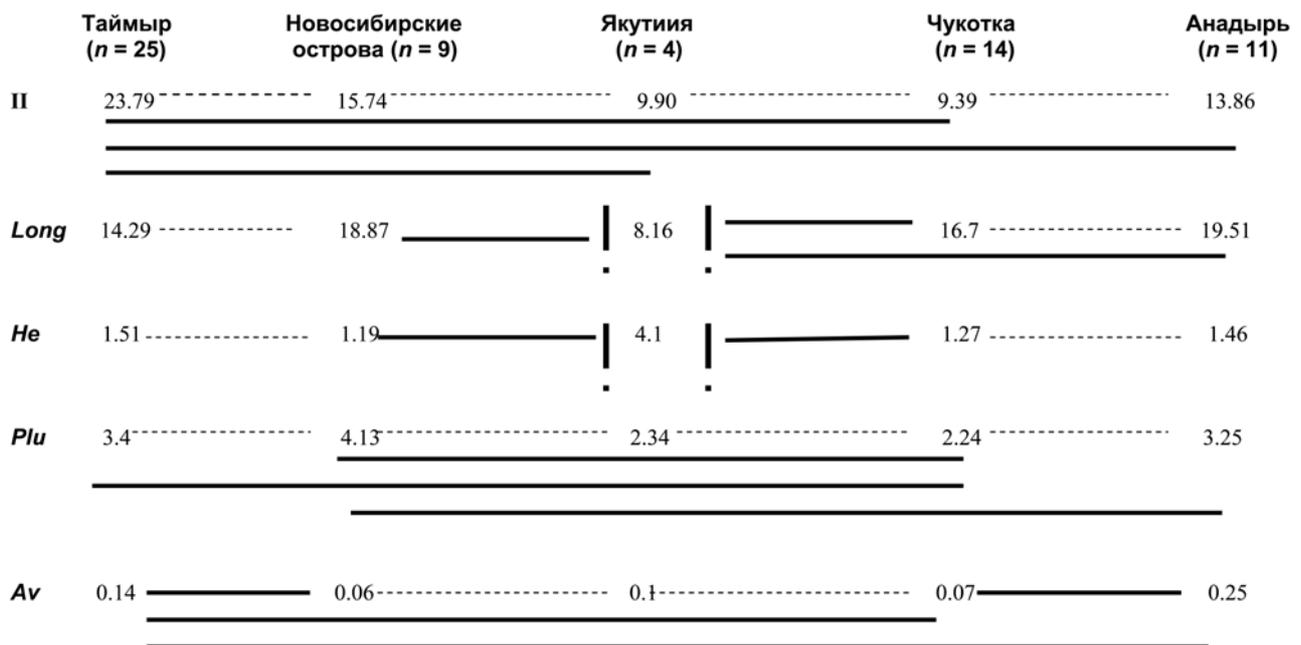


Рис. 8. Вариабельность признаков в сигмах в северо-восточной части ареала у взрослых самцов комплекса *L. argentatus* – *L. cachinnans*.

Обозначения как на рис. 6 и 7. Сплошными линиями обозначены достоверные различия вариабельности, пунктирными – не достоверные. Для соседних популяций отмечены достоверные и недостоверные различия, для более удаленных – только достоверные.

О тенденциях изменения вариабельности признаков на севере ареала можно также судить по рисункам 7 и 8. Рисунок 7 демонстрирует, что скачки вариабельности отдельных признаков приурочены к обско-печорской (окраска первостепенных маховых, признак *Long*) и таймырской (по длине второго первостепенного махового, признак II) популяциям. При этом самую высокую вариабельность – 23.8 – демонстрирует таймырская популяция по длине крыла, а самую низкую – 8.37 по окраске первостепенных – обско-печорская. Эти цифры свидетельствуют, очевидно, о максимальной и минимальной изменчивости указанных признаков в этих популяциях. При более подробном анализе изменчивости в северо-восточной части ареала (рис. 8), скачки вариабельности обнаруживают и другие признаки. Например, окраска второго первостепенного махового пера (*Long*) и высота клюва (*He*) у якутских особей. При этом вариабельность окраски первостепенного

махового у них мінімальна (8.16), а висоти клюва максимальна (4.1) по сравнению с соседними популяциями.

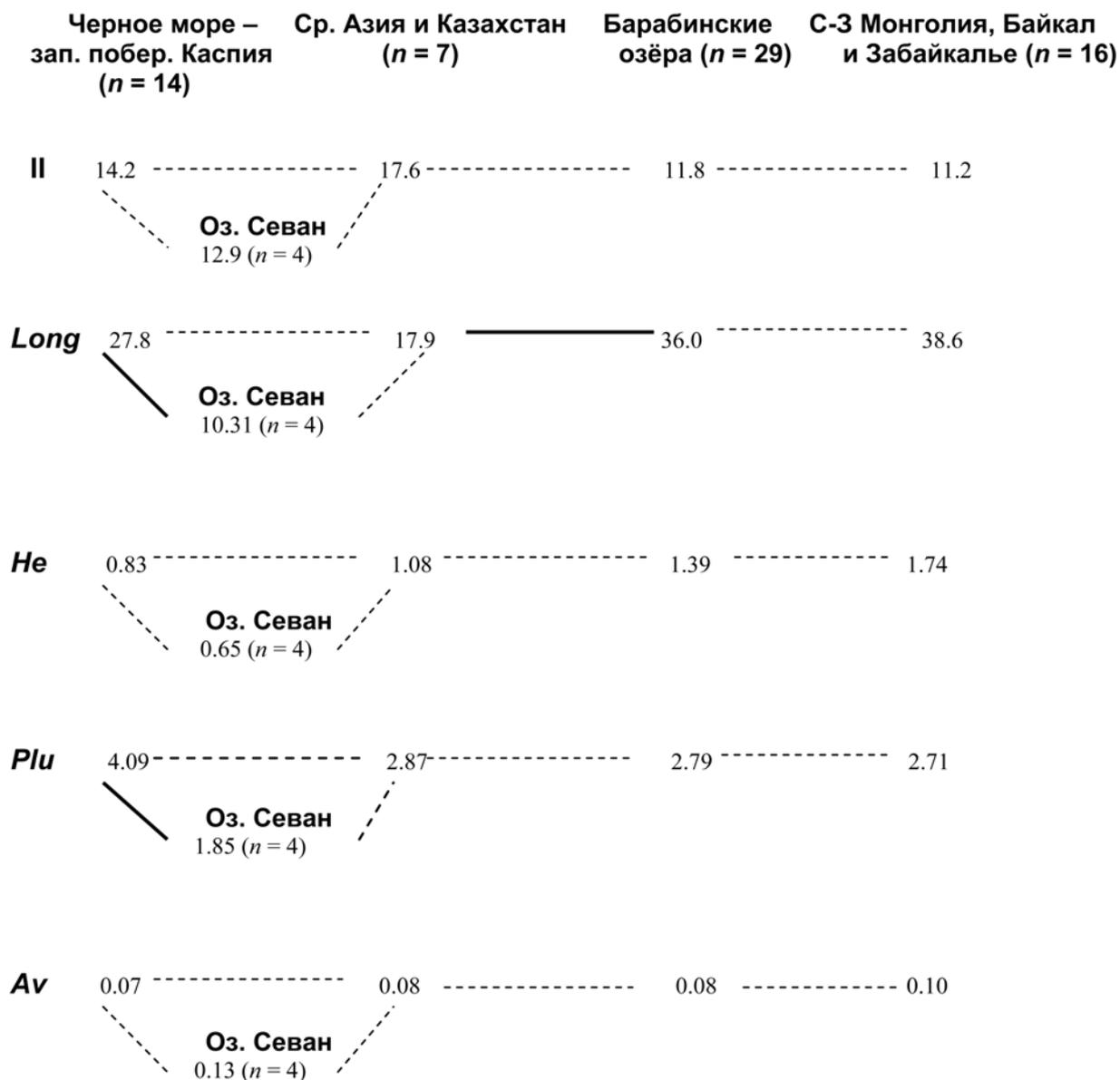


Рис. 9. Вариабельность признаков в сигмах в южной части ареала у взрослых самцов комплекса *Larus argentatus* – *L. cachinnans*. Сплошными линиями обозначены достоверные различия вариабельности признаков, пунктирными – недостоверные.

О причинах этих различий можно высказывать лишь предположения. С одной стороны, экологические различия условий обитания птиц в этих районах не настолько уж сильно отличаются, чтобы ими можно было объяснить все обнаруженные различия вариабельности большинства признаков у таких пластичных птиц, как крупные чайки. Поэтому напрашивается объяснение, что это – влияние на вариабельность гибридизации и совместного обитания здесь родительских форм и гибридов. В случае Таймыра это тем более вероятно, что литературные

сведения и коллекционные материалы подтверждают обитание в этом районе различающихся по окраске мантии особей серебристых чаек и других крупных чаек, например бургомистра *Larus hyperboreus* (Кречмар 1966; коллекционные сборы Л.А.Портенко, ЗИН; Портенко 1939). Большая изменчивость окраски подотеки, радужной оболочки глаз и в меньшей степени – окраски мантии отмечена и в совсем недавних экологических работах на севере Таймыра (Dijk *et al.* 2011).

