

**ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ТРЕНДЫ
ОКРАСКИ ОПЕРЕНИЯ ХИЩНЫХ ПТИЦ (AVES:
FALCONIFORMES) КАК ОТРАЖЕНИЕ ИХ
ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОГЕОГРАФИИ**

А.А. Мосалов¹, Е.А. Коблик²

¹ Московский педагогический государственный университет,
кафедра зоологии и экологии, ул. Кибальчича, д. 6, корп. 5,
Москва, 129278, Россия.

e-mail: rallus@yandex.ru

² Зоологический музей МГУ, ул. Большая Никитская, 6,
Москва, 125009, Россия.

e-mail: koblik@zmmu.msu.ru

**ECOLOGICAL AND GEOGRAPHICAL TRENDS OF
RAPTOR COLORATION (AVES: FALCONIFORMES)
AS AN EFFECT OF THEIR EVOLUTIONARY
BIOGEOGRAPHY**

A.A. Mosalov¹, E.A. Koblik²

¹ Moscow State Pedagogical University, Department of Zoology &
Ecology, Kibalchicha str. 6, build. 5, Moscow, 129278, Russia.

² Zoological Museum of Moscow University,
Bolshaya Nikitskaya Str. 6, Moscow, 125009, Russia.

To reveal eco-geographical trends of plumage coloration in birds of prey, a data matrix was constructed and a statistical analysis of 115 parameters has been carried out. Based on high diversity and worldwide distribution, four raptor genera were chosen as models. Members of these genera were examined to establish correlations between elements of pattern, coloration, body metrics, biotopic and trophic links and geographical distribution. During data processing some of the well-known or expected principles found no statistical support; at the same time other new trends were discovered. Finally, for each examined genus (hawks, falcons, buzzards, harriers) and

their total sum a number of reliable correlations have been found which may give possible clues to their evolutionary biogeography. Existence of geographical parallelisms in coloration among different raptor genera has been statistically proven. However, no definite mimicry expressions have been found between sympatric species. It is shown that similar preferences in habitat would lead to coloration similarities in species of different systematical groups. Correlations between coloration elements, body size and primarily ornithophagy are established. At the same time the absence of colour similarities between ornithophags and saurophags gives suggestions of different functional structure in predator-prey interactions in these groups. It has been found that individual morphism positively correlates with large body size but not with trophic preferences. Sexual dimorphism found to be a characteristic feature for small non-ornithophagous predators. For the model groups, three basic trends were revealed that connect evolution of coloration with the eco-morphological specialization of raptors.

Полиморфизм окраски оперения соколообразных (Falconiformes) неоднократно становился объектом изучения орнитологов, но само разнообразие индивидуальных, возрастных, половых и географических вариаций нарядов хищных птиц делает исследования чрезвычайно трудоемкими. Наибольший интерес представляют эволюционно молодые таксоны, представленные в современной фауне большим числом близкородственных и экологически сходных видов, имеющих суммарно практически всесветное распространение. Именно в таких надвидовых комплексах мы вправе ожидать необходимый для биологических заключений континуум изменчивости окраски оперения.

В качестве модельных групп, которые отвечают этим требованиям, нами были выбраны четыре наиболее крупных рода Falconiformes, в совокупности охватывающих почти половину видового состава отряда. Это Соколы (*Falco*, 35–40 видов) из семейства Falconidae и Ястребы (*Accipiter*, до 50 видов), Канюки (*Buteo*, 28–30 видов), Луни (*Circus*, 13–15 видов) из семейства Accipitridae. Представители указанных родов демонстрируют разные эколого-эволюционные направления развития способов охоты у хищных птиц. Кроме того, ряд исследователей, базируясь как на морфологических, так и на молекулярно-генетических данных, высказывают мнение о полифилетическом происхождении соколообразных и их возможном разделении на отряды Falconiformes и Accipitriformes (Ericson, 2008; Hackett et al.,

2008). В этом случае конвергентное сходство в окраске оперения выбранных таксонов становится еще более интересным для изучения.

Трофические связи и способ питания абсолютного большинства Соколообразных приводят к возникновению временных экологических систем, включающих собственно хищника и его потенциальную жертву. В таком взаимодействии хищная птица представляет собой активный элемент. Несмотря на отсутствие в настоящее время строгих доказательств, возможность коэволюции между компонентами пары хищник-жертва неоднократно обсуждалась в литературе (Futuyma, Slatkin, 1983). Теоретически она должна приводить к взаимному дальнейшему усовершенствованию способностей, как хищника, так и жертвы. В паре хищник-жертва, как правило, происходят визуальные контакты, в которых происходит взаимное опознавание. Оно определяется как очертанием силуэта (пропорциями) животного, так и его окраской. Вероятно, что для жертв с развитой визуальной коммуникацией, обладающих цветовым зрением (птицы и ящерицы), в опознавании хищника его окрасочные характеристики играют ведущую роль. Отсюда возникает естественный вопрос — существуют ли окрасочные характеристики, общие для хищных птиц-орнитофагов и/или заурофагов¹, по сравнению с хищными птицами, специализирующимися на питании другими группами животных (млекопитающими, амфибиями, змеями и др.).

Цель настоящей работы — проследить эколого-географические тренды в окраске оперения представителей модельных групп хищных птиц, имеющих всесветное распространение.

В процессе работы были поставлены следующие конкретные задачи:

1. Обнаруживаются ли видимые географические тренды в окраске оперения птиц как по родам и размерным группам, так и в целом, по отдельным ключевым признакам окраски или по превалированию определенных цветов.
2. Прослеживаются ли связи между типом окраски и типами предпочитаемых местообитаний у представителей модельных родов хищных птиц.
3. Существует ли зависимость между ястребиным типом рисунка, а также долей дискретных контрастных элементов рисунка оперения и степенью орнитофагии и заурофагии в различных размерных группах хищных птиц.

¹ понятие более узкое, чем герпетофаги, охотящиеся на самых разнообразных рептилий и амфибий).

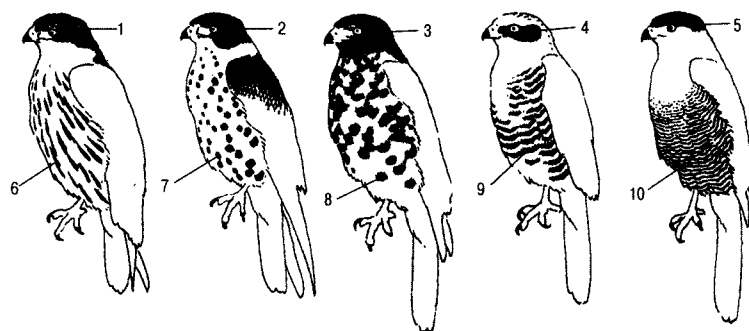


Рис. 1. Примеры наиболее часто встречающихся у разных таксонов хищников типов рисунка на голове и нижней части тела (из Ferguson-Lees, Christie, 2006):

1 — капюшон, 2 — капюшон, объединенный с маской, ошейник, 3 — капюшон, объединенный с маской и горловым пластроном, 4 — маска, 5 — шапочка, 6 — продольные (настовольные) пестрины, 7 — крапины, 8 — пятна, 9–10 — поперечные пестрины (ястребиный рисунок).