Причины небольшого, но достоверного потемнения мантии у анадырских птиц не совсем ясны. В других случаях, например, в случае повышенной вариабельности высоты клюва у якутских птиц, нельзя сбрасывать со счетов возможное влияние суровых климатических условий на кормодобывание чаек. Однако детальная разработка указанных вопросов требует дополнительных специальных исследований в этих труднодоступных районах.

Вариабельность признаков **на юге** ареала, как показывает рисунок 9, в отличие от его северной части, слабо выражена. По большинству признаков (*II*, *He*, *Av*) эти различия на нашем материале вообще не обнаружены. По окраске первостепенных маховых (*Long*) они обнаружены лишь между черноморско-каспийской и севанской популяциями, с одной стороны, и среднеазиатско-казахстанской и барабинской – с другой. По длине цевки (*Plu*) достоверно различающимися популяциями оказались лишь черноморско-каспийская и севанская. Таким образом, можно говорить о неопределённой тенденции изменения вариабельности на большой территории от Средней Азии и Казахстана до Барабинских озёр включительно. Птицы с территории от Монгольского Алтая до Забайкалья на нашем материале различий по вариабельности, по сравнению с барабинскими чайками, не обнаруживают.

В общем данные по вариабельности указывают на более стабильный характер фенотипов у южных популяций по сравнению с северными. Возможно, связано это с развитием южных популяций в более стабильных экологических условиях при отсутствии влияния неоднократных оледенений.

Полученные результаты по изучению фенотипической изменчивости у северных и южных популяций чаек комплекса *L. argentatus* – *L. cachinnans* позволяют сделать следующие выводы:

А. На севере ареала на территории между Белым морем, реками Печорой и Обью обитает популяция, хорошо отличающаяся как от западных баренцевоморских, так и от восточных – таймырских соседей. Она характеризуется также наименьшей вариабельностью признаков.

Б. На территории от Новосибирских островов до Анадыря включительно обитают представители единой популяции.

В. Таймырская популяция хорошо отличается от обско-печорской и в меньшей степени – от новосибирско-анадырской. Она характеризуется

также взрывом изменчивости подавляющего большинства исследованных признаков, что даёт основание предполагать её гибридное происхождение.

Г. В южной части ареала степень обособленности популяций от ближайших соседей приблизительно одинакова и составляет 3-4 достоверно отличающихся признака из 5. При этом наиболее дифференцированными оказались севанские чайки – самые темнокрылые и коротконогие, а также барабинские птицы – самые короткокрылые и темномантийные.

## II. Система и родственные отношения серебристых чаек и хохотуний комплекса *L. argentatus* – *L. cachinnans*

1. В настоящее время не вполне установлен не только объём группы серебристых чаек, но и взгляды на историю возникновения и родственные отношения внутри неё. В литературе эта группа неоднократно приводилась как пример кольцевого ареала, иллюстрирующего географическое видообразование. В одной из своих работ Майр (1968), анализируя и обобщая исследования последних десятилетий, касающиеся этой группы птиц (Schweppenburg 1938; Voipio 1954; Voos 1959, 1960; Тимофеев-Рессовский, Штреземан 1959; Goethe 1961; Smith 1966; Macphersson 1961 – цит. по: Майр 1968), вынужден был признать, что реальная ситуация в этом кольце оказалась сложнее, чем представлялось ранее. Рассматривая историю возникновения группы, он вслед за своими предшественниками и современниками предполагал, что в плейстоцене ареал серебристой чайки был разбит на несколько рефугиумов, существовавших как в Палеарктике, так и в Неарктике.

Группа *cachinnans* с жёлтыми ногами эволюционировала в Арало-Каспийской области и позднее дала начало атлантической группе *fuscus*. Группа *vegae* и родственные ей таксоны с розовыми ногами развивались на Тихоокеанском побережье Азии и дали начало близкородственной *smithsonianus* в Северной Америке, которая относительно недавно проникла в Западную Европу, где образовала номинативный подвид *argentatus*. Там, где *vegae* и *argentatus* встречаются с желтоногими таксонами, между ними происходит обмен генами. На побережье Западной Европы и на северо-западе России, где обитают вместе формы *argentatus* и *fuscus*, они ведут себя как хорошие виды, практически не образующие подвидов.

Гораздо позднее, в начале 1980-х годов, Д.Хаффером была сделана попытка рассмотреть случай с крупными чайками с позиций концепции аллопатрического видообразования, надвидов, составляющих их видов и подвидов (Haffer 1982). Всю группу крупных белоголовых чаек в объёме фауны северного полушария этот автор разделяет на 8 зоогео-

графических – в понимании Майра (1947, 1968) – и 15 таксономических видов, часть которых объединяется в 3 надвида. Здесь вполне можно согласиться с выделением пацифического, голарктического и североатлантического надвидов. При этом сделана попытка проанализировать пространственные и репродуктивные взаимоотношения в этой группе чаек, намечены ключевые формы и территории, особенно важные для решения спорных вопросов и интерпретаций.

Однако в части, касающейся северной Палеарктики (в пределах России, и её фауны), по-прежнему остается много вопросов и возможностей неоднозначных трактовок объёма некоторых таксонов, видовой принадлежности и таксономического статуса, а также эволюционной истории некоторых подвидов.

Практически в это же время Л.С.Степанян (1983) в монографии о видах-двойниках и надвидах в фауне СССР поместил клуш и серебристых чаек в список надвидов фауны СССР, но оставил этот вопрос без дальнейшего рассмотрения. Случай с большими синицами он подробно проанализировал и пришёл к выводу, что надвидовой комплекс больших синиц включает по крайней мере 4 вида. Таким образом, один из двух самых известных примеров кольцевых ареалов перестал существовать. Более того, этот автор высказал вполне определённое мнение о том, что «кольцевых ареалов с репродуктивно изолированными конечными звеньями среди птиц не существует». Возможно, это и так, но в отношении крупных чаек, и в частности комплекса серебристых чаек и хохотуний, вопрос требует дальнейших исследований. Особенно в области фенотипической изменчивости, ареалогии, эволюционной истории и таксономии.

Уже в текущем столетии серия работ западноевропейских генетиков (Liebers *et al.* 2001, 2002, 2004; Crochet *et al.* 2002; Knijf *et al.* 2005; Gay *et al.* 2009; Sternkopf *et al.* 2010) во многом меняет представления о путях эволюции в группе крупных белоголовых чаек Голарктики. В работе D.Liebers с соавторами 2004 года отрицается инвазия *smithsonianus* из Северной Америки в Европу и происхождение номинативной *argentatus* от *smithsonianus*. В связи с этим авторы вынуждены признать существование в прошлом дополнительного центра расселения крупных чаек – Атлантического. Современные же контакты крупных чаек на атлантическом побережье США считаются вторичными (*smithsonianus* и *argentatus*) или возникшими после длительной аллопатрии (*marinus* и *argentatus*, *smithsonianus* и *marinus*). С этих позиций вопрос о существовании круговых ареалов у крупных чаек Голарктики решается упомянутыми авторами отрицательно. Этот вывод прямо декларируется в названии публикации 2004 года.

## 2. Номенклатура и таксономия серебристых чаек и хохотуний.

Подвидовая систематика в группе серебристых чаек не вполне раз-

работана. Различные авторы признают от 4 до 18 подвидов (Hartert 1912-1921; Dwight 1925; Peters 1934; Stegmann 1934; Vaurie 1965; Степанян 1975, 1990). Крайние взгляды представлены во взглядах Дж. Дуайта, выделявшего 4 подвида (*L. a. argentatus*, *L. a. smithsonianus*, *L. a. vegae*, *L. a. thayeri*) и рассматривавшего желтоногих серебристых чаек в качестве самостоятельного вида *L. cachinnans*, и Б.К.Штегмана (Stegmann 1934), предложившего рассматривать серебристых чаек и клуш в составе единого комплекса и признававшего, таким образом, 18 подвидов серебристой чайки. На территории России обитает, по представлениям различных авторов, от 6 до 10 подвидов (Тимофеев-Ресовский, Штреземан 1959; Vaurie 1965; Степанян 1975, 1990; Юдин, Фирсова 2002).

Для уточнения таксономического статуса и номенклатуры отдельных, ранее описанных, географически соседних таксонов, остановимся подробнее на анализе данных по изменчивости, изложенных в предыдущем разделе, с привлечением новых литературных данных.

На севере ареала, как показано в разделе об изменчивости в настоящей работе, у взрослых особей выделяются четыре района (Баренцевоморский, Печорско-Обский, Таймырский и Восточно-Сибирский, где обитают реально различимые по морфометрическим и окрасочным признакам популяции. Номенклатурно им соответствуют (в том же порядке с запада на восток) описанные ранее: номинативный подвид *argentatus* Pont., 1763; *L. heuglini* Bree, 1876 (она же *antelius* Iredale, 1913), которой придают как видовой (Степанян 1990), так и подвидовой статус (обычно); подвиды *L. affinis taimyrensis* Buturlin, 1911, *L. argentatus birulae* Pleske, 1928 и *L. argentatus vegae* Palmen, 1887. Далее попытаемся проанализировать обоснованность перечисленных таксонов, рассмотрев их попарно, в соответствии с распространением и с точки зрения теории круговых ареалов.

В паре *argentatus*–*heuglini* (в разделе I, рис. 1-4) фенотипические отличия номинативной *argentatus* от обитающей восточнее *heuglini* хорошо выражены не только у взрослых птиц, но и у сеголетков в гнездовом перье (Фирсова 2006). Кроме изученных автором морфометрических и окрасочных признаков, хорошо известны и другие отличия этих подвидов у взрослых особей по окраске подотеки и окологлазных колец, а также степени развития и локализации бурых пестрин в зимних нарядах (Юдин, Фирсова 2002; Фирсова 2011).

Анализ вокализации чаек комплекса *argentatus*–*cachinnans*–*fuscus*, выполненный В.И.Грабовским (1992), показал, что большинство акустических характеристик у *argentatus* с Белого моря и *heuglini* (= *antelius*) с полуострова Канин не обнаруживают близкого сходства. Это вполне согласуется с данными по морфометрии и окрасочным признакам, полученными в данном исследовании (раздел I).

Первоописание формы *heuglini* Bree 1876 сделано по пролётному экземпляру в зимнем пере, который, судя по всему, однозначно не определяется. Разные авторы, державшие его в руках, относят его то к *taimyrensis* Buturlin, 1911 (Goethe 1973), то к *antelius* Iredale, 1912 (Devillers – цит. по Haffer 1982). Форма *antelius* описана, как и положено, из районов размножения с Оби. Её первоописание полностью соответствует фенотипу желтоногих серебристых чаек с тёмной мантией из Западной Сибири. В настоящее время большинство авторов придерживается имени *heuglini* для этого таксона. Формально они правы, хотя принадлежность типового экземпляра, описанного под этим именем, именно к западно-сибирской форме сомнительна.

Таким образом, весь объём знаний о фенотипической, акустической и экологической дифференциации номинативной *argentatus* и *heuglini*, а также сведения об их репродуктивной изоляции в природе, подтверждают известный факт, что различия между ними достигают видового уровня, что и отражено в предшествующих публикациях (Степанян 1990; Юдин, Фирсова 2002; Фирсова 2011). Следует особо подчеркнуть, что *argentatus* с Баренцева моря достоверно отличается не только от своего непосредственного восточного соседа *heuglini*, но и от всех прочих таксонов из группы *vegae*. Это подтверждается данными компонентного анализа (рис. 1, 2) для всех изученных признаков, а также вычислениями коэффициента Стьюдента для некоторых признаков, которые выполнены автором, но здесь не приведены из-за слишком большой громоздкости соответствующих таблиц. Особенно хорошо эти различия заметны даже на глаз по рисунку и окраске гнездового наряда (Фирсова 2006, 2011). Сказанное свидетельствует о том, что номинативная розовоногая *argentatus* с Баренцева моря, очевидно, не является ближайшим родственником ни одной из обитающих восточнее северных серебристых чаек российской части ареала. Этот вывод подтверждается и генетическими исследованиями, в соответствии с которыми розовоногая *argentatus* с Баренцева моря и *heuglini* с *vegae* происходят из разных древних рефугиумов (Liebers *et al.* 2004).

В паре ***heuglini–taimyrensis***, как следует из материалов первого раздела статьи, *heuglini* хорошо отличается и от своих восточных соседей с Енисея и Таймыра (*taimyrensis*) по средним значениям большинства признаков у взрослых особей (рис. 4). Известны и другие окрасочные различия у взрослых чаек: окраска подотеки и окологлазных колец, головы и шеи в зимнем пере (Stegmann 1934; Тимофеев-Ресовский 1959; Юдин, Фирсова 2002; Фирсова 2011). В сериях годовиков в гнездовом пере *heuglini* также достаточно хорошо отличается от *taimyrensis* по окраске и рисунку маховых, рулевых и плечевых перьев (Фирсова 2006, 2011). Таким образом, по морфометрическим и окрасочным признакам форма *heuglini* хорошо отличается как от соседней

западной – номинативной *argentatus*, так и от восточной формы – *taimyrensis*.

Но что особенно важно, на пространстве ареала средние значения большинства нумерических признаков у взрослых особей *argentatus*, *heuglini* и *taimyrensis* демонстрируют скачки изменчивости (рис. 4). Наличие такого скачка между *heuglini* и *taimyrensis* не согласуется с концепцией кольцевого ареала, в соответствии с которой морфологические переходы между соседними формами (за исключением концевых звеньев цепи) должны быть постепенными. Известно, что на Таймыре обитают по крайней мере две фенотипически различные формы: со светлой окраской мантии на севере и тёмной – на юге (Кречмар 1966; Сборы и записи в дневниках Л.А.Портенко, ЗИН). Совместные полевые наблюдения российских и зарубежных исследователей, изучавших экологию серебристых чаек на севере Таймыра, (Грабовский, 1991; Filchagov *et al.* 1992; Dijk *et al.* 2011) отмечают также наличие дифференциации в этой популяции по окраске мантии, окраске ног и радужной оболочки глаз. Однако чтобы оценить степень этих различий на ареале и принять соответствующее таксономическое решение, нужны дополнительные исследования.

К сожалению, очень мало известно о зонах интерградации и степени репродуктивной изоляции этих форм в природе. П.Езу (Yesou 2002) лишь на основании опросных сведений и устных сообщений приходит к выводу, что имя «*taimyrensis*» относится к некой смешанной популяции, промежуточной между *heuglini* и *vegae*, и потому не может считаться валидным для видового имени чаек, обитающих на Таймыре. Эти вопросы, так же как и отношения с восточным соседом – формой *vegae*, требуют дополнительных полевых исследований в этом труднодоступном районе.

По акустическим показателям (Грабовский 1992) *heuglini* и *taimyrensis* тяготеют к разным группам северных форм: *heuglini* (= *antelius*) ближе к *fuscus* и *cachinnans*, а *taimyrensis* – к *argentatus* и *vegae*. Сам автор этой работы считает, что изученные им акустические параметры «представляют собой мозаику независимо варьирующих признаков» и потому они не пригодны для оценки степени родства между таксонами. Вопреки этому мнению, некоторые его результаты в той части, которая касается *heuglini* и *taimyrensis*, хорошо подтверждаются результатами настоящего исследования (раздел I, рис. 4).

Недавно были получены новые сведения о генетической дифференциации в группе желтоногих чаек комплекса *cachinnans–fuscus* (Liebers *et al.* 2001, 2002). По данным этих авторов, *heuglini* и *taimyrensis* генетически дифференцированы незначительно. Они имеют очень сходные наборы гаплотипов. Хотя материал с Таймыра, имевшийся в распоряжении авторов, был всего из одной точки на севере

полуострова, судя по рисунку 1 в упомянутой работе 2001 года, они предполагают возможность гибридного происхождения таймырской популяции. Это предположение, пожалуй, косвенно подтверждается настоящим исследованием: обнаруженным «взрывом» изменчивости некоторых фенотипических признаков в таймырском районе (рис. 7, 8). Но как известно, сама по себе высокая вариабельность признаков может быть и не связана с гибридизацией (Snell 1991).

Таким образом, по фенотипическим и акустическим показателям *heuglini* и *taimyrensis* отличаются очень хорошо, по генетическим – нет. Возможно, это связано с недостаточностью материала с Таймыра, который был в распоряжении авторов упомянутого выше генетического исследования. Или, как указывают сами генетики, дело в разной скорости формирования генетических и морфологических признаков.

В паре *taimyrensis-vegae*, по данным настоящего исследования (раздел I), степень фенотипической дифференциации как между взрослыми птицами, так и между особями в гнездовом наряде, меньше, чем в паре *heuglini-taimyrensis* (Фирсова 2006, 2011). В рассматриваемой паре средние значения признаков достоверно различимы лишь по двум признакам из пяти (рис. 4). По Штегману (Stegmann 1934), цвет ног у взрослых особей *taimyrensis* варьирует от жёлтых до розовых, тогда как у *vegae* он всегда розовый. Голова зимой у *vegae* темнее, чем у *taimyrensis* (Юдин, Фирсова 2002; Фирсова 2011). По акустическим показателям (Грабовский 1992) *taimyrensis*, как упоминалось выше, больше тяготеет к номинативной *argentatus* с Белого моря, и в меньшей степени – к *vegae*. Но всё же, по данным В.И.Грабовского, *taimyrensis* и *vegae* образуют единый кластер, отличный от кластера, объединяющего желтоногие формы *fuscus*, *heuglini* и *cachinnans*.

О степени репродуктивной изоляции этих форм больших белоголовых чаек в природе почти ничего не известно. Поэтому таксономический статус формы *taimyrensis* пока остается не совсем ясным. Учитывая именно это обстоятельство, мы свели *taimyrensis* в синонимы *vegae* (Юдин, Фирсова 2002; Фирсова 2011), хотя между ними и имеются, как сказано выше, морфологические отличия. По гаплотипам формы *taimyrensis* и *vegae* образуют различные кластеры (Liebers *et al.* 2004), при этом *vegae* тяготеет к тихоокеанской *L. schistisagus*, а *taimyrensis* – к группе *heuglini*. В скобках ещё раз подчеркнём, что материалов из пограничных районов Таймыра и Восточной Сибири крайне мало, так что результаты как генетических работ, так и касающихся морфологических различий для птиц из этих районов, следует считать самыми предварительными.