Fig. 1. Examples of the most common head and underparts markings to be found in different taxons of raptors (from Ferguson-Lees, Christie, 2006): 1 — hood, 2 — hood with mask, collar, 3 — hood with mask and throat-plastron, 4 — mask, 5 — cap, 6 — stripes, 7 — spots, 8 — patches, 9–10 — bars (hawk pattern).

4. Существует ли зависимость между наличием цветовых морф и/или наличием полового диморфизма и долей питания птицами по размерным группам и в целом.

Материал и методика

Говоря об окраске оперения птиц, мы четко разделяем два понятия: расцветка и рисунок. Расцветка оперения — наличие тех или иных цветов, тонов, оттенков, определяемых присутствием пигментов, их концентрацией и состоянием, а в ряде случаев — отражающей определенной волны солнечного спектра структурой пера. Рисунок оперения — локализация, топография и форма различных пигментных пятен на корпусе птицы, а также участие тех или иных партий оперения (или отдельных перьев) в формировании этих пятен. Учитывая большую вариабельность у птиц рисунка оперения, чем расцветки, именно изучение закономерностей изменчивости рисунка следует

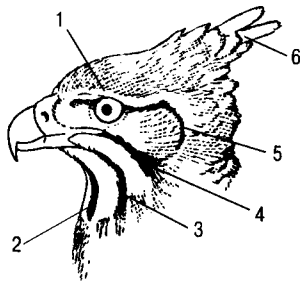


Рис. 2. Пример локализованных на голове хищника мелких элементов расчленяющего рисунка и других опознавательных черт (из Ferguson-Lees, Christie, 2006):

1 — бровь, 2 — подбородочный штрих, 3 — челюстной штрих, 4 — ус, 5 — заушная скобка, 6 — хохол.

Fig. 2. An example of head pattern showing minor parts of disruptive coloration and other identification marks (from Ferguson-Lees, Christie, 2006):

1 — eyebrow, 2 — chin stripe, 3 — malar stripe, 4 — moustache, 5 — eared stripe, 6 — crest.

считать наиболее плодотворным, как для таксономических и филогенетических исследований, так и для работ этологического плана (Коблик, Мосалов, 2001, 2006).

Для статистического анализа окраски оперения модельных групп хищных птиц была разработана единая система, которая базируется на выделении трех групп признаков, позволяющих формализовать описание рисунка и расцветки. Первая группа включает форму контрастных элементов рисунка (рис. 1). Вторая — цветность отдельных партий оперения. Третья — локализацию элементов рисунка на теле птицы (рис. 2). Всего было выделено более 90 окрасочных признаков. Анализировалась только окраска взрослых самцов, поскольку, как и у большинства других птиц, именно наряд взрослого самца обладает наиболее полным набором апоморфных признаков и видоспецифичных маркеров. В анализ были включены также такие параметры как наличие или отсутствие полового диморфизма и индивидуального морфизма. На базе выделенных признаков составлялась матрица, где фиксировалось наличие или отсутствие соответствующего признака. Для описания цветовых вариаций были выбраны пять наиболее общих дискретных вариантов цвета — серый, черный, белый, бурый и рыжий, которые легко идентифицируются. Для анализа эколо-

го-морфологической специфики все виды были разделены на три размерные группы по длине тела и массе. Орнитофагами или заурофагами считали те виды, у которых доля птиц или ящериц в питании была не ниже 50%. Были выделены следующие генерализованные типы местообитаний: (1) закрытые пространства (леса разных типов), (2) полуоткрытые мозаичные пространства (саванна, околородные местообитания, горы и др.), (3) открытые, в том числе аридные, пространства (поля, луга, тундры, степи, пустыни). Для сопряжения полученных данных с географическим распространением видов было использовано общепринятое зоогеографическое (в том числе орнитогеографическое) деление суши на области и подобласти (напр., Штегман, 1938; Дарлингтон, 1966; Второв, Дроздов, 1978).

Для оценки связи между качественными признаками, не поддающимися какой-либо количественной оценке и, следовательно, ранжировке, были использованы варианты коэффициента сопряженности. Под связью в таком случае понимают зависимость появления определенного признака одной группы от появления или отсутствия признаков другой группы. Общим для коэффициентов сопряженности является оценка значимости их через критические значения критерия χ^2 . Условия применения коэффициента сопряженности те же, что и критерия χ^2 : с помощью обоих анализируют распределение в различных (в данном случае качественных) группах частот какого-либо события, т.е. дискретных величин, выраженных целыми числами (Малета, Тарасов, 1982). В случае применения пакета программ STATISTICA 6.5 был выбран коэффициент взаимной сопряженности Пирсона. Преимущество его перед обычным χ^2 в том, что он легче интерпретируется, так как диапазон его изменений — в пределах от 0 до 1 (где 0 означает полную независимость). Кроме того, экспресс-оценки взаимосвязи между различными параметрами оценивались с помощью методов непараметрических корреляционных статистик Гамма и Кендалла. В этом случае значение выделяемого р-уровня принималось равным 0,001. Ограниченный объем публикации не позволяет привести численные значения коэффициентов сопряженности и корреляции для всех сравниваемых параметров, поэтому в тексте они опущены.

Материалом для описаний и создания расчетной матрицы стало изучение коллекций хищных птиц Зоологического музея МГУ, коллекции кафедры зоологии и экологии МПГУ, литературные данные (Grossman, Hamlet, 1964; Brown, Amadon, 1968; Wattel, 1973; Weick, Brown, 1980; del Hoyo et al., 1994; Kemp A., Kemp M. 1998; Forsman, 1999; Ferguson-Lees, Christie, 2001; Wheeler, 2003).

Результаты и обсуждение

Результаты статистической обработки во многих случаях позволили подтвердить тренды, уже известные специалистам. В то же время другие известные или ожидаемые закономерности статистически не подтвердились, но удалось вычленить иные достоверные корреляции, «не видимые» при сравнениях «невооруженным глазом».

Ястребы¹

Ястребы представляют собой универсальный тип маневренных орнитофагов-полифагов лесных, в меньшей степени полуоткрытых (редколесья, саванны, лесостепи) местообитаний. Для этого экологического типа характерны недлинные широкие крылья, длинный хвост, относительно длинные ноги с крупной цепкой лапой. Наиболее крупные ястребы, представлены группой «тетеревятников» (4 вида подрода *Astur*) имеют общую длину 50–70 см, при размахе крыльев 90–130 см и весе от 500 г до 2 кг. Самые мелкие представители рода (*Accipiter minullus*, *A. superciliosus*, *A. striatus* и др.) достигают длины 24–30 см, имея массу 75–140 г и размах крыльев 50–70 см. Размеры подавляющего большинства ястребов варьируют между этими крайними величинами (т.е. — с дрозда, голубя или ворону). По окраске ястребы представляют собой достаточно мономорфную группу. Верх тела (включая верх и бока головы, верхнюю сторону крыльев и хвоста), обычно серый, сизый, реже буроватый или черный. Низ тела обычно светлый с характерной (т.н. «ястребиной») рябью из поперечных пестрин, иногда нерезких или сливающихся в однотонный пластрон. В окраске низа тела часто присутствуют охристые или рыжие оттенки. На хвосте, как правило, чередуются поперечные темные и более светлые полосы. Молодые птицы в целом выглядят более пестрыми, как сверху, так и снизу. Они буровато-серые сверху, с более светлым низом, исчерченным темными продольными, каплевидными или стреловидными пестринами, не образующими частого правильного поперечного рисунка. В отличие от взрослых особей, окраска груди и брюха молодых ястребов никогда не бывает однотонной (лишь одна подвидовая форма составляет исключение).

Выявленные методами статистического анализа особенности расцветки и рисунка оперения, имеющие географическую приуроченность, в целом сочетаются с общими географическими трендами ок-

¹ роды приводятся в порядке убывания числа видов.

раски ястребов (Мосалов, Апарова, 2006). По совокупности контрастных элементов рисунка оперения выделяется группа ястребов, обитающих в зоне тропических лесов Африки и Южной Америки. Для них характерны контраст испода крыла с низом тела, контрастные надхвостье и подхвостье, хвост иного цвета, чем верх тела, контрастные, по сравнению с цветом брюха «штаны» и т.д. Характерный для многих видов ястребов поперечно-полосатый рисунок оперения брюха, который входит в качестве ключевого элемента в так называемый «ястребиный тип окраски», приурочен к циркумбореальной, средиземноморской, китайско-гималайской, мадагаскарской и австралийской подобластям. Интересно, что цветность самих пестрин коррелирует с географическим распространением видов. Черные и серые пестрины в целом характерны для птиц, обитающих в бореальных областях Старого и Нового Света. Бурый цвет пестрин свойственен ястребам индийской, малайской и папуасской подобластей. Рыжие пестрины свойственны ястребам Южной Америки, причем как распространенным в горных и аридных областях, так и обитателям влажных тропических и субтропических лесов. Ястребиный тип рисунка достоверно отрицательно коррелирует с принадлежностью к крупной размерной группе. Наоборот, для видов, отнесенных к средней размерной группе, прослежена достоверная положительная корреляция с этим признаком. Подтверждена явная ярко выраженная географическая локализация некоторых уникальных признаков рисунка оперения. Подбородочный штрих характерен для ястребов, распространенных в основном в восточных регионах Старого Света, вплоть до Сулавеси. У ястребов, обитающих в папуасской и австралийской подобластях, ярко выражен контрастный ошейник, совпадающий по цвету с низом тела. Белые округлые пятна на рулевых перьях свойственны ястребам Африки и Малайского архипелага. Рыжие элементы в расцветке оперения имеют менее четко выраженные корреляции с особенностями таковой в различных зоогеографических областях. Выявлено некоторое увеличение их доли в расцветке ястребов на Новой Гвинее и прилегающих островах, в Австралии, а также в экваториальной Африке. Темные (черные или бурые) тона оперения свойственны ястребам, населяющим Африку к югу от Сахары, а также Полинезию. Половой диморфизм в окраске оперения характерен для ястребов, распространенных в Старом Свете, за исключением арктических и субарктических областей.

Большинство видов ястребов населяют леса различных характеристик, поэтому выявить корреляции между разными компонентами

окраски оперения представителей рода и их обитанием в выделенных типах местообитаний не представлялось возможным. Установлено только, что существуют достоверные положительные корреляции между распространением ястребов в лесу и некоторыми элементами контрастности рисунка оперения, такими как контрастное надхвостье и однотонный, без полос, хвост.

При всем разнообразии расцветки и рисунка оперения ястребов, выраженная орнитофагия оказалась достоверно сопряжена с небольшим количеством окрасочных признаков. Выявлена положительная корреляция между степенью орнитофагии и ястребиным рисунком на брюхе, однотонной окраской верха тела, светлым затылочным пятном, пестрым исподом крыла (что складывается в «образ» типичного ястреба), а также рыжим подхвостьем и черным низом тела. По размерным характеристикам обнаружена достоверная положительная корреляция между высоким процентом птиц в спектре питания и принадлежностью к крупной и средней размерным группам хищников, а отрицательная корреляция — с принадлежностью к мелкой размерной группе. В случае специализации ястребов на питании ящерицами, наблюдается обратная картина — положительная достоверная корреляция с мелкими размерами тела.

Соколы

Морфологически и экологически настоящие соколы не столь единообразны как ястребы. В связи с этим и внутриродовая систематика для рода *Falco* разработана лучше, чем для рода *Accipiter*. Уверенно выделяют несколько эколого-морфологических группировок, которым нередко придается статус подродов, однако некоторые из них, возможно, представляют собой искусственные объединения. Большинство видов рода (группы собственно *Falco*, *Notofalco*, *Hierofalco*, *Rhynchodon*, до 20 видов) относятся к типу скоростных воздушных охотников открытых пространств (в лесных стациях — надкронников), преимущественно орнитофагов. Пустельги и кобчики (*Cerchneis*, *Disodectes*, *Erythropus*, 15–16 видов) освоили другой стиль охоты — небыстрый патрульный полет над открытыми стациями с зависанием на месте и последующей атакой на наземную добычу (насекомых, мелких млекопитающих и рептилий). Наконец, соколы двух групп (*Hieracidea*, *Aesalon*, 3–5 видов) некоторыми морфологическими признаками, биотопическими предпочтениями (преимущественно закрытые стации), способами охоты (маневренное преследование) в определенной степени сходны с ястребами. Для большинства соколов характер-

ны относительно плотное сложение, заостренные длинные крылья, средней длины хвост и ноги. Подавляющее большинство видов имеют размеры с голубя, галку. Крупные соколы (кречет и близкие виды) — больше вороны и сопоставимы с тетеревятником (45–60 см в длину, при размахе крыльев 100–135 см и массе 800–1200 г). Наиболее мелкие соколки (пустельги островов Индийского океана, воробыная пустельга) весят 73–200 г при длине 15–30 см и размахе крыльев 45–60 см. Таким образом, размерные характеристики соколов укладываются в тот же диапазон, что и у ястребов. Приблизительно сходно у них и численное соотношение размерных групп.