Подвид *L. argentatus birulae* Pleske, 1928 с Новосибирских островов по всем исследованным мною признакам, за исключением более светлой окраски мантии, не вычленяется из группы *vegae* (рис. 3-5).

Поэтому ещё ранее он был сведён в её синонимы (Юдин, Фирсова 2002; Фирсова 2011).

***Larus vegae* Palmen, 1887.** К востоку от Таймыра, от бассейна реки Анабар до Чукотки, судя по материалам по изменчивости (раздел I, рис. 5), значительной дифференциации особей не наблюдается. Связано это, вероятно, с отсутствием на этой огромной территории значительных географических и климатических преград, предполагающих возможность изоляции популяций. Таймырская популяция, как упоминалось, по некоторым фенотипическим и генетическим характеристикам имеет предположительно гибридное происхождение. Но этот вопрос, как и многие другие, связанные с этой популяцией, требуют дальнейшего исследования.

На восточной границе *vegae* существуют проблемы статуса и взаимоотношений между восточно-чукотской и анадырской частями популяции. Как показано в разделе I, у взрослых анадырских птиц мантия заметно темнее, чем у чукотских (рис. 5). Это различие, хотя и не достоверно, но в сериях заметно на глаз. В этих же популяциях наблюдается повышенная, но не достоверная на нашем материале вариабельность всех признаков у анадырских птиц и достоверно высокая – по окраске мантии (рис. 8). У гнездовых особей с низовьев Анадыря, как показано ранее, окраска маховых, окраска и рисунок рулевых напротив, светлее, чем у чукотских птиц (Фирсова 2006; рис. 1, 3; 2011). Эти факты трудно объяснить с точки зрения возможной гибридизации, о которой упоминалось (Фирсова 2006). Это тем более непонятно, что обе исследованные нами серии – и взрослых, и гнездовых особей – происходят из одной точки, а именно, острова Алюмка в устье Анадыря. Сейчас на этом острове гнездятся лишь серебристые чайки и бургомистры (А.В. Андреев, устн. сообщ.). Случайная гибридизация между ними теоретически возможна. Но причины разных направлений изменчивости окраски у взрослых и птиц в гнездовом наряде, добытых в одной точке, пока не ясны. Если бы дело было действительно в гибридном происхождении анадырской популяции, в ней должна была бы проявиться повышенная вариабельность признаков. На нашем материале она, как упомянуто выше, есть (рис. 8), но не настолько велика, чтобы быть статистически значимой. Во всяком случае, «взрыва изменчивости», какой отмечен, например, на Таймыре, не наблюдается. Вместе с тем, сама по себе повышенная изменчивость анадырских птиц может быть и не связана с гибридизацией, как это было показано, например, для исландской серебристой чайки (Snell 1991).

Самые юго-восточные границы распространения *vegae* демонстрируют узкую зону симпатрии с тихоокеанской чайкой *Larus schistisagus*, где они разобщены биотопически и практически не образуют гибридов (Кищинский 1980; Юдин, Фирсова 2002, карты на с. 212, 317).

Таким образом, на западной и восточной границах распространения *vegae* установлены отношения с соседними таксонами как видо-вые, поэтому *vegae* необходимо придавать видовой статус *L. vegae*.

Сближение *heuglini* с *vegae* до появления генетических исследований (Liebers *et al.* 2001, 2002, 2004) и специальных работ по фенотипической изменчивости (Фирсова 2011), как это было сделано Л.С.Степняном (1990: *L. heuglini vegae*), на мой взгляд, было недостаточно обоснованным. Теперь, когда мы располагаем соответствующими материалами, они позволяют более уверенно придать таксону *heuglini* также видовой статус *L. heuglini* Bree, 1876.

Номенклатурно всё изложенное выше относительно северных таксонов серебристых чаек и хохотуний, оформляется следующим образом. В пределах российской части ареалов, обитают **три вида** комплекса *argentatus–cachinnans*: *Larus a. argentatus* Pontoppidan, 1763, *L. heuglini* Bree, 1876 и *L. vegae* Palmen, 1887. Формы *birulae* и *taimyrensis* ещё ранее сведены в синонимы *vegae* (Юдин, Фирсова 2002).

На юге ареала у взрослых особей выделяются по крайней мере 5 географических популяций, реально различимых по исследованным признакам: черноморско-каспийская, севанская, среднеазиатско-казахстанская, барабинская и алтайско-байкальская (раздел I, рис. 6). Все южные популяции, судя по рисунку 6, приблизительно в одинаковой степени дифференцированы (по крайней мере по 3 признакам из 5), что не даёт оснований для каких-либо их объединений.

Номенклатурно эти популяции вполне соответствуют описанным ранее подвидам: *L. argentatus ponticus* Stegmann, 1934; *L. taimyrensis armenicus* Бутурлин, 1934; *L. cachinnans cachinnans* Pallas, 1811; *L. argentatus barabensis* Johansen, 1960 и *L. argentatus mongolicus* Sushkin, 1925.

***L. a. ponticus* Stegmann, 1934** с Чёрного моря в последней сводке по чайковым птицам России (Юдин, Фирсова 2002) сведён в синонимы номинативного подвида *L. s. cachinnans*. По данным настоящего исследования, взрослые особи с Чёрного моря оказались достоверно отличными по 3 признакам из 5 (рис. 8) от армянских, и по 3 признакам – от среднеазиатско-казахстанских птиц. Выявленный уровень различий между ними не меньше, чем в случае других южных популяций. Первогодки в гнездовом наряде в сериях также достаточно хорошо отличаются от всех других южных популяций как по окраске маховых, так и по характеру рисунка плечевых и рулевых перьев (Фирсова 2006, рис. 4-6; Фирсова 2011). В данном случае, как и в случае пары *taimyrensis–vegae* на севере, ничего или почти ничего не известно о зонах контакта черноморских и казахстанско-среднеазиатских популяций в пограничном волжско-каспийском регионе. Хотя уровень морфологических различий между ними достаточно велик, только это

обстоятельство не позволяет, на мой взгляд, вывести черноморских птиц из синонимов *L. c. cachinnans* и придать им статус самостоятельного подвида *ponticus* Stegmann, 1934. Тем более, что по данным генетических исследований (Liebers *et al.* 2001, 2004), серебристые чайки с Чёрного, Азовского и Каспийского морей по гаплотипам не различимы. Возможно, это связано с тем, что в распоряжении генетиков материал с Каспия был всего из одной точки. Или, как считают сами исследователи, это следствие более медленного изменения гаплотипов по сравнению с морфологическими признаками.

***L. armenicus* Buturlin, 1934.** Птицы с армянского озера Севан — хорошо выраженный изолят. В последних сводках по чайковым птицам России (Юдин, Фирсова 2002, Фирсова 2011) более привычное для российских исследователей имя *armenicus* Buturlin, 1934 рассматривалось как синоним средиземноморской серебристой чайки *L. cachinnans michahellesii* Bruch, 1832. Такое решение было основано не только на сходстве фенотипов взрослых птиц (Cramp, Simmons 1983), но и на недавно обнаруженном присутствии гаплотипов птиц с озера Севан у средиземноморских серебристых чаек. Это решение считалось оправданным также тем, что гаплотипы птиц с армянских озёр полностью отсутствуют у всех других представителей серебристых чаек и хохотуний как северных, так и южных форм, обитающих на территории России (Liebers *et al.* 2001, 2002, 2004). С другой стороны, эти же авторы показали, что колонизация *michahellesii* Средиземноморья произошла гораздо позднее, чем *armenicus* освоила горные озёра Малой Азии. С этой точки зрения, учитывая далеко зашедшую морфологическую и генетическую дифференциацию этого таксона, логичнее всё же придавать ему видовой статус *Larus armenicus* Buturlin, 1934. Об этом уже писалось ранее (Бузун 1993а,б, 2000), хотя и не достаточно корректно. Однако такое решение не снимает необходимости уточнять степень морфологической дифференциации *armenicus* от средиземноморской *michahellesii*. Российским учёным сейчас это сделать затруднительно из-за недоступности западноевропейских коллекций.

Данные настоящего исследования подтверждают хорошую фенотипическую дифференциацию армянских серебристых чаек как у взрослых особей, так и у птиц в гнездовом наряде (рис. 6; Фирсова 2006, рис. 4-6; 2011, рис. 11). С точки зрения репродуктивных отношений в природе, вопрос о таксономическом статусе птиц с изолированных озёр Малой Азии и озера Севан в настоящее время вообще не может быть решён однозначно, поскольку в этом случае мы имеем дело с аллопатрией географически близких таксонов.

***L. c. cachinnans* Pallas, 1811.** Взрослые особи из Средней Азии и Казахстана по большинству признаков достоверно отличаются как от западных соседей с Чёрного моря и западных берегов Каспия, так и от

армянских птиц *armenicus*, о чём сказано выше. Не менее чёткие и достоверные различия обнаружены у них и от северного соседа – *barabensis*. Скачок направлений изменчивости обнаружен в настоящем исследовании между *cachinnans* и *barabensis* по 3 признакам: II – размера маховых, окраски маховых *Long* и окраски мантии *Au* (рис. 6). Уровень вариабельности окраски маховых у номинативной *cachinnans* значимо меньше, чем у *barabensis* (рис. 9). Первогодки у этих двух форм в сериях различимы по окраске и характеру рисунков плечевых и рулевых перьев (Фирсова 2006, рис. 5, 6; Фирсова 2011). По временным характеристикам некоторых акустических сигналов, описываемый подвид хохотуньи оказывается отличным от всех других северных серебристых чаек и хохотуний фауны России (Грабовский 1992).

***L. heuglini barabensis* Johansen, 1960.** В последних сводках по чайковым птицам России (Юдин, Фирсова 2002; Фирсова 2011) этот таксон, вместе с другими южными таксонами, рассматривался нами как подвид из группы *cachinnans* и назывался *L. cachinnans barabensis*. Полученные новые данные генетических исследований и собственные материалы позволили оставить за этим таксоном подвидовой статус, но перевести её в группу *heuglini*.

Взрослые особи по морфометрическим и окрасочным признакам отличаются не только от южных и западных, о чём шла речь выше, но и от восточных соседей с озёр северо-западной Монголии, Алтая и озера Байкал по 3 признакам из 5. Популяция *barabensis* демонстрирует при этом скачкообразное изменение направления изменчивости по размерам первостепенных и окраске мантии: барабинские птицы самые короткокрылые с самыми тёмными первостепенными и мантией из всех южных таксонов в российской части ареалов (рис. 6). Вариабельность окраски маховых у описываемого подвида достоверно больше, чем у номинативного (рис. 9). Среди первогодков в гнездовом перье по окраске маховых барабинские особи ближе к восточным соседям *mongolicus*, по окраске плечевых ближе к номинативному подвиду. Рисунок рулевых у них более или менее оригинален (Фирсова 2006, рис. 4-6; Фирсова 2011). Вместе с тем по большому набору исследованных признаков, как видно из рисунков 1 и 2, *barabensis* образует кластер, сближенный с *heuglini* и удалённый от других южных таксонов, за исключением *armenicus*. По гаплотипам описываемый подвид оказался очень близок к северным *heuglini* и *taimyrensis*. Он очень слабо связан с ближайшим южным соседом – номинативной *cachinnans* и совсем не демонстрирует связей с ближайшим восточным соседом – *mongolicus* (Liebers *et al.* 2002, 2004). Сказанное и позволило принять соответствующее номенклатурное решение: барабинская хохотунья *Larus heuglini barabensis*.

Точно так же описываемый таксон рассматривался ранее Е.Н.Пановым и Д.Г.Монзиковым (Panov, Monzikov 2000), но на основании

других методических подходов. Эти авторы считают основанием для такого решения, во-первых, наличие клинальной изменчивости по размерам в ряду *cachinnans*–*barabensis*–*heuglini*–*taimyrensis*–*vegae* и, во-вторых, наличие «interbreeding» между *cachinnans* и *heuglini*. Оба эти утверждения не подтверждаются настоящим исследованием. По моим данным (рис. 6) именно у птиц с озер Барабинской низменности обнаружен скачок в направлениях изменчивости по размерам первостепенных и окраске мантии. Не обнаружено повышенной вариабельности признаков (рис. 9) у барабинских птиц. В случае гибридизации она должна проявиться, как, например, на Таймыре (рис. 7, 8). Возможно авторы указанной публикации, решая вопрос о причинах наблюдаемой фенотипической изменчивости в популяции, переоценивают роль гибридизации, не учитывая роль индивидуальной и географической изменчивости.

***L. vegae mongolicus* Sushkin, 1925.** Как и в случае с *barabensis*, по сравнению с последней сводкой (Юдин, Фирсова 2002) данный таксон оставлен в статусе подвида, но переведён из вида *cachinnans* в вид *vegae*. Как уже упоминалось, взрослые особи с Алтая и Байкала образуют единую популяцию и достоверно отличны от обитающих к западу от них барабинских птиц по 3 признакам из 5 (рис. 6). Они самые длиннокрылые из всех южных форм, имеют более высокий клюв и более светлую мантию, чем барабинские чайки. Первогодки в гнездовом перье в сериях по окраске маховых светлее, чем птицы из Средней Азии и Казахстана. По рисунку плечевых и рулевых также хорошо отличаются от последних (Фирсова 2006, рис. 4-6; Фирсова 2011). По гаплотипам описываемый таксон, как упоминалось, не имеет связей с ближайшими западными соседями *barabensis* и *cachinnans*, но обнаруживает их с северной *taimyrensis* (Liebers *et al.* 2001, 2002, 2004). Это в какой-то мере подтверждается размещением кластера *mongolicus* ближе к кластеру *vegae*, чем к кластерам *barabensis* и *cachinnans* на рисунках 1 и 2. Об этом же свидетельствует и сравнение средних показателей признаков на рисунках 3-4 и 6. Сказанное позволило считать форму *mongolicus* подвидом из группы *vegae*. Номенклатурно это означает: монгольская хохотунья *Larus vegae mongolicus*.

П.Езу (Yesou 2001) ранее предлагал принять видовой статус монгольской чайки. С моей точки зрения, тогда это было сделано недостаточно корректно. Во-первых потому, что некоторые фенотипические признаки, которым автор придает большое значение (например остатки бурого пигмента на клюве взрослых по оперению птиц), имеют скорее возрастной характер, а не характеризуют видовую специфику. Во-вторых, видовой статус придаётся этому таксону ещё и на том основании, что у него нет зоны интерградации с соседними таксонами. На самом деле такие зоны, возможно, и есть, просто эти пограничные рай-

оны (на границе Восточного Казахстана и монгольского Алтая с одной стороны и с другой – Приморья и Приамурья) в настоящее время плохо изучены с точки зрения распространения и зон интерградации у крупных белоголовых чаек. Позднее этот же автор (Yesou 2002), уже зная работы генетиков, предложил рассматривать монгольскую серебристую чайку в качестве подвида *L. vegae*, не касаясь в этой публикации конкретных вопросов её фенотипической изменчивости.

Однако принятый таксономический статус монгольской хохотуньи в настоящее время нельзя считать окончательным. С одной стороны, его уже нельзя считать принадлежащим к группе *cachinnans*, о чём свидетельствуют генетические показатели и выраженная морфологическая дифференциация. С другой стороны, не совсем ясны его пространственные отношения с близкими географически западными соседями *cachinnans* и *barabensis*. А с теми северными таксонами, к которым он тяготеет генетически (*vegae*), в настоящее время *mongolicus* аллопатричен.

Всё изложенное выше относительно южных серебристых чаек и хохотуний в пределах их российских ареалов номенклатурно и таксономически оформляется следующим образом (с запада на восток): *Larus cachinnans cachinnans* Pallas, 1811 – *L. armenicus* Buturlin, 1934 – *L. heuglini barabensis* Johansen, 1960 – *L. vegae mongolicus* Sushkin, 1925.

### III. Эволюция серебристых чаек и хохотуний

Излагаемые ниже родственные связи и гипотетическая история расселения изучаемых серебристых чаек и хохотуний, а также близких к ним таксонов, опираются на изложенные выше материалы по изменчивости, репродуктивной и акустической изоляции, а также на упоминавшиеся генетические работы (Liebers *et al.* 2001, 2002, 2004; Knijff *et al.* 2005; Sternkopt *et al.* 2010).

А. Номинативная розовоногая *argentatus* происходит не из Неарктики, как считалось ранее, а из выделенного генетиками Атлантического рефугиума и первоначально не имеет связей с Северной Америкой. Современное недавнее проникновение её на этот материк считается вторичным. Материалы по изменчивости этого таксона, изложенные выше, вполне укладываются в это представление. По мнению генетиков, этот подвид прошёл довольно долгий эволюционный путь и успел не только дифференцироваться морфологически, но и дать родственные виды в Голарктике, например *L. hyperboreus* и *L. glaucoides*.

Б. Желтоногая *heuglini*, судя по фенотипическим, акустическим и генетическим показателям, не является ближайшим родственником ни номинативной *argentatus*, ни обитающей восточнее *vegae*, а происходит из древнего Арало-Каспийского рефугиума. При этом вначале на север от основной области обособилась, как предполагают генетики,

некая генерализованная форма *proheuglini*. От неё пошли дочерние ветви: одна на север и северо-запад, другие две на северо-восток и юго-восток. На северо-востоке *heuglini* столкнулась с розовоногой *vegae*, пришедшей с востока из тихоокеанского региона. На западе в районе Белого моря *heuglini* также встретила преграду в виде розовоногой номинативной *argentatus*, дошедшей сюда из Северной Атлантики, но сумела обойти это препятствие и, возможно, через Карелию и Финский залив проникла в Скандинавию, где со временем преобразовалась в хорошо дифференцированный вид *L. fuscus* с очень тёмной мантией, жёлтыми ногами и несколькими подвидами. Здесь на побережьях Скандинавии, северной Европы и островах северной Атлантики *L. fuscus* обитает совместно с *L. argentatus* без заметной гибридизации. Далее *fuscus*, очевидно, в условиях длительной аллопатрии на островах, как предполагают генетики, дала темномантийную и желтоногую *atlantis* на Азорских, Канарских островах и острове Мадейра. Откуда она проникла в Средиземное море, освоив его северные и юго-западные побережья, и со временем преобразовавшись в *michahellesii*. На юго-западном побережье Чёрного моря, к югу от устья Дуная, ареалы *michahellesii* и номинативной *cachinnans*, очевидно, соприкасаются, не образуя смешанных популяций (Liebers *et al.* 2004, рис. 2 и 3).