Не столь однородными, как ястребы, выглядят соколы по окрасочным характеристикам. Фон верха и низа тела варьирует в широких пределах (от белого и рыжего, до сизого и черного) причем контраст между спинной и брюшной стороной может быть как очень резким, так и отсутствовать вовсе. Пестрины имеют разную форму, нередко рисунок имеет тенденцию к редукции или полностью исчезает. Половой диморфизм в окраске может как отсутствовать, так и быть предельно резким (мелкие виды). Индивидуальный морфизм в большей мере характерен для крупных видов. Молодые птицы отличаются от взрослых меньшей контрастностью оперения (сизые и черные тона замещены бурыми, рыжие — буровато-охристыми, белый тон — сероватым или охристым), меньшим развитием рисунка из продольных, каплевидных (но не поперечных) пестрин, более тусклой окраской неоперенных частей тела.

На фоне широкого варьирования признаков окраски для рода в целом группировки соколов, выделенные по эколого-морфологическим признакам, демонстрируют определенное единство типа рисунка и расцветки оперения.

Как ни странно, статистический анализ не показал бесспорных и ярких корреляций между различными признаками расцветки и рисунка соколов и их географическим распространением. Исходя из видового богатства пустельг в саваннах Африки, и на островах Индийского океана, мы ожидали, что для этих регионов будут заметно преобладать рыжие элементы окраски птиц. Однако эти признаки, по-видимому, были нивелированы обилием здесь же других видов соколов, и в Южной Америке повышенный процент видов с рыжими элементами получился столь же достоверным статистически. Для видов западного полушария оказалась также характерной контрастная шапочка на голове, а для видов, обитающих в Центральной и Южной Америке (но без островов Карибского бассейна), — темное брюхо. Для голар-

ктических видов в целом более типичен ошейник, контрастирующий с цветом спины и головы. Пестрины на голове характерны для соколов островов Индийского океана, серые или черные пестрины на брюхе — для видов тропической Америки (исключая острова), а контраст испода крыльев и низа тела — для соколов самых разных регионов Африки и Евразии. Отрицательные тренды выявились между рыжими элементами окраски и обитанием в Арктике и Субарктике, между серым цветом верха и обитанием на Новой Гвинее, черной головой и обитанием в Центральной Азии, Южной и Экваториальной Африке. Половой диморфизм оказался в наибольшей степени свойственен видам лесной и степной зон Палеарктики, видам Экваториальной и Южной Африки, Малайского архипелага и тропиков Южной Америки. Индивидуальный же морфизм у соколов положительно коррелирует с обитанием в Неарктике и островах Карибского бассейна и отрицательно — с обитанием в открытых и полуоткрытых пространствах Африки, Передней и Средней Азии, Индостана и Дальнего Востока.

Интересными оказались статистически достоверные закономерности, связанные с биотопическим распределением соколов. Степень полового диморфизма положительно коррелирует с обитанием в открытых пространствах и отрицательно — с обитанием в закрытых пространствах. Индивидуальный же морфизм от этих переменных не зависит. Для соколов, предпочитающих лесные биотопы, в целом более характерны темные тона по всему корпусу или хотя бы однотонный темный (часто — черный) верх в сочетании с темным капюшоном и охристым низом, отсутствие или слабая выраженность неупорядоченных пестрин или продольного рисунка. У видов открытых ландшафтов, напротив, отчетливо видны тенденции к проявлению рыжих тонов и продольного рисунка, при отрицательной корреляции с ястребиным (поперечным) рисунком низа тела, наличием однотонных черных партий оперения.

Индивидуальный морфизм и половой диморфизм у соколов положительно коррелируют с наличием рыжего хвоста и продольного рисунка на верхней стороне тела и отрицательно — с выраженностью поперечного ястребиного рисунка. Половой диморфизм также более типичен для видов с рыжим верхом, серой, или рыжей головой и не свойственен видам с однотонным и темным верхом.

Для крупных соколов характерными оказались бурый верх и контрастирующий с окраской верха хвост, нехарактерными — рыжие тона в окраске. Для видов средних размеров более типичны черные (темные) верх и низ (или только брюхо), наличие маски, общая контраст-

ность рисунка; нетипичны — пестрый или рыжий верх. У мелких соколов чаще, чем в среднем для группы проявляются такие признаки как рыжий верх, рыжая голова, контрастирующие с соседними партиями оперения хвост или подхвостье, бурые пестрины на брюхе и реже — пятна или черные поля в окраске низа и «штанов», черные или серые пестрины на брюхе, бурая окраска хвоста.

Орнитофаги и заурофаги достоверно отличаются от других трофических групп соколов по разным комплексам признаков. Для первых типичны средние (но не мелкие!) размеры, черный однотонный верх (включая голову и хвост), наличие маски и уса, черный или серый тон пестрин на брюхе, преобладание ястребиного рисунка. Нетипичны рыжий или пестрый (включая голову) верх, рыжий хвост, серая голова, бурые пестрины на брюхе, контраст между окраской низа тела и испода крыла. Для вторых характерны рыжий хвост и белое подхвостье, нехарактерны — черный верх, серый хвост, наличие маски и уса, контрастирующая с окраской верха голова. Показательно, что различия между орнитофагами и заурофагами не менее сильны, чем между любой из этих групп и соколами-миофагами, что вероятно связано с разницей в приемах охоты соколов на птиц и рептилий.

Канюки

Среднего размера и крупные (с ворону и крупнее) хищные птицы с широкими крыльями и относительно коротким хвостом. Крупнейшие виды (обитатели степей и прерий Центральной Азии и Северной Америки мохноногий курганник и королевский канюк) достигают в длину 66–71 см, весят иногда свыше 2 кг, имеют размах крыльев 140–170 см. Самый мелкий вид (обитатель тропической Америки дорожный канюк) при длине 33–41 см, имеет массу 250–300 г и размах крыльев около 80 см. В отличие от прочих сравниваемых родов, канюки распределены по земному шару неравномерно. В Новом Свете (предполагаемый центр возникновения канюков и близких родов) обитает две трети видов *Buteo*, в Палеарктике и Африке — треть, в тропической Азии встречается лишь один вид на зимовках, в Океании (Новая Гвинея, Полинезия), Австралии и на островах Малайского архипелага группа отсутствует. Большинство канюков — хищники открытых и полуоткрытых пространств, хорошие парители с небыстрым и мало-маневренным полетом, миофаги. Для многих видов типична манера зависать на одном месте для лучшего обнаружения наземной добычи, трепеща крыльями вперед-назад. Некоторые тропические виды можно отнести к полифагам, они обладают маневренным полетом, часто

охотятся из засады, добывают преимущественно амфибий и рептилий, а также птиц и крупных беспозвоночных. Окраска разнообразна, часто яркая, контрастная, широко развиты явления индивидуального и географического морфизма, половой диморфизм и возрастные различия в расцветке и рисунке выражены слабо. Иногда несколько мелких видов из тропиков и субтропиков Америки, населяющих преимущественно закрытые местообитания, обладающих «ястребиной» окраской и ястребиными манерами охоты, выделяют в самостоятельные роды или подроды *Asturina*, *Rupornis*, *Buteola*. Группировка курганников и мохноногих канюков (*Archibuteo*, 4 вида) по ряду параметров обнаруживает отчетливые параллели с группой кречета-балобана (*Hierofalco*, 4–5 видов) из рода *Falco*. Это наиболее крупные для своего рода размеры, обитание в открытых пространствах Арктики и пустынно-степной зоны, неяркая и неконтрастная расцветка с сохранением варьирующего анцестрального рисунка, ярко выраженный индивидуальный морфизм при слабом проявлении полового диморфизма в окраске.