*V. Armenicus*, по данным этих же авторов, родом также из Северной Атлантики, но освоила горные озёра Малой Азии гораздо раньше, чем обособилась *michahellesii*, и поэтому не может считаться её прямым потомком.

*G. Mongolicus*, как показано генетиками, обнаруживает связи с северо-западными представителями *vegae* с Таймыра.

Что касается российской части ареалов комплекса *argentatus*–*cachinnans*, то материалы по изменчивости фенотипических и акустических показателей, о которых шла речь выше, более или менее укладываются в изложенную генетическую схему эволюции в изучаемой группе чаек. Во всяком случае, не противоречат ей. Что и отражено в разделе по номенклатуре и таксономии.

Факт генетической связи *mongolicus* с северо-западными представителями *vegae* с Таймыра, уже упоминавшийся выше, находит подтверждение не только на генетическом уровне, но и на эколого-морфологическом. Было известно, что осенние миграции с Байкала имеют у *mongolicus* восточное, юго-восточное и южное направления, а зимуют они в бассейне Тихого океана (Пыжьянов 1996; Юдин, Фирсова 2002). В одной из недавних публикации (Dijk *et al.* 2011) приводятся данные по кольцеванию, подтвердившие эти наблюдения: основные зимовки сосредоточены у побережий Кореи и северного Китая до реки Янцзы.

Сходство промежуточных нарядов у *mongolicus* и *vegae*, отмеченное ещё Штегманом (Stegmann 1934), и почти совпадающие средние значе-

ния всех признаков у этих форм (раздел I, рис. 3-4 и 6) также подтверждают эти связи. Иными словами, *mongolicus* более тяготеет к северным и тихоокеанским формам, а не к южным, как считалось ранее.

Кроме Северо-Атлантического и Арало-Каспийского центров расселения крупных белоголовых чаек, упоминавшихся выше, существовал, очевидно, такой центр и в бассейне Тихого океана. Наличие его предполагалось и предшествовавшими исследователями (Stegmann 1934; Тимофеев-Ресовский, Штреземан 1959). Просматривается его существование и в представлениях западноевропейских генетиков (Liebers *et al.* 2004, рис. 1b, 2), хотя прямо он не указывается на рисунках. Однако толкование результатов генетических исследований указанных авторов противоречат представлениям о происхождении и расселении всей группы крупных белоголовых чаек. Так *Larus dominicanus*, в настоящее время широко распространённая только в южном полушарии, выводится генетиками от общего предка с *L. fuscus* из северного полушария. (Liebers *et al.* 2004, рис. 3.).

В связи с современным распространением и взглядами на происхождение рода *Larus*, существуют две основные точки зрения. Бёттихер (Boetticher 1958) центром расселения Larinae считал Арктику. Вероятно, этих позиций придерживаются и генетики. С другой стороны, как показано К.А.Юдиным (Юдин 1965), наиболее древние и наименее изменённые представители чаек (роды *Gabianus*, *Leucorphaeus*) изначально обитали и в настоящее время обитают именно в южном полушарии, поэтому древнюю родину всех чаек нужно искать в южном, а не в северном полушарии. С этих позиций логичнее, с моей точки зрения, было бы считать, что *L. dominicanus* произошла из южного полушария, а не из северного. Но тогда становится трудно объяснимой генетическая связь между *fuscus* и *dominicanus* в том виде, как она трактуется генетиками. Из южного же полушария родом и ближайшие предки чаек – поморники Stercorariidae, в частности большие поморники *Stercorarius skua* (Юдин 1965; Юдин, Фирсова 2002), о чём свидетельствует и их современное распространение.

Все изложенное имеет непосредственное отношение к проблеме **круговых ареалов** у крупных белоголовых чаек. В последнее время накапливается всё больше фактов, свидетельствующих о том, что ареалы как северных, так и южных серебристых чаек и хохотуний не образуют непрерывной цепи. Так, в настоящее время можно считать доказанным наличие разрывов и в северной части этой цепи в Западной Европе (между желтоногими *atlantis* и *graellsii* (южный подвид *L. fuscus*), и в восточной её части в районе Белого и Баренцева морей (между *fuscus* и *heuglini*, с одной стороны, *heuglini* и *argentatus* – с другой). В южной части российских ареалов вероятен разрыв между восточно-казахстанской *cachinnans* и алтайской *mongolicus*.

Вместе с тем, кроме разрывов в северных и южных таксонах, выявляются и связи между ними. Происходит это как в Западной Европе, так и в России. Установлены факты массовых миграций на север Западной Европы хохотуний *L. c. michahellesii* в ходе послегнездовых кочёвок из районов гнездования в средиземноморских колониях. Некоторые особи даже гнездились на новых местах (De Mesel 1990; Klein 1994). В России также известны колонии в бассейне верхней Волги, где гнездятся желтоногие серебристые чайки, статус которых пока не совсем ясен (Монзиков, Панов 1996; Панов, Монзиков 1999). А.В.Фильчагов (1999) упоминает об известных ему изолированных колониях хохотуний *L. cachinnans* на Русской равнине. Результаты, полученные последними из упомянутых авторов, весьма противоречивы.

Е.Н.Панов и его соавтор считают установленным наличие генных потоков между популяциями номинативной *argentatus* с Баренцева моря на юго-восток через верховья Волги и далее на юг и юго-восток в сторону номинативной *cachinnans*. Существуют, по их мнению, и генные потоки, противоположно направленные с юга на северо-запад от *cachinnans* к *argentatus*. На этом основании гибридное происхождение желтоногих серебристых чаек верховьев Волги считается доказанным. А.В.Фильчагов, на основании анализа акустических характеристик долгого крика в популяциях номинативных розовоногих и желтоногих серебристых чаек приходит к заключению о преобладающей роли географической изменчивости акустических показателей розовоногих серебристых чаек номинативных популяций в формировании тех же показателей у желтоногих серебристых чаек Финского залива и Рыбинского водохранилища. Этот автор считает все ещё не доказанным гибридное происхождение желтоногих серебристых чаек из исследованных им районов. По крайней мере, на биоакустическом материале сделать этого не удаётся.

Генетические исследования, как уже упоминалось, обнаружили неожиданную связь между северными и южными таксонами в районе Западной Сибири и Северного Казахстана. Так оказалось, что *barabensis* очень близка по гаплотипам к *heuglini* и *taimyrensis*, очень слабо связана с номинативной *cachinnans* и совсем не связана с ближайшим восточным соседом *mongolicus*. Эта последняя, в свою очередь, тяготеет более к тихоокеанской *vegae*, а не к формам средиземноморского бассейна, как считалось ранее.

Всё сказанное приводит к не новому заключению, что реальная картина взаимоотношений современных форм в комплексе *argentatus-cachinnans* оказывается сложнее, чем представлялось ранее. Это не непрерывная цепь с постепенными переходами между отдельными её звеньями, а скорее фрагменты разорванной цепи с «поперечными перемычками» между северными и южными ветвями.

Схема наиболее вероятных родственных отношений чаек комплекса *Larus argentatus* – *Larus cachinnans* представлена на рисунке 10. Области, ограниченные сплошными линиями, характеризуют распространение отдельных таксонов. Пунктирные линии на пограничных участках ареалов означают, что границы не установлены. Ареалы отражают установленные на данный момент реальные пространственные взаимоотношения таксонов, поскольку построены в соответствии с имевшимися в распоряжении автора коллекционными материалами, прошедшими ревизию. Сплошные или пунктирные стрелки отражают соответственно более древние и относительно недавно установившиеся родственные связи. Эта схема практически не отличается от схемы, данной генетиками (Liebers *et al.* 2004; Kijff *et al.* 2005). Привожу её для наглядности и облегчения восприятия материала российскими читателями.



Рис. 10. Ареалы и родственные отношения крупных белоголовых чаек комплекса *argentatus*–*cachinnans*. Пояснения см. в тексте.

В соответствии с этой схемой картина родственных связей в группе серебристых чаек и хохотуний выглядит следующим образом. Номинативная *argentatus* не является ближайшим родственником ни одной из форм, обитающих восточнее. Форма *heuglini* – отдалённый потомок южной *cachinnans*, *barabensis* – молодой потомок *heuglini*, а *vegae* и *mongolicus* имеют тихоокеанское происхождение вместе с другими тихоокеанскими видами: *Larus schistisagus*, *L. glaucescens*, *L. occidentalis*. Схема на рисунке 10 указывает также на те районы, где географиче-

ские взаимоотношения соседних таксонов ещё не ясны. На севере это междуречье бассейнов Оби и Енисея в низовьях этих рек, на юге – междуречье Иртыша и Оби в районе юго-восточного Казахстана и Алтайского края. На востоке это устье Анадыря и север Корякского нагорья, где сходятся ареалы северных и дальневосточных видов чаек России.