Несмотря на разнообразие окраски, связанной с высокой степенью внутривидового морфизма, а также возможной искусственностью включения в род *Buteo* некоторых подродовых группировок, на основе статистического анализа удалось очертить некоторые географические тренды расцветки и рисунка оперения канюков. Группа канюков аридных и горных районов Южной Америки характеризуется высокой степенью олигомеризации элементов рисунка оперения. Комбинация рыжих, темно-серых и белых тонов расцветки, обеспечивает этим видам яркое контрастное оперение. Для них характерна достоверная положительная корреляция с проявлениями таких признаков как однотонный низ тела, отсутствие пестрин на верхней его стороне, однотонная темная голова и рыжая голова, контрастный испод крыльев. В то же время, для канюков, обитающих в лесной зоне Южной Америки, выявлена достоверная положительная корреляция с развитием ястребиного поперечно-полосатого рисунка на брюхе. Другой комплекс признаков характерен для голарктической группы канюков. Это, прежде всего, преобладание бурого цвета в расцветке оперения брюха и спины, наличие пестрин на верхней стороне тела. Для представителей рода, обитающих в Средиземноморье и в Африке, выявлено превалирование пятнистого или крапчатого рисунка на брюхе. Для них также установлена достоверная положительная корреляция с такими признаками как рыжий хвост, рыжий верх тела, рыжее подхвостье, рыжая голова, что указывает на превалирование в этой группе канюков рыжих элементов расцветки оперения.

Разнообразие местообитаний, занимаемых канюками, позволяет проследить связь признаков расцветки и рисунка оперения различных видов с особенностями ландшафтов в рамках выделенной типологии (см. стр. 304). Для окраски оперения видов, обитающих в закрытых и полужакрытых ландшафтах характерна положительная корреляция с проявлением таких признаков, как контрастный испод крыла, крапчатый или пятнистый рисунок на брюхе, рыжая голова, отсутствие пестрин на спине и голове. Не получили подтверждений теоретически ожидаемые связи между ястребиным поперечно-полосатым рисунком низа тела и лесными местообитаниями. В то же время для видов открытых пространств выявлены достоверные положительные корреляции с общим рыжим тоном в расцветке оперения.

Географическое распределение размерных групп канюков в целом согласуется с классическим принципом Бергмана. В Голарктике и Андо-Патагонии преобладают более крупные виды. Виды средней размерной группы (длина тела 35–45 см) достоверно превалируют только в Полинезии, в то время как мелкие виды канюков — в тропической Америке. Однако выявить статистически достоверные признаки окраски оперения, характерные для размерных групп, удалось только для крупных видов с длиной тела более 50 см. Им присуща темная, в той или иной степени однотонная расцветка, без выраженных дискретных элементов рисунка оперения (однотонный хвост и низ тела, темное, бурое оперение на брюхе, однотонные «штаны» и т.д.). Если проследить связь размеров тела с типом ландшафта, то выявляется следующая закономерность. Более крупные виды преобладают в открытых местообитаниях, а представители средней размерной группы — в лесных.

Полифагия, свойственная представителям рода *Buteo*, дает богатый материал для анализа связи признаков окраски оперения с типом питания. Однако ожидаемая связь между ястребиным типом окраски и преобладанием птиц в спектре питания хищников статистически не подтвердилась. Напротив, установлена достоверная положительная корреляция между специализацией канюков к добыче птиц и ящериц и темной или черной однотонной окраской оперения. Вполне ожидаемой выглядит выраженная корреляция, устанавливающая связь между канюками-орнитофагами и лесными местообитаниями.

Луни

Компактная и морфологически единая группа хищников, филогенетически близкая ястребам и змееядам. Длина 40–61 см, размах кры-

льев 95–142 см, масса 250–1080 г. Населяют нелесные, как правило, увлажненные станции — от зарослей околородной растительности и луговых пойм до низкотравных степей и саванн. Основной способ охоты — достаточно маневренный «бреющий» полет над субстратом, добычу берут с земли, либо преследуют ее низко над землей (водой). В определенном смысле это эквивалент ястребов в открытых пространствах.

Из всех представителей семейства ястребиных, для луней характерен наивысший уровень полового диморфизма — у большинства видов самец и самка окрашены принципиально различно. У мономорфных (или приближающихся к мономорфным) видов луней оба пола могут иметь примитивную (приближающуюся к самочьей) окраску, либо самка может приближаться по окраске к «продвинутому» самцу. Молодые (включая первогодков), как правило, похожи на самку, однако у некоторых видов имеют особый тип окраски, по ряду признаков более продвинутый, чем окраска самки. Второгодки имеют промежуточные наряды. Для трех видов известны темные морфы с практически однотонным корпусом, но более светлыми (и иногда сохраняющими полосатость) рулевыми и маховыми перьями. Можно условно выделить две группы луней — «светлые», обычно обитающие в более открытых ландшафтах, преимущественно миофаги и — «темные», точнее «болотные», характерные для увлажненных станций с высокой растительностью, преимущественно орнитофаги. Особняком стоит австралийский пятнистый лунь — наиболее «лесной» по биотопическим предпочтениям, а по окраске обнаруживающий сходство с хохлатыми змееядами (*Spilornis*).

Статистически достоверными оказались положительные корреляции между рыжим цветом пестрин на брюхе, наличием крапчатого низа и вершинной полосы на хвосте — с обитанием в западном полушарии. Пестрая окраска «штанов» более типична для луней Неарктики, Центральной Америки и Карибского бассейна, Австралии с Океанией, контрастное надхвостье — для африканских видов, отсутствие полового диморфизма — для видов Австралии и Океании. Некоторые тренды распределения признаков, обусловленные наличием в регионе вида с характерным паттерном окраски, при общей малочисленности группы, мы не принимали во внимание (например, наличие контрастной маски у луней Южной Америки или преобладание бурой окраски у луней Океании). Обитание в открытых пространствах положительно коррелирует у луней с серым (включая голову) верхом тела, присутствием продольного рисунка на нижней стороне тела и

пестрин на груди и отрицательно — с бурым верхом и наличием пестрин на голове. Для луней более закрытых биотопов характерны пестрый верх, контрастное надхвостье и хвост иного цвета, чем спина. Половой диморфизм обычно сочетается у луней со светлым низом (включая подхвостье) и не сочетается с полосатым или бурым хвостом, однотонной окраской, пестрым исподом крыльев, контрастирующим с окраской низа тела. Наконец, для луней-орнитофагов, по сравнению с лунями иной трофической специализации, характерны индивидуальный морфизм, контрастирующий с низом тела пестрый испод крыльев и темный низ брюха, а нехарактерны серый верх, светлый низ, хвост с узкими полосами или широкой предвершинной полосой.

Общие корреляции

Статистическая обработка массива данных по всем 135 видам хищных птиц четырех модельных родов показала ряд закономерностей. Из трендов, не касающихся напрямую признаков окраски, назовем отрицательную связь мелких размеров и положительную — крупных размеров с обитанием в открытых и полуоткрытых ландшафтах. Обитание в лесных ландшафтах положительно коррелирует со средними размерами хищников и их орнитофагией (а также орнитофагией и заурофагией, взятых вместе), а отрицательно — с крупными размерами и наличием полового диморфизма в окраске. Как и следовало ожидать, представленность хищников крупного размерного класса во внетропических регионах оказалась выше средней, тогда как мелкие хищники обнаружили тяготение к тропикам и островным территориям. При этом доля заурофагов оказалась достоверно выше среднего в Новом Свете (исключая, разумеется, север) и достоверно ниже — на юге и востоке Азии и в Австралии (исключая, однако, лежащие между этими материками Малайский архипелаг и Новую Гвинею). Интересно, что значимых закономерностей в географическом распределении орнитофагов мы не обнаружили. Противопоставленные другим трофическим группам, орнитофаги+заурофаги наиболее характерны для тропической Америки, а наименее характерны для лесной зоны Евразии, Центральной Азии, Южной Африки, островов Индийского океана и Малайского архипелага.

В первую очередь нас интересовали многообразные связи признаков окраски с экологическими и трофическими предпочтениями птиц и их географическим распространением.

«Усредненный» портрет **лесного хищника** выглядит следующим образом: окраска в целом неконтрастная, низ однотонный или с «ястребиным» рисунком, верх также однотонный, бурый. Крылья одного цвета с верхом. Голова однотонная серая, а хвост — бурый с широкими полосами или черный. Нет серых тонов в окраске хвоста и низа тела. Рыжие тона могут проявляться в окраске низа тела (пестрины, «штаны», охристый оттенок по всему низу) но не головы, хвоста и верха тела. Тона головы, горла и груди не сливаются в единое цветовое поле. Многие «расчленяющие» элементы рисунка головы (ус, маска, бровь, заушная скобка) отсутствуют, но часто развиты капюшон, ошейник (контрастирующий с верхом тела) или затылочное пятно.

Хищник открытых пространств, напротив, чаще имеет продольные пестрины по рыжему фону верха, рыжий хвост с одной вершинной полосой, серый и крапчатый низ. Голова либо рыжего цвета, либо контрастирует по расцветке со спиной, часто окраска головы и грудного пластрона сливается в единое поле. Обычно развиты контрастная маска и ус. Отрицательны корреляции с ястребиным рисунком, контрастом испода крыла и низа тела, однотонным верхом, охристым низом, черным хвостом, затылочным пятном.

Виды полуоткрытых мозаичных биотопов отличаются от видов открытых пространств повышенными коэффициентами общей «рыжести» и контрастности окраски. Как хвост, так и крылья, надхвостье контрастируют со спиной, на голове могут выделяться шапочка, ус, маска, заушная скобка. Верх обычно с пестринами, а низ — с крапчатым рисунком. Как и у хищников открытых пространств, хвост чаще всего рыжий с вершинной полосой, а грудь и голова объединены в общее цветовое поле. Отрицательны корреляции с охристым низом, белым подхвостьем, черным хвостом, затылочным пятном и подбородочным штрихом.

Из этих описаний заметно, что хищники закрытых биотопов выглядят более обособленными по окраске, чем виды двух других категорий. Напомним также, что в силу биотопических предпочтений луни не участвовали в формировании «архетипа» лесного хищника, а ястребы — в формировании «архетипа» хищника открытых пространств.

Несколько иначе сгруппировались признаки окраски в анализируемых нами трофических группах. Для **хищника-орнитофага** оказались характерными: черные верх тела, голова, «штаны» и черный, либо «ястребиный», низ с поперечными пестринами рыжего или черно-серого цвета. При этом на голове могут выделяться шапочка, отделенная от спины ошейником иного цвета, маска, объединенная с

усом, затылочное пятно. Хвост обычно не контрастирует с верхом и несет широкие поперечные полосы, испод крыльев пестрый и контрастирует с низом тела. Нехарактерны: рыжий верх (включая голову и хвост), любые пестрины и контрасты на верхней стороне тела, крапчатый или продольный рисунок на нижней стороне тела.

Для **заурофага** типичны: верх с продольными пестринами и контрастирующий со спиной (чаще рыжий) хвост с вершинной полосой. Нетипичны: темная голова, серый или бурый хвост, пестрины на брюхе и «штанах», пестрый испод крыльев, объединенная с усом контрастная маска, затылочное пятно. Если статистический анализ проводить совместно для орнитофагов и заурофагов, противопоставляя их другим трофическим группам, в «обобщенном портрете» будут абсолютно преобладать черты орнитофагов в связи с немногочисленностью видов-заурофагов в исследованных родах.

Крупные (длина 50 см и более) размеры хищных птиц положительно коррелируют с коэффициентами контрастности и «черноты». Окраска верха и низа часто бывает одинаковой (преимущественно темной или бурой, иногда белой), но с сохранением контраста корпуса и головы с хвостом, надхвостом, крыльями. Пестрины, как правило, развиты только на нижней части брюха. Голова и грудь нередко объединяются в общее цветовое поле. На хвосте обычно развиты узкие полосы. Для этой размерной категории выявлены отрицательные корреляции с ястребиным рисунком на нижней стороне тела, однотонным верхом, серым цветом головы и верха, рыжим цветом головы и «штанов», пестрым исподом крыльев. Как правило, отсутствуют контрастные элементы на голове.

Для хищников **средних размеров** (длина тела 35–45 см) характерны однотонный верх и рыжий, обычно с ястребиным рисунком, низ. При ином цвете брюха рыжими часто остаются грудной пластрон, подхвостье, «штаны». Бывают развиты контрастный ошейник и капюшон, спускающийся до подбородка. Отрицательные корреляции со средними размерами отмечены для таких признаков как пестрины на голове и груди, продольный рисунок на верхней стороне тела, рыжий верх, контрастное надхвостье, пестрый испод крыльев, узкие полосы или вершинная полоса на хвосте. Отмечена положительная связь хищников этого размерного класса с орнитофагией, а также орнитофагией и заурофагией, взятых вместе.

Мелкие хищники (длина до 35 см) обычно имеют рыжий или серый верх (включая верх головы и крыльев) и светлый или охристый низ. На нижней стороне тела часто развиты пестрины, испод крыльев

также пестрый. На верхней стороне тела может присутствовать продольный рисунок. Хвост серый с вершинной полосой. На голове развиты контрастные элементы — бровь, «накидка» или капюшон, ус, затылочное пятно, продольный подбородочный штрих. Нехарактерны однотонный и темный (бурый, черный) низ, бурый или черный верх, единое цветовое поле для головы и груди, контрасты между окраской спины и окраской крыльев, хвоста. Выявлена отрицательная связь хищников этого размерного класса с орнитофагией, а также орнитофагией и заурофагией, взятых вместе. Отметим, что в формировании «архетипа» мелкого хищника не участвовали канюки и луны, поскольку они не представлены мелкими формами.