Таким образом, выявляются районы, особенно важные и интересные для дальнейшего исследования и уточнения взаимоотношений географически близких таксонов: *heuglini* и *taimyrensis*, *barabensis*, *cachinnans* и *mongolicus*, *vegae* и *birulae*, *vegae* и *schistisagus*, *hyperboreus*. Ещё раз стоит подчеркнуть, что для выяснения этих вопросов необходимы новые коллекционные сборы и дополнительные исследования взаимоотношений серебристых чаек и хохотуний в природе. Попытки определения подвидов рассматриваемого комплекса в полевых условиях могут только запутать и без того не простую ситуацию.

Несколько замечаний общего характера. С методической точки зрения следует подчеркнуть, что родственные связи или их отсутствие могут быть выявлены на морфологическом, генетическом и пространственном уровнях. При этом в каждом конкретном случае, решая вопрос об отношениях двух или более форм, желательно учитывать данные всех трёх уровней. На практике это не всегда возможно просто из-за отсутствия необходимых материалов. Вместе с тем, результаты, полученные на одном из уровней, не всегда соответствуют результатам, полученным на двух других. Возникают проблемы интерпретации результатов. Сказанное наглядно подтверждается настоящим исследованием. Птицы с Таймыра фенотипически значительно отличаются от обско-печорских, а по генетическим показателям они дифференцированы очень мало. Птицы с озера Севан и близкие к ним по фенотипу барабинские хохотунии, как оказалось, произошли независимо из разных центров возникновения и не являются ближайшими родственниками. Алопатричные монгольская хохотунья и восточносибирская серебристая чайка оказались близкими по фенотипу и генотипу и, вероятно, имеют общий центр происхождения. Всё это свидетельствует о том, что сами по себе фенотипические или генетические показатели часто не дают однозначных ответов на вопросы о путях эволюции исследуемых таксонов. Необходим комплексный подход, включающий, помимо прочих, и данные о репродуктивной изоляции в случаях симпатрии или парапатрии соседних форм.

## Выводы

1. На большом коллекционном материале изучена фенотипическая изменчивость взрослых особей в окончательном наряде всех 7 таксонов комплекса *Larus argentatus* – *Larus cachinnans*, обитающих на территории России.

2. Степень фенотипической дифференциации у взрослых особей оценена с помощью методов статистической обработки нумерических и окрасочных признаков.

3. При анализе географической изменчивости в ареалах выявлены районы скачкообразного изменения её направленности и повышенной variability признаков, при этом уточнены и границы распространения форм комплекса на территории России. Выявлены районы, перспективные для дальнейших исследований.

4. На новом методическом уровне ещё раз дана оценка принятых ранее другими авторами таксономических решений и уточнены некоторые моменты эволюционной истории в изучаемой группе чаек. Оригинальные материалы настоящего исследования подтверждают:

а. Объединение *heuglini* и *barabensis* в единый вид *Larus heuglini* с подвидами *L. h. heuglini* и *L. h. barabensis* и трактовку *mongolicus* как подвида *Larus vegae* в составе *Larus v. vegae* и *L. v. mongolicus*.

б. Трактовку *armenicus* как монотипичного вида – *Larus armenicus* Buturlin, 1934 и обоснованность сведения подвидов *L. a. birulae*, *L. a. taimyrensis*, *L. a. ponticus* в синонимы: первых двух в синонимы *L. v. vegae* и последнего – в синонимы *L. c. cachinnans*.

в. Происхождение различных таксонов комплекса *Larus argentatus* – *Larus cachinnans*, обитающих на территории России, из разных рефугиумов: номинативной *argentatus* и *armenicus* из Северной Атлантики, *heuglini*, *barabensis* и *cachinnans* – из Арало-Каспийского региона, а *vegae* и *mongolicus* – из Тихоокеанского.

## Заключение

Обобщение собственных результатов и литературных данных позволило по-новому взглянуть на родственные отношения и эволюцию серебристых чаек и хохотуний, обитающих на территории России. В процессе работы над фауной поморников и чаек России (Юдин, Фирсова 2002) мы придерживались общепринятой на тот момент концепции существования на территории России северной и южной цепи форм с двумя центрами их возникновения в северной Пацифике и Каспийско-Аральском регионах.

Теперь становится очевидным, что непрерывной цепи таксонов и **кольцевых ареалов** в этой группе чаек **не существует**. В обоих случаях мы имеем дело с различными по происхождению видами, которые географически, генетически или репродуктивно разобщены, но в некоторых случаях имеют связи (вероятно вторичные) между северными и южными таксонами. На **севере** России обитают **три вида** комплекса *L. argentatus* – *L. cachinnans*: *L. a. argentatus*, *L. h. heuglini*, *L. v. vegae*, на **юге** – также **три вида** этого комплекса: *L. c. cachinnans*, *L. heuglini barabensis*, *L. vegae mongolicus*. При этом баренцевоморская *argentatus* –

выходец из Северной Атлантики, распространённая восточнее формы *heuglini*, является отдалённым потомком хохотуньи из Средней Азии и Казахстана, а восточносибирская *vegae* пришла из северной Пацифики.

На юге большую часть ареала группы занимает автохтонная номинативная *cachinnans*. С севера к ней близко подходит *barabensis* – молодой потомок *heuglini*. С востока к *cachinnans* очень близко подходит *mongolicus*, пришедшая сюда с востока через Забайкалье, Байкал и Монгольский Алтай. Армянская *L. armenicus* родом из Северной Атлантики и не имеет генетических связей с представителями Арало-Каспийского центра расселения крупных белоголовых чаек. Предлагается рассматривать вид *Larus heuglini* в составе *L. h. heuglini* и *L. h. barabensis* и вид *Larus vegae* в составе *L. v. vegae*, включая таймырских и новосибирских чаек, и *L. v. mongolicus*.

Этот взгляд на таксономию внутри комплекса *Larus argentatus* – *Larus cachinnans* не новый, но он сформировался у автора на основе проведения конкретного методически оригинального исследования и может служить независимым подтверждением взглядов других авторов. Такое подтверждение бесполезно, поскольку позволяет более уверенно судить о путях эволюции в изучаемой группе чаек.

#### Благодарности

В компьютерной обработке материалов мне помогали коллеги Е.П.Соколов и А.В. Коросов. Первым из них написана программа для составления базы данных в формате dBase III Plus. Второй любезно согласился обработать материалы из базы данных для анализа их методом главных компонент. Результаты этой работы отражены в соответствующей публикации (Фирсова, Коросов 2004). Компьютерное оформление рисунков выполнено Т.А.Сорокиной и отчасти – А.В.Пантелеевым. В многомесячной и трудоёмкой работе по снятию промеров у взрослых особей техническую помощь оказывала мне У.А.Бирина. Постоянное содействие в подготовке коллекционных материалов к работе всегда и охотно оказывали мне многие сотрудники отделения орнитологии Зоологического института РАН, особенно А.В.Пантелеев и Е.А.Шаповал, а в Москве – сотрудники Зоомузея Московского университета во главе с П.С.Томковичем. Основные разделы предлагаемой вниманию читателей работы готовились к печати и писались летом 2005 и 2006 годов в заповеднике Кивач в Карелии. Здесь, благодаря доброжелательному отношению дирекции и сотрудников заповедника, мне были созданы идеальные условия для работы. Особенно я признательна директору заповедника А.В.Сухову и коллегам-орнитологам М.В.Яковлевой и Т.Ю.Хохловой, помогавшим организовать работу и постоянно опекавшим меня. Трудоёмкую работу по редактированию рукописи отважно взяли на себя В.А.Паевский и А.В.Андреев. За это им моя особая благодарность. Автор вполне сознаёт, что в одиночку выполнить эту работу ему было бы не под силу. Поэтому всех друзей и коллег, так или иначе принимавших участие в работе, сердечно благодарю.

#### Литература

- Бузун В.А. 1993а. История и методологические проблемы изучения армянской чайки *Larus armenicus* Buturlin, 1934 // *Рус. орнитол. журн.* 2, 3: 383-388.
- Бузун В.А. 1993б. Армянская чайка *Larus armenicus* Buturlin, 1934: морфометрические и поведенческие особенности с указанием таксономического статуса // *Рус. орнитол. журн.* 2, 4: 471-490.

- Бузун В.А. 2000. Ареал, численность и биотопическое распределение армянской чайки *Larus armenicus* Buturlin, 1934 в свете истории её изучения и новых данных с озера Севан за 1991 год // *Рус. орнитол. журн.* **9** (97): 3-29.
- Бондарцев А.С. 1954. *Шкала цветов. Пособие для биологов при научных и научно-исследовательских учреждениях.* М.; Л.: 1-27.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. 1992. *Основы практической биометрии: введение в статистический анализ биологических явлений и процессов.* Петрозаводск: 1-168.
- Грабовский В.И. 1991. Размножение серебристых чаек в устье реки Пясины // *Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф.* Минск, **2** (1): 164-165.
- Кищинский А.А. 1980. *Птицы Корякского нагорья.* М.: 1-335.
- Кречмар А.В. 1966. Птицы Западного Таймыра // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **39**: 185-312.
- Кречмар А.В., Андреев А.В., Кондратьев А.Я. 1978. *Экология и распространение птиц на северо-востоке СССР.* М.: 1-194.
- Майр Э. 1947. *Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога.* М.: 1-504.
- Майр Э. 1968. *Зоологический вид и эволюция.* М.: 1-597.
- Монзиков Д.Г., Е.Н.Панов. 1996. Аллопатрическая гибридизация в комплексе серебристая чайка – хохотунья – клуша *Larus argentatus–cachinnans–fuscus* (Aves, Charadriiformes) // *Докл. Акад. наук СССР* **349**, 4: 571-574.
- Панов Е.Н., Монзиков Д.Г. 1999. Интерградация между серебристой чайкой *Larus argentatus* и хохотуньей *L. cachinnans* в Европейской России // *Зоол. журн.* **78**, 3: 334-348.
- Пыжьбянов С.В, Тупицын И.И. 1992. Изменчивость фенотипических признаков у монгольского подвида серебристой чайки // *Серебристая чайка: Распространение, систематика, экология.* Ставрополь: 18-20.
- Степанян Л.С. 1983. *Надвиды и виды-двойники в фауне СССР.* М.: 1-295.
- Фильчагов А.В. 1999. Новые материалы по вокализации желтоногих серебристых чаек Восточной Европы // *Зоол. журн.* **78**, 3: 349-357.
- Фильчагов А.В., Семашко В.Ю. (1987) 2008. Распространение и экология западносибирской серебристой чайки *Larus argentatus heuglini* на Кольском полуострове // *Рус. орнитол. журн.* **17** (453): 1777-1783.
- Фирсова Л.В. 2006. Изменчивость гнездового наряда у чаек комплекса *Larus argentatus – L. cachinnans*, обитающих в России и на сопредельных территориях // *Биология и охрана птиц Камчатки* **7**: 3-15.
- Фирсова Л.В. 2011. *Серебристые чайки и хохотуньи России.* LAP Lambert Acad. Publ. Saarbrücken: 1-156.
- Фирсова Л.В., Коросов А.В. 2004. Изучение размеров и окраски крупных белоголовых чаек методом главных компонент // *Орнитология* **31**: 193-199.
- Юдин К.А. 1965. *Филогения и классификация ржанкообразных.* М.; Л.: 1-261 (Фауна СССР. Нов. сер. № 91. Птицы. Т. 2. Вып. 1. Ч. 1).
- Юдин К.А., Фирсова Л.В. 2002. *Ржанкообразные Charadriiformes. Поморники семейства Stercorariidae и чайки подсемейства Larinae.* СПб.: 1-667 (Фауна России и сопредельных стран. Нов. сер. № 146. Ч. 1).
- Barth E.K. 1966. Mantel colour as a taxonomic feature in *Larus argentatus* and *Larus fuscus* // *Nytt. Mag. Zool.* **13**: 56-82.
- Barth E.K. 1967. Standart body measurements in *Larus argentatus*, *L. fuscus*, *L. canus* and *L. marinus* // *Nytt. Mag. Zool.* **14**: 7-83.
- Barth E.K. 1968. The circumpolar systematics of the *Larus argentatus* and *Larus fuscus* with special reference to the Norwegian population // *Nytt. Mag. Zool.* **15**, suppl. 1: 1-50.
- Barth E.K. 1975. Taxonomy of *Larus argentatus* and *Larus fuscus* in north-western Europe // *Ornis scand.* **6**: 49-63.
- Bell D.A. 1996. Genetic differentiation, geographic variation and hybridization in gulls of the *Larus glaucescens–occidentalis* complex // *Condor* **98**: 527-546.

- Coulson J.C., Monaghan P., Butterfield J., Duncan N., Thomas C.S., Wright H. 1982. Variation in the wing-tip pattern of the Herring Gull in Britain // *Bird Study* **29**: 111-120.
- Crochet P.-A., Lebreton J.D., Bonhomme F. 2002. Systematics of large white-headed gulls: patterns of mitochondrial DNA variation in western European taxa // *Auk* **119**, 3: 603-620.
- Dijk K.S., Kharitonov S., Vonk H., Ebbinge B. 2011. Taimyr Gulls: evidence for Pacific winter range, with notes on morphology and breeding // *Dutch Birding* **33**: 9-21.
- Filchagov A., Yesou P., Grabovsky V. 1992. Le Goeland du Taimyr: repartition et biologie estivales // *L'Oiseau et RFO* **62**: 128-148.
- Gay L., Neubauer G., Zalaska-Neubauer M., Pons D., Bell D.A., Crochet P.-A. 2009. Speciation with gene flow in the large white-headed gulls: does selection counterbalance introgression? // *Heredity* **102**: 133-146.
- Goethe F. 1961. Zur Taxonomie der Silbermowe (*Larus argentatus*) im südlichen deutschen Nordseegebiet // *Vogelwarte* **21**, 1: 1-24.
- Good T.P., Ellis G.C., Annett C.A., Pierotti R. 2000. Bounded hybrid superiority in the avian hybrid zone: effects of mate, diet and habitat choice // *Evolution* **54**, 5: 1774-1783.
- Jehl J.R. 1987. Geographic variation and evolution in the California Gull (*Larus californicus*) // *Auk* **104**, 3: 421-427.
- Isenmann P. 1973. Biometrische Untersuchungen an der gelbflüssigen Silbermowe (*L. a. michahellesii*) // *Vogelwarte* **27**, 1: 16-23.
- Knijff P., Helbig A., Liebers D. 2005. Speciation in the Herring Gull Assemblage of North America // *Birding* 05-08: 402-411.
- Kuschert H. 1979. Morphologisch-biometrische Untersuchungen an Silbermowen (*Larus argentatus*) einer Binnenlandkolonie Schleswig-Holsteins // *Vogelkunde* **6**: 87-112.
- Liebers D., Helbig A.J., Knijff P. 2001. The genetic differentiation and phylogeography of gulls in the *Larus cachinnans-fuscus* group (Aves: Charadriiformes) // *Molecular Ecology* **10**: 244-246.
- Liebers D., Helbig A.J. 2002. Phylogeography and colonization history of Lesser Black-backed Gulls (*Larus fuscus*) as revealed by mtDNA sequences // *J. Evol. Biol.* **15**, 6: 1021-1033.
- Liebers D., Knijff P., Helbig J. 2004. The Herring gull complex is not a ring species // *Proc. Royal Soc. London. B.* **271** (1542): 893-902.
- Mierauskas P., Greimas E., Buzun V. 1991. A comparison of morphometrics, wing-tip pattern and vocalizations between Yellow-legged Herring Gulls (*Larus argentatus*) from eastern baltic and *Larus cachinnans* // *Acta ornithol. lituanica* **4**: 3-26.
- Neubauer G., Koshelev A.I., Koshelev V.A., Zagalska M. 2001. Morphological variation and sex dimorphism in adult Azov Yellow-legged Gull *Larus cachinnans cachinnans* // *Бранта* **4**: 109-117.
- Panov E.N., Monzikov D. 2002. Status of the form *barabensis* within the "*Larus argentatus-cachinnans-fuscus* complex" // *Brit. Birds* **93**: 227-241.
- Snell R.R. 1991. Variability plumaged Icelandic Herring Gulls reflect founders not hybrids // *Auk* **108**: 329-341.
- Stegmann B.K. 1934. Über die Formen der grossen Möven «subgenus *Larus*» und ihre gegenseitigen Beziehungen // *J. Ornithol.* **72**, 3: 340-380.
- Sternkopf V., Liebers-Helbig D., Zhang G., Helbig A.J., Knijff P. 2010. Introgressive hybridization and evolutionary history of herring gull complex revealed by mitochondrial and nuclear DNA // *BMC. Evolutionary Biology* **10**: 348.
- Voos K.H. 1959. Geographical variations of the Herring gull, *Larus argentatus*, in Europe and North America // *Ardea* **47**, 3/4: 176-187.
- Yesou P. 2002. Systematics of *Larus argentatus-cachinnans-fuscus* complex revisited // *Dutch Birding* **24**: 271-298.

**Geographic variation, the system and the evolution of gulls of complex  
*Larus argentatus* Pontoppidan, 1753 – *Larus cachinnans* Pallas, 1811  
inhabiting the Russia**

L.V.Firsova

On the big collection material – 192 specimens – geographical variability of dimensional and painting signs at adult large white-headed seagulls subgenus *Larus*, living in the north of Russia from Barents Sea to Anadyr and in the south – from Black Sea to Transbaikalia is investigated. Quantitative methods of an estimation of variability on areas are used and regions where there is a change of tendencies of variability are revealed. In the north of such region it is located from northern coast of the White Sea to the bottom current of the rivers of Pechora and Ob where the small and dark form lives. On Tajmyre explosion of variability of signs is registered that allows to assume a hybrid origin of this population. In territory from Novosibirsk islands to Anadyr inclusive representatives of uniform population live. Southern populations are characterised bigger differentiation of morphological signs and smaller degree of them variability in comparison with the northern. The *Larus argentatus* – *Larus cachinnans* complex is not ring species. It is the combinations of the specieses and subspecieses heterogeneous by their different origin. Now in Russia 5 specieses of the *L. argentatus* – *L. cachinnans* complex inhabit: *Larus argentatus* Pontoppidan, 1763, *Larus heuglini* Bree, 1876 (*L. h. heuglini* Bree, 1876, *L. h. barabensis* Johansen, 1960), *Larus vegae* Palmen, 1887 (*L. v. vegae* Palmen, 1887, *L. v. mongolicus* Sushkin, 1925), *Larus cachinnans* Pallas, 1811 and *Larus armenicus* Buturlin, 1934.