Индивидуальный морфизм в окраске хищников оказался связан, как и следовало ожидать, с повышенными коэффициентами контрастности и «черноты» (наличие «пегих» и однотонных темных и светлых морф). Он статистически чаще проявляется у видов с общим цветовым полем груди и головы, однотонным низом тела, продольными пестринами на спинной стороне и груди, а статистически реже — у видов с ястребиным рисунком, серым однотонным верхом, рыже-бурым грудным пластроном. Географически этот морфизм чаще проявляется в Арктике, Северной Америке (включая острова Карибского бассейна) и в холодных областях Южной Америки (Анды, внутритропический юг). Отрицательные корреляции с этим признаком отмечены в Сахаре и на Ближнем Востоке, в Индии, на островах Малайского архипелага. Индивидуальный морфизм характерен для крупных хищников и нехарактерен для мелких.

Половой диморфизм положительно коррелирует с мелкими размерами птиц, контрастами в окраске спины и надхвостья, крыльев, рыжими тонами и продольным рисунком на верхней стороне тела, наличием пестрин на груди и брюхе, общим цветовым полем для груди и головы. Отрицательными оказались корреляции полового диморфизма со средними размерами, с однотонными верхом и низом, рыже-бурым грудным пластроном, рыжей окраской низа и черной — верха, наличием маски, уса, ошейника, орнитофагией. Доля видов с развитым половым диморфизмом достоверно выше в Палеарктике (исключая Арктику), в тропической Азии, Южной Африке и на островах Карибского бассейна.

Из выявленных статистическим анализом **географических закономерностей** в распределении отдельных признаков рисунка и расцветки и их комплексов в модельных группах хищников отметим только наиболее значимые. Так достоверно высокая доля видов с контра-

стной окраской отмечена в Южной Америке, при этом для ее внетропической части (Андо-Патагония) характерны также повышенные коэффициенты общей «рыжести» и «черноты». Для Южной Америки в целом выявлена также повышенная доля хищников с рыже-бурым грудным пластроном и единым полем окраски груди и головы. Виды с продольными пестринами по всему корпусу чаще встречаются в Арктике, внетропических частях Евразии и Северной Америки, а с ястребиным рисунком низа тела те же регионы обнаруживают отрицательную корреляцию. Однотонный низ тела нетипичен для хищников Евразии в целом, а также островов Индийского океана. Для Новой Гвинеи и прилегающих островов уникально характерны виды, имеющие однотонную окраску, как верха, так и низа, и уникально нехарактерны виды с продольным и ястребиным рисунком, рисунком в виде пятен, контрастным надхвостьем, единым полем окраски для груди и головы. Виды с одинаковой окраской верха и низа тела сконцентрированы в Южной Америке и нетипичны для Южной и Восточной Азии, Сахары и Ближнего Востока. Контрастная шапочка типична для видов западного полушария, подбородочный штрих — для видов тропической Азии, ошейник — для видов Австралии, Новой Гвинеи и Океании, а бровь — для видов, обитающих в Северной Америке, лесной и степной зонах Палеарктики. Ус достоверно чаще встречается у хищников Средиземноморья, Сахары, Передней, Средней и Центральной Азии, а также островов Карибского бассейна. Серый и черный цвет пестрин на брюхе положительно коррелирует с обитанием в Арктике, Северной и Центральной Америке, а бурый цвет тех же пестрин — с обитанием в Евразии и Африке.

Некоторые из обнаруженных закономерностей в географическом распределении окрасочных признаков несомненно справедливы не для всей совокупности рассматриваемых видов, а обусловлены преобладанием в регионе представителей того или иного рода. Например, уникальность Новой Гвинеи достигается за счет высокой доли ястребов, а внетропической Южной Америки — высокой доли канюков с определенными характеристиками расцветки и рисунка. Очевидны эволюционно-адаптивные и биохимические причины возникновения белых цветовых морф в Арктике, преобладания глинисто-охристых тонов у хищников аридной зоны, а темных тонов и четкого рисунка — у хищников влажных местообитаний. Распределение многих признаков неизбежно оказалось стохастическим, другие не представляли интереса в силу их локализации внутри одного рода и региона (например, только для 4 африканских и 2 малайских видов ястребов ха-

рактерны ряды белых пятен на хвосте). Из-за недостаточной репрезентативности выборки (один-два вида в регионе) не удалось выявить тренды окраски хищников для таких зоогеографических подобластей как Гавайские о-ва и Новая Зеландия.

Мы также отдаем себе отчет, что далеко не все полученные статистически достоверные корреляции имеют реальную биологическую основу. Часть из них можно отнести за счет неизбежно возникающих «шумов».

Заключение

Статистический анализ окраски представителей четырех крупных родов соколообразных (Falconiformes) в сравнении с их распространением, биотопическими предпочтениями, трофическими связями и размерными показателями позволил установить некоторые общие и частные эколого-географические закономерности для каждого из родов и для всей группы в целом.

1. В ряде случаев мы можем уверенно говорить о **географических параллелизмах** в окраске представителей разных родов хищников и обсуждать феномен «стиля местности» (Коблик, 2003), проявляющийся в этих параллелизмах или, напротив, в расхождении признаков. Пример такого рода — уже упоминавшееся групповое сходство крупных канюков и крупных соколов открытых пространств Голарктики. В литературе рассматриваются случаи прямой мимикрии для хищников далеких друг от друга систематических групп. Таковы пары (или группы) гриф-индейка (*Cathartes aura*) — полосатохвостый канюк (*Buteo albonotatus*), украшенный хохлатый орел (*Spizaetus ornatus*) — серобрюхий ястреб (*Accipiter poliogaster*, молодые особи), орлы *Aquila verreauxii*, *Hieraaetus spilogaster*, *Spizaetus africanus* и африканский тетеревиный ястреб (*Accipiter melanoleucus*), где вид-имитатор (соответственно, канюк и ястребы) полностью симпатричен с имитируемыми видами (Del Hoyo et al., 1994). По нашим данным обнаруживается сходство в типе окраски и у неродственных хищников с аллопатрическим распространением, например южноамериканского длиннокрылого луны (*Circus buffoni*) и некоторых африканских змееядов (*Circaetus beaudouini*, *C. pectoralis*), палеарктических кобчиков (*Falco erythrophus*, *F. amurensis*) и неотропического двухцветного ястреба (*Accipiter bicolor*). Предпринятый нами статистический анализ не был направлен на выявление мимикрии, но, тем не менее, показал, что близкие (до уровня подрода) виды, как симпатричные, так и алло-

патричные, действительно демонстрируют сходные тенденции в развитии расцветки и рисунка. В контексте корреляций трендов окраски с географическим распространением и биотопическими предпочтениями мы можем также говорить об **определенном уровне конвергенции** хищников разных систематических групп, относящихся к одним фаунистическим комплексам и часто имеющим сходную трофическую специализацию. Таким образом, на первый из поставленных вопросов можно дать в целом положительный ответ.

2. Более отчетливо у представителей изученных родов соколообразных прослеживаются связи между **характером рисунка/расцветки** и обитанием в трех генерализованных **типах местообитаний** (лесные закрытые биотопы, мозаичные ландшафты с чередованием открытых и закрытых местообитаний и открытые пространства). При этом «обобщенная» окраска птиц мозаичных местообитаний не оказалась чем-то средним между окраской лесных хищников и хищников открытых пространств, а обладает своим набором характерных черт.

3. Наличие **противоположных трендов** в окраске **хищников-орнитофагов** и **заурофагов** указывает, что визуализация при контакте в системе хищник-жертва у этих трофических групп происходит по-разному. Ястребиный рисунок низа оказался характерным именно для орнитофагов, вне зависимости от их родовой принадлежности. Вполне можно говорить о параллельном или конвергентном проявлении этой черты окраски у хищников с высокой долей питания птицами. Доля же контрастных элементов не коррелирует с трофической специализацией хищника, но обнаруживает прямую положительную связь с крупными размерами, обитанием в мозаичных ландшафтах и проявлениями индивидуального морфизма.

4. Индивидуальный окрасочный морфизм, при тяготении к крупному размерному классу хищников, не обнаруживает корреляций с высокой долей их питания птицами и ящерицами. Половой диморфизм, будучи положительно связан с мелкими размерами хищных птиц, демонстрирует отрицательную корреляцию с орнитофагией а также орнитофагией и заурофагией, взятых вместе. Однако интерпретация полученных результатов не может считаться окончательной и изучение связи морфизма и полового диморфизма с трофическими предпочтениями должно быть продолжено.

Эволюционно значимыми представляются следующие основные тренды, характеризующиеся группами взаимосвязанных (но иногда не коррелирующих напрямую) признаков:

А. Обитание в закрытых биотопах – Средние размеры – Высокая доля питания птицами – В целом неконтрастная и неярая окраска с однотонным верхом и однотонным, либо имеющим ястребиный рисунок низом; расчленяющие элементы рисунка сохраняются преимущественно в области головы. Из рассмотренных модельных родов хищных птиц в наибольшей степени этому тренду следуют ястребы.

Б. Обитание в мозаичных и открытых пространствах (преимущественно внетропического пояса) – Крупные размеры – Развитый индивидуальный морфизм – Контрастная или темная окраска без ястребиного рисунка и расчленяющих элементов на голове; голова, горло и грудь часто составляют единое цветовое поле. В наибольшей степени этому тренду следуют канюки и луны.

В. Обитание в тропиках – Мелкие размеры – Развитый половой диморфизм – Контрастная и яркая окраска с преобладанием рыжих тонов и наличием мелкого рисунка (пестрин разной формы) на верхней и нижней сторонах корпуса. В наибольшей степени этому тренду следуют мелкие и средние соколы.

Внутри каждого из рассмотренных родов, однако, эволюция не была канализована по одному из трендов, а реализовалась в значительной степени «всерно», охватывая и тренды другой направленности.

Литература

- Второв П.П., Дроздов Н.Н. 1978. Биogeография. М.: Просвещение. 270 с.
- Дарлингтон Ф. 1966. Зоogeография. М.: Прогресс. 518 с.
- Коблик Е.А. 2003. Дух местности // Экзо. Международный журнал для любителей дикой природы. № 2. С. 76–84; № 3. С. 70–77.
- Коблик Е.А., Мосалов А.А. 2001. Закономерности эволюции окраски птиц и подходы к их изучению // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Матер. межд. конф. (11-я орнитол. конф.). Казань: Матбугат йорты. С. 297–299.
- Коблик Е.А., Мосалов А.А. 2006. Окраска оперения птиц: типологизация и эволюция // Зоол. журн. Т. 85. № 3. С. 266–282.
- Малета Ю.С., Тарасов В.В. 1982. Непараметрические методы статистического анализа в биологии и медицине. М.: Изд-во Моск. ун-та. 178 с.
- Мосалов А.А., Апарова И.И. 2006. Географические закономерности формирования окраски и рисунка оперения представителей рода Ястреба (Accipiter) // Орнитологические исследования в Северной Евразии. Тез. XII Межд. орнитол. конф. Сев. Евразии. Ставрополь. С. 374–375.
- Штегман Б.К. 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. Т.1. Ч. 2. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 156 с.

- Brown L.H., Amadon D. 1968. Eagles, Hawks and Falcons of the World. N.Y.: McGraw-Hill Book Co. Vol. 1. P. 1–434; Vol. 2. P. 435–946.
- Del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J. (eds.). 1994. Handbook of the Birds of the World. Vol. 2. Barcelona: Lynx Editions. P. 52–275.
- Ericson P.G.P. 2008. Current perspectives on the evolution of birds // Contributions to Zoology. Vol. 77. No. 2. P. 109–116.
- Ferguson-Lees J., Christie D.A. 2001. Raptors of the World. L.: Christopher Helm. 992 p.
- Ferguson-Lees J., Christie D.A. 2006. Raptors of the World. Princeton and Oxford. Princeton Univ. Press. 320 p.
- Forsman D. 1999. The Raptors of Europe and the Middle East. A Handbook of Field Identification. L.: T. & A.D. Poyser. 589 p.
- Futuyma D.J., Slatkin M. (eds.). 1983. Coevolution. Sanderland (Massachusetts): Sinauer Associates. 386 p.
- Hackett Sh.J., Kimball R.T., Reddy S., Bowie R.C.K., Braun E.L., Braun M.J., Chojnowski J.L., Cox W.A., Han K.-L., Harshman J., Huddleston Ch.J., Marks B.D., Miglia K.J., Moore W.S., Sheldon F.H., Steadman D.W., Witt Ch.C., Yuri T. 2008. A Phylogenomic Study of Birds Reveals Their Evolutionary History // Science. Vol. 320. P. 1763–1768.
- Grossman M.L., Hamlet J. 1964. Birds of Prey of the World. L.: Cassell. 550 p.
- Kemp A., Kemp M. 1998. Birds of Prey of Africa and its Islands. L. & Cape Town: New Holland Publishers. 347 p.
- Wattel J. 1973. Geographical Differentiation in the Genus *Accipiter* // Publications of the Nuttall Ornithological Club. Vol. 13. P. 1–231.
- Weick F., Brown L., 1980. Birds of Prey of the World. Hamburg–Berlin: Verlag Paul Parey. 160 p.
- Wheeler B.K. 2003. Raptors of Eastern North America, Princeton (New Jersey): Princeton Univ. Press. 439 p.